



СОДЕРЖАНИЕ

- Барышев И. А., Хренников В. В.** Количественная характеристика макрозообентоса порогов рек Кандалакшского побережья Белого моря как основы кормовой базы для молоди лососевых рыб 255
- Кропоткина М. В., Кузнецова Е. В., Феоктистова Н. Ю.** Сезонные особенности гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) на обонятельные сигналы самок-конспецификов 263
- Ливанов С. Г.** Классификация птиц Северного Предуралья по сходству их распределения и времени пребывания 271
- Мальцев А. Н., Амбарян А. В., Котенкова Е. В.** Оценка фертильности экологически различающихся форм домовых мышей и их гибридов надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* (Rodentia: Muridae) 280
- Опарина О. С., Опарин М. Л.** Обилие членистоногих на участках гнездования дрофы в саратовском Заволжье 292
- Соловьева Е. А.** Сезонная аспектированность населения птиц г. Елабуга ... 302
- Стойко Т. Г., Сенкевич (Бурдова) В. А., Мазей Ю. А.** Изменения численности и питание коловраток рода *Asplanchna* (Eurotatoria, Rotifera) в пруду (бассейн р. Сура) 312
- Толкачёв О. В.** Могут ли крупные дороги быть абсолютным барьером для передвижения мелких млекопитающих? 320
- Улигова Т. С., Горобцова О. Н., Цепкова Н. Л., Рапопорт И. Б., Гедгафова Ф. В., Темботов Р. Х.** Эколого-биологическая характеристика естественных степных биогеоценозов Центрального Кавказа (терский вариант поясности, Кабардино-Балкария) 330
- Широких И. Г., Назарова Я. И., Огородникова С. Ю., Баранова Е. Н.** Изменение структуры комплексов актиномицетов в ризосфере трансгенных по гену *Fe-СОД* 1 линий томата (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae, Solanales) 341
- Яковлева Е. В., Безносиков В. А.** Оценка показателей загрязнения тундровых фитоценозов полициклическими ароматическими углеводородами ... 352



CONTENTS

Baryshev I. A. and Khrennikov V. V. Quantitative characteristics of macrozoobenthos in the rivers of the Kandalaksha coast of the White Sea as a forage base for juvenile salmonids 255

Kropotkina M. V., Kuznetsova E. V., and Feoktistova N. Yu. Seasonal changes in the hormonal response of Eversmann hamster (*Allocricetulus ever-smanni*, Cricetinae, Rodentia) males to conspecific females' olfactory signals 263

Livanov S. G. Northern Urals bird classification by similarity of their distribution and residence time 271

Maltsev A. N., Ambaryan A. V., and Kotenkova E. V. Fertility evaluation of ecologically different forms of house mice and their hybrids of the superspecies complex *Mus musculus* sensu lato (Rodentia: Muridae) 280

Oparina O. S. and Oparin M. L. Arthropod abundance on bustard nesting sites in the Saratov Trans-Volga region 292

Soloviova E. A. Seasonal aspectivity of the bird population in the Yelabuga City 302

Stojko T. G., Senkevich (Burdova) V. A., and Mazei Y. A. Changes in the abundance and feeding range of rotifers from the genus *Asplanchna* (Eurotatoria, Rotifera) in a pond (the Sura river basin) 312

Tolkachev O. V. Can major roads be absolute barriers to small mammals' movement? 320

Uligova T. S., Gorobtsova O. N., Tsepikova N. L., Rapoport I. B., Gedgafova F. V., and Tembotov R. K. Ecologo-biological characteristic of natural steppe biogeocenoses in the Central Caucasus (the Terskiy variant of vertical zonation, Kabardino-Balkaria) 330

Shirokikh I. G., Nazarova Ya. I., Ogorodnikova S. Yu., and Baranova E. N. Changes in the structure of the rhizosphere complexes of actinomycetes of transgenic tomato (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae, Solanales) with the gene *Fe-SOD 1* 341

Yakovleva E. V. and Beznosikov V. A. Assessment of indices of tundra phytoecoenosis pollution with polycyclic aromatic hydrocarbons 352

УДК 574.587/574.622(282.247.19)

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МАКРОЗООБЕНТОСА ПОРОГОВ РЕК КАНДАЛАКШСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ КАК ОСНОВЫ КОРМОВОЙ БАЗЫ ДЛЯ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

И. А. Барышев, **В. В. Хренников**

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

Поступила в редакцию 20.05.15 г.

Количественная характеристика макрозообентоса порогов рек Кандалакшского побережья Белого моря как основы кормовой базы для молоди лососевых рыб. – Барышев И. А., Хренников В. В. – Проанализирована структура макрозообентоса рек Кандалакшского побережья Белого моря и кормовая база молоди лососевых рыб. Выявлено 84 вида (92 таксона), преобладают личинки амфибиотических насекомых – Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera. Установлены скудные донные сообщества водотоков горных ландшафтов (1,6 тыс. экз./м² и 2,4 г/м²) и относительно богатые в низинах (10,3 тыс. экз./м² и 7,4 г/м²). Уровень развития кормовой базы определен как средний и местами высокий, прослежено его увеличение от горных истоков до устьев рек. Показано, что в истоках из озер формируются участки с многократно повышенным обилием бентоса и богатой кормовой базой. В реках складываются благоприятные условия для питания и роста молоди лососевых рыб.

Ключевые слова: лососевые реки, донные сообщества, Кольский полуостров.

Quantitative characteristics of macrozoobenthos in the rivers of the Kandalaksha coast of the White Sea as a forage base for juvenile salmonids. – Baryshev I. A. and Khrennikov V. V. – The macrozoobenthos structure in the rivers of the Kandalaksha coast of the White Sea and the forage base of juvenile salmonids are analyzed. 84 species (92 taxonomic groups) have been found, among which aquatic insect (Ephemeroptera, Trichoptera, and Diptera) larvae predominate. Scarce benthic communities in the mountain rivers (1,6 thousand ind./m² and 2.4 g/m²) and relatively rich ones in the lowlands (10.3 thousand ind./m² and 7.4 g/m²) were noted. The forage base development level was evaluated as medium and, in some places, high; its increase from the river sources in the mountains to the mouths was traced. Areas with much higher benthos abundance and rich forage base are shown to form in the lake outlets. Favorable conditions for the feeding and growth of juvenile salmonids were found in the rivers.

Key words: salmonids, bottom communities, Kola Peninsula.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-255-262

ВВЕДЕНИЕ

Водосборы рек Кандалакшского берега Белого моря расположены в юго-западной части Кольского полуострова. Для территории характерен суровый климат с коротким биологическим летом. Вместе с тем близость Белого и Баренцева морей обуславливает относительно теплые зимы. Высокие даже в сравнении с более южными районами суммы радиационного баланса обеспечивают прогрев водо-

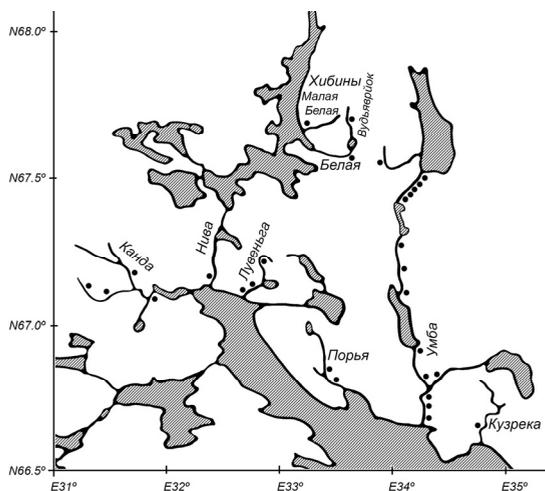
токов и высокую первичную продукцию в летний период. Гидрографическая сеть региона представлена развитыми озерно-речными системами (Ресурсы поверхностных..., 1970). Речные участки отличаются каменистыми грунтами, на которых развивается литореофильный биоценоз (Жадин, 1940). Множество порогов и перекатов в реках формируют богатый фонд нерестово-выростных участков для таких хозяйственно ценных рыб, как атлантический лосось (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) и кумжа (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758), молодь которых питается сносимыми по течению донными беспозвоночными – организмами макрозообентоса, преимущественно личинками амфибиотических насекомых (Шустов, 1983; Казаков, Веселов, 1998).

Фауну макрозообентоса данного региона неоднократно изучали ранее. Первым исследованием можно считать сборы донной фауны рек Умба и Варзуга в 1936 г., проведенные В. И. Жадиным (Жадин, 1940). С 50-х гг. XX в. ведутся фаунистические работы, в ходе которых получены данные о видовом составе гидробионтов отдельных таксономических групп. По результатам исследований 1951 – 1958 гг. вышла монография «Фауна мошек Карелии и Мурманской области» (Усова, 1961). По группе Oligochaeta опубликованы сведения И. И. Малевичем (1951) и В. И. Попченко (1988). Фауна ручейников (отр. Trichoptera) описана Н. В. Даньковой и В. Д. Ивановым (2004) и приводится в обзорной работе по фауне ручейников России (Ivanov, 2011). Достаточно подробный фаунистический обзор пресноводного зообентоса северной Фенноскандии выполнен В. А. Яковлевым (2005). Фауна макрозообентоса и состав донных сообществ рек юго-западной части Кольского полуострова, где расположены водотоки Кандалакшского берега Белого моря, описана М. В. Чертопрудом и Д. М. Палатовым (2013). Сведения о количественных характеристиках бентоса рек Кандалакшского берега Порья, Кузрека и Умба получены сотрудниками Института биологии Карельского филиала АН СССР, позже ИБ КарНЦ РАН (Хренников и др., 1977, 2005; Шустов, 1978). Исследование функционирования водных экосистем региона в условиях промышленного и техногенного загрязнения проводят сотрудники Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН (Денисов и др., 2009). Во второй половине прошлого века по многим рекам (в частности, р. Вяла, приток р. Умба) сплавливали лес: строили плотины, спрямляли русло, в результате чего донные сообщества были в значительной степени нарушены (Задорина, 1985). В настоящее время появляются данные о восстановлении численности молоди лосося и беспозвоночных, составляющих его кормовую базу (Алексеев и др., 2006). Вместе с тем сведения о количественных характеристиках макрозообентоса порогов и перекатов рек Кандалакшского берега Белого моря до сих пор отрывочны, что затрудняет оценку кормовой базы для молоди лососевых рыб, необходимую для планирования рыбохозяйственных работ. Отсутствуют статистически обработанные данные о влиянии проточных озер на структуру речного зообентоса на этой территории. В свете этого представляется актуальной целью данной работы – выявить количественные характеристики макрозообентоса и оценить кормовую базу молоди лососевых рыб на порогах и перекатах водотоков Кандалакшского берега Белого моря; оценить влияние проточных озёр на структуру донных сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Количественные пробы зообентоса отбирали в летнюю межень на порогах и перекатах рек Кандалакшского берега Белого моря гидробиологической рамкой площадью 0.04 м² (Комулайнен и др., 1989). Выбирали участки с каменистым грунтом и скоростями течения 0.3 – 0.7 м/с, что соответствует местам обитания молоди лососевых рыб. Работа основана на 153 пробах, из которых 111 были собраны и обработаны в 1976 – 1987 гг. (В. В. Хренников), 42 – в 2006 – 2012 гг. (И. А. Барышев). Расположение станций отбора проб представлено на рисунке.

С целью проследить динамику количественных характеристик макрозообентоса по мере протекания рек от высокогорных истоков до устья нами выделены 3 группы участков: на скалистых ландшафтах Хибин (6 проб), относительно равнинной территории выше 100 м над уровнем моря (18 проб) и низиной зоны ниже 100 м (124 пробы). Влияние проточных озёр на структуру зообентоса исследовали на примере двух водотоков – р. Вудъяврийок, впадающей в оз. Белое и вытекающей из него под названием р. Белая а также р. Умба, протекающей через ряд озёр (Умбозеро, Капустное, Канозеро).



Карта-схема расположения станций отбора проб (●)

Индекс сапробности рассчитан по Пантле – Букк в модификации Сладечека. При указании средних значений после знака «±» приведена ошибка средней.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В донных сообществах нами выявлено 84 вида (92 таксона) беспозвоночных. Основу зообентоса составляют виды, отмеченные ранее (Яковлев, 2005; Чертопруд, Палатов, 2013). Численность и биомасса донных сообществ в среднем по региону составили 8.9 ± 1.10 тыс. экз./м² и 6.7 ± 0.74 г/м², по отдельным рекам варьировали от 1575 ± 205 до 23190 ± 4323 экз./м² и от 2.1 ± 0.61 до 13.1 ± 2.62 г/м² (табл. 1).

В донных сообществах преобладают амфибиотические насекомые, имеющие ведущее значение в рационе молоди лососевых рыб (Шустов, 1983). Наибольшие численность и биомасса зообентоса выявлены в реках Кузрека и Умба. Наименьшие – в водотоках горного массива Хибин реки Вудъяврийок и Малая Белая. Структурные характеристики макрозообентоса представлены в табл. 2.

Численность и биомасса зообентоса порогов рек Кандалакшского побережья Белого моря

Таблица 1

Таксономическая группа	Канда	Нива	Малая Белая	Вудъяврйок	Белая	Дурвенга	Порья	Умба	Кузрека
Ойгослаета	546 0.14	0	8 0	0	0	479 0.31	520 0.98	517 1.52	180 0.14
Ерһемергета	280 0.36	1683 1.71	533 1.22	717 0.85	1292 5.39	616 0.47	636 0.68	744 1.03	712 0.94
Ресоргета	161 0.20	67 0.55	83 0.15	0	0	381 0.30	363 0.30	315 0.19	289 0.37
Тһһоргета	125 1.66	475 4.41	208 0.50	0	83 0.74	259 0.83	344 1.03	197 1.66	1011 2.91
Simuliidae	116 0.11	133 0.17	42 0.06	42 0.38	0	196 0.25	118 0.09	9803 6.94	128 0.09
Сһһһһһһһһһ	1573 0.24	2208 0.96	592 0.13	742 1.25	150 0.13	3642 0.59	3522 0.42	2812 0.78	19941 6.03
Прочие	277 0.28	92 1.02	142 0.05	75 0.18	75 1.42	1471 1.16	581 1.51	844 0.95	929 0.50
Всего	3079±946 3.0±0.60	4658±954 8.8±2.59	1608±169 2.1±0.61	1575±205 2.7±0.25	1600±502 7.7±2.63	7044±914 3.9±0.32	6085±1039 5.0±0.61	15232±3810 13.1±2.62	23190±4323 11.0±3.12

Примечание: В числителе – численность, экз./м²; в знаменателе – биомасса, г/м².

Структура макрозообентоса литореофильного биоценоза

Параметр	Хибины	Выше 100 м н. у. м.	Менее 100 м н. у. м.
Численность, экз./м ²	1591±119	2855±747	10327±1302
Биомасса, г/м ²	2.4±0.32	3.8±1.07	7.4±0.88
Индекс Шеннона	0.70	1.57	1.21
Сапробность	0.87	1.36	1.60

Зообентос водотоков горного массива Хибины характеризуется низкой биомассой, численностью, минимальными значениями биологического разнообразия и сапробности. По биомассе доминируют *Acentrella lapponica* Bengtsson 1912 – 43.2%, *Diamesa* sp. – 28.9%, *Rhyacophila nubila* Zetterstedt 1840 – 9.1%, *Prosimulium macropyga* (Lundstrom 1911) – 7.9%, *Dicranota* sp. – 4.3%, *Diura nanseni* (Kempny 1900) – 3.2%.

Донные сообщества водотоков равнинной территории выше 100 м н. у. м. отличаются от Хибинских большими значениями численности и биомассы. Возрастает сапробность и биологическое разнообразие. Преобладают по биомассе *A. lapponica* – 11.1%, *R. nubila* – 9.7%, *Arctopsyche ladogensis* (Kolenati 1859) – 9.3%, *Lymnaea* sp. – 7.1%, Chironomidae sp. – 6.3%, *Diamesa* sp. – 5.2%, *Rhyacophila fasciata* Hagen 1859 – 5.1%, Oligochaeta sp. – 4.8%.

В реках низинной части территории (ниже 100 м н. у. м.) наблюдаются максимальные для района значения численности и биомассы макробеспозвоночных литореофильного биоценоза, сапробности. По биомассе доминируют *R. nubila* – 23.7%, Oligochaeta sp. – 9.3%, Bivalvia sp. – 8.9%, *A. ladogensis* – 7.5%, *Heptagenia dalecarlica* Bengtsson 1912 – 5.3%, Chironomidae sp. – 4.8%, *Lymnaea* sp. – 4.4%, *Baetis rhodani* (Pictet 1843) – 4.1%, *Serratella ignita* (Poda 1761) – 3.2%, *Elmisa aenea* (Müller 1806) – 3.0%, *Arcynopteryx compacta* (McLachlan 1872) – 3.0%. Биологическое разнообразие снижено по сравнению с предгорными участками рек, что соответствует положению концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). По направлению от высокогорья до низовьев рек возрастает сапробность.

Реки горного массива Хибины и равнинной территории выше 100 м н. у. м. по структуре зообентоса, таким образом, могут быть сопоставлены с водотоками юго-восточной части Кольского полуострова, для которых были получены значения 3.3 ± 0.32 тыс. экз./м² и 2.2 ± 0.36 г/м² (Барышев и др., 2013). Численность и биомасса зообентоса в реках низинной части территории близки значениям, ранее указанным для западной части Кольского полуострова – 16.4 ± 1.76 тыс. экз./м² и 7.9 ± 0.61 г/м² и соседних регионов (Khrennikov et al., 2007).

Проточные озера оказывают существенное влияние на структуру речного макрозообентоса. Так, численность и биомасса зообентоса р. Вудъяврйок выше озёр низки (см. табл. 1). На истоке из озера Белое (или оз. Большой Вудъявр) водоток (р. Белая) отличается большой биомассой макрозообентоса, в котором доминируют личинки поденок не характерного для горных водотоков вида *Baetis vernus* Curtis 1834. Индекс Шеннона составил всего 0.49, что даже ниже, чем в верховьях. На подобных участках истока реки из озера обычно доминирующими формами

являются личинки ручейников сем. Hydropsychidae, потребляющие в пищу обильно сносимый зоопланктон (Барышев, Кухарев, 2011). Однако в истоке р. Белая из озера сетеплетущие ручейники нами не выявлены, что может быть связано с загрязнением воды техногенными стоками комплекса предприятий горной промышленности (Кашулин и др., 2008; Денисов и др., 2009).

В р. Умба ниже проточных озер обследовали 6 станций и 9 станций на удалении от водоёмов. На истоковых участках численность и биомасса составили 50 ± 13.3 тыс. экз./м² и 40 ± 8.9 г/м² (до 100 тыс. экз./м² и 78 г/м²), что примерно в пять раз выше чем на удалении от озер – 11 ± 3.2 тыс. экз./м² и 8 ± 1.6 г/м² соответственно. В составе зообентоса ниже проточных озёр доминировали ручейники *R. nubila*, *R. fasciata*, *Hydropsyche pellucidula* (Curtis 1834), *Hydropsyche newae* Kolenati 1858, *A. ladogensis*, личинки мошек *Cnephia* sp., *Prosimulium (Helodon) ferrugineum* (Wahlberg 1844), веснянки *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus 1758), *Leuctra* sp., поденки *S. ignita*, *H. dalecarlica*, *B. rhodani*.

В соответствии с классификацией Ю. А. Шустова (1983), низкий уровень корма для молоди лососевых рыб складывается на пороговых участках при численности зообентоса менее 1 тыс. экз./м² и биомассе 2 г/м², средний – до 10 тыс. экз./м² и 10 г/м², высокий – более 10 тыс. экз./м² и 10 г/м². Выявленные значения численности и биомассы зообентоса указывают на средний уровень корма для молоди лососевых рыб в реках Кандалакшского побережья Белого моря. Для двух рек (Умба и Кузрека) установлена высокая кормовая база, а для остальных – ее средний уровень (см. табл. 1). От горных истоков к устью кормовая база для молоди лососевых рыб увеличивается – от низких значений в горном массиве Хибины до верхней границы градации «средний уровень» в низинной части (см. табл. 2). Пороги, расположенные ниже проточных озёр, обладают повышенной кормовой базой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Горные участки рек Кандалакшского берега Белого моря обладают относительно скудным зообентосом и по его структуре сходны с водотоками рек юго-восточной части Кольского полуострова, отличающейся суровым климатом. Численность и биомасса зообентоса в реках низинной зоны (менее 100 м н. у. м.) значительно выше и близки значениям, ранее отмеченным для рек восточной части Кольского полуострова и соседних регионов. Проточные озера оказывают влияние на структуру донных сообществ пороговых участков рек: на истоке из озера многократно возрастает биомасса и меняется состав зообентоса. Вместе с тем техногенное загрязнение водоёмов отходами горной промышленности способно существенно нарушить структуру донных сообществ в вытекающих водотоках. Для рек Кандалакшского побережья Белого моря характерен средний и местами высокий уровень развития кормовой базы для молоди лососевых рыб. От горных истоков к устью кормовая база для молоди лососевых рыб существенно увеличивается. Большое влияние на уровень кормовой базы оказывают проточные озера, на истоке из которых формируются особо продуктивные участки. В реках Кандалакшского берега Белого моря складываются благоприятные условия питания и роста молоди лосося и кумжи, особенно в равнинной части и ниже проточных озёр. Полу-

ченные результаты могут быть использованы при работах по восстановлению популяций лососевых рыб.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российской академии наук в рамках базовой части государственного задания (№ 0221-2014-0005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев М. Ю., Грекова О. А., Плотицына Н. Ф. Современное состояние естественно-воспроизводства семги реки Умба // Современные экологические проблемы Севера (к 100-летию со дня рождения О. И. Семенова-Тян-Шанского) : материалы междунар. конф. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2006. С. 137 – 139.

Барышев И. А., Кухарев В. И. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2011. № 6 (119). С. 16 – 19.

Барышев И. А., Белякова Е. Н., Веселов А. Е. Зообентос пороговых участков лососевых рек юго-востока Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2013. № 4. С. 43 – 51.

Данькова Н. В., Иванов В. Д. Фауна ручейников (Trichoptera) рек Кольского полуострова // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России : материалы II Всерос. симпоз. по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. С. 28 – 34.

Денисов Д. Б., Кашулин Н. А., Терентьев П. М., Валькова С. А. Современные тенденции изменения биоты пресноводных экосистем Мурманской области // Вестн. Мурманского гос. техн. ун-та. 2009. Т. 12, № 3. С. 525 – 538.

Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та. 1940. Т. 5, вып. 3/4. 992 с.

Задорина В. М. Гидробиологическая характеристика некоторых рек Кольского полуострова // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей : сб. науч. тр. / Полярный науч.-исслед. ин-т морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича. Мурманск, 1985. С. 138 – 148.

Казаков Р. В., Веселов А. Е. Популяционный фонд атлантического лосося России // Атлантический лосось. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1998. С. 383–395.

Кашулин Н. А., Денисов Д. Б., Сандимиров С. С., Даувальтер В. А., Кашулина Т. Г., Малиновский Д. Н., Вандыш О. И., Ильишук Б. П., Кудрявцева Л. П. Антропогенные изменения водных систем Хибинского горного массива (Мурманская область). Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2008. Т. 1. 250 с.

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

Малевич И. И. Материалы к познанию фауны малощетинковых червей (Oligochaeta) побережья Белого моря // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1951. Т. 7. С. 171 – 186.

Попченко В. И. Водные малощетинковые черви (Oligochaeta limicola) Севера Европы. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1988. 287 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 1. Кольский полуостров. Л. : Гидрометеоздат, 1970. 316 с.

Усова З. В. Фауна мошек Карелии и Мурманской области (Diptera, Simuliidae). М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. 286 с.

Хренников В. В., Барышев И. А., Шустов Ю. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В. Зообентос рек Карелии и Кольского полуострова, кормовые ресурсы для молоди лосося // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря : материалы IX междунар. конф. Петрозаводск : Карельский науч. центр РАН, 2005. С. 318 – 322.

Хренников В. В., Шустов Ю. А., Круглова А. Н. Характеристика кормовой базы нерестово-выростных угодий семужьей реки Порья // Десятая сессия учен. совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» : тез. докл. Сыктывкар : Изд-во Коми науч. центра УрО АН СССР, 1977. С. 67 – 68.

Чертопруд М. В., Палатов Д. М. Реофильные сообщества макробентоса юго-западной части Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2013. № 4. С. 34 – 42.

Шустов Ю. А. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках Карелии и Кольского полуострова // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана : материалы конф. Фрунзе : Илим, 1978. С. 195 – 196.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск : Карелия, 1983. 152 с.

Яковлев В. А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2005. Ч. 1, 2. 206 с.

Ivanov V. D. Caddisflies of Russia : Fauna and biodiversity // Zoosymposia. 2011. № 5. P. 171 – 209.

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

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell I. R., Cushing C. E. The river continuum concept // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. Vol. 37, № 1. P. 130 – 137.

**СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОГО ОТВЕТА
САМЦОВ ХОМЯЧКА ЭВЕРСМАНА
(*ALLOCRICETULUS EVERSMANNI*, CRICETINAE, RODENTIA)
НА ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ СИГНАЛЫ САМОК-КОНСПЕЦИФИКОВ**

М. В. Кропоткина, Е. В. Кузнецова, Н. Ю. Феоктистова

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

Поступила в редакцию 11.06.16 г.

Сезонные особенности гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) на обонятельные сигналы самок-конспецификов. – Кропоткина М. В., Кузнецова Е. В., Феоктистова Н. Ю. – Для успешного размножения необходимо, чтобы самец и самка достигли определенного физиологического состояния, что у грызунов часто обеспечивается обонятельными сигналами. Исследовался характер гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) на естественные экскреты (мочу, секрет среднебрюшной железы (СБЖ) самок-конспецификов в разные сезоны года при содержании животных в условиях естественного светового и температурного режимов. Показано, что осенью достоверных изменений уровня тестостерона в крови самцов ни на один из предъявляемых сигналов не отмечено. Зимой и весной достоверное повышение уровня тестостерона ($P < 0.05$) вызывал запах секрета СБЖ самок. Летом аналогичная реакция отмечалась только на мочу ($P < 0.05$) самок-конспецификов. При этом, летом и осенью у самцов отмечалось достоверное снижение уровня кортизола в ответ на экспозицию запаха мочи самок ($P < 0.05$). Зимой и весной к аналогичному результату приводила экспозиция обоих исследуемых экскретов. Уровень прогестерона у самцов достоверно повышался при предъявлении как мочи, так и СБЖ самок ($P < 0.05$) во все сезоны года, за исключением запаха СБЖ летом. Таким образом, снижение уровня кортизола в сочетании с одновременным повышением уровней тестостерона и прогестерона позволяет самцам исследуемого вида достигать максимального репродуктивного успеха, несмотря на высокую степень их внутривидовой агрессии.

Ключевые слова: *Allocricetulus evermanni*, обоняние, запаховые сигналы, естественные экскреты, тестостерон, прогестерон, кортизол.

Seasonal changes in the hormonal response of Eversmann hamster (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) males to conspecific females' olfactory signals. – Kropotkina M. V., Kuznetsova E. V., and Feoktistova N. Yu. – Reproductive success demands both the male and female getting a particular physiological status, which is usually provided in rodents by certain olfactory signals. The hormonal response of Eversmann hamster (*Allocricetulus evermanni*) males to the natural excretions (urine, midventral gland secretion (MVGS)) of conspecific females was studied during several seasons of the year, the animals kept in the conditions of natural lighting and temperature regimes. In the autumn, no reliable changes of the testosterone level in males in response to any presented signal were noted. In the winter and spring, a reliable ($P < 0.05$) increase in the testosterone level was caused by the female MVGS odor. In the summer, a similar reaction to conspecific female urine ($P < 0.05$) was noted only. Moreover, in the summer and autumn, males showed a reliable decrease of the cortisol level in response to the female urine odor ($P < 0.05$). In the winter and spring, a similar result was caused by exposition to both odors. The progesterone level in males reliably ($P < 0.05$) increased at exposure to both female urine and MVGS in all the seasons of the year, except for the female MVGS in the summer. Therefore, the

decreased cortisol level in combination with the simultaneously increased testosterone and progesterone ones allow the males of the species under study to achieve their maximum reproductive success, despite the high degree of their intraspecific aggression.

Key words: *Allocricetulus evermanni*, urine, midventral gland secretion, testosterone, progesterone, cortisol.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-263-270

ВВЕДЕНИЕ

Обонятельный анализатор – филогенетически наиболее древняя сенсорная система (Тамар, 1976; Wilson, 1970). В настоящее время установлено, что гены, кодирующие обонятельные рецепторы, составляют до 5% всего генома позвоночных, что делает суперсемейство генов обонятельных рецепторов одним из самых крупных и свидетельствует об их исключительной важности для млекопитающих-макросматиков (Buck, 2004). В популяционных взаимоотношениях химические сигналы могут информировать о плотности населения и, соответственно, участвовать в регулировании как территориальных отношений, так и процесса воспроизводства (Шилов, 1977, 2002). Исключительно важное значение запаховые сигналы представляют для ночных грызунов, особенно ведущих одиночный образ жизни, так как позволяют животным избегать нежелательных контактов друг с другом, при этом необходима информация через оставленные запаховые метки к особям все равно поступает.

Использование химических сигналов имеет как положительные, так и отрицательные стороны. Преимущества химической коммуникации для наземных позвоночных животных определяются тем, что химические сигналы отлично воспринимаются реципиентами в темноте и энергетически дешевы, так как для их оставления часто используются естественные метаболиты, они долго сохраняются во внешней среде, что позволяет особям контактировать только с меткой, а не с самим животным (Рожнов, 2011). Ограничения накладываются и физическими свойствами среды, расстоянием от отправителя до получателя, химическим арсеналом отправителя, физиологическими параметрами формирования сигнала и т.д. (Sachs, 1999). Однако в отношении большинства представителей п/сем. *Cricetinae* положительные стороны химической коммуникации явно преобладают над отрицательными в связи с тем, что прямые контакты в популяциях этих животных часто сопряжены с агрессивными взаимодействиями.

Химические сигналы через основную и дополнительную обонятельные системы регулируют выработку половых стероидов. Тестостерон и его метаболиты повышают сексуальную мотивацию, стимулируют сперматогенез и половое поведение самцов (Wilson, 1999). Прогестерон, являясь предшественником кортико-стероидов и тестостерона, в то же время подавляет синтез последнего (при внутримышечном введении) (Jevaraj et al., 2001). В конечном итоге химические сигналы самок вызывают целую цепь биохимических и гормональных реакций, стимулируют ухаживания и обеспечивают успешное спаривание (Котенкова, 2014).

Химический состав ольфакторных сигналов и их восприятие зависят от гормонального состояния особей-доноров и реципиентов, а оно, в свою очередь, – от

продолжительности светового дня (сезона) (Zucker et al., 1980; Powers et al., 1985; Ferkin et al., 1994). Высокий уровень тестостерона у сезонно размножающихся животных обеспечивает интерес самцов к запаху самок и развитие полового поведения, а низкий – элиминирует интерес и подавляет половое поведение (Bronson, 1988, 1989). Таким образом, роль химических сигналов в разные сезоны года может быть различной, а характер ответа на запаховые сигналы может определять взаимоотношения между особями (Феоктистова, 2008, Кропоткина, 2012; Zucker et al., 1980; Ferkin et al., 1994; Leonard, Ferkin, 1999). Следовательно, основываясь на гормональных ответах самцов на запаховые сигналы самок, можно высказать предположения о характере взаимоотношений между особями разных полов в разные сезоны года.

Наибольший интерес представляет исследование таких взаимоотношений у видов, наблюдения за которыми в природе в осенне-зимний период затруднены. Таким видом, в частности, является представитель рода *Allocricetulus* – хомячок Эверсмана, который широко распространен – от Средней и Нижней Волги до Иртыша на востоке и Северного Сибиря на юге (Слудский и др., 1977). Однако данных о его биологии крайне мало. Есть разноречивые сообщения о том, что вид залегает в спячку в Приуралье, а в Нижнем Поволжье активен и даже размножается зимой (Щепотьев, 1959; Флинт и др., 1970; Воронцов, 1982).

Ранее хомячка Эверсмана практически не содержали в лабораторных условиях. При этом имеется небольшое число работ, посвященных его поведению в природе в весенне-летний период (Рюриков и др., 2003, 2005). Показано, например, что взрослые животные занимают индивидуальные участки площадью от 0.1 до 7.3 га. Индивидуальные участки самок не перекрываются друг с другом, но участки самцов охватывают, как правило, участки нескольких самок и пересекаются с другими самцами. Каждая особь использует несколько нор, причем одна нора может использоваться для отдыха несколькими особями попеременно.

В период размножения взрослые самцы активно ищут рецептивных самок (Рюриков и др., 2005), при этом и самцы и самки оставляют пахучие метки, как мочевые, так и при помощи потирания СБЖ о субстрат (собственные наблюдения).

В ИПЭЭ РАН удалось размножить хомячка Эверсмана в лабораторных условиях и установить, что в осенне-зимний период для него характерна нерегулярная гипотермия с падением температуры до 5-6°C и продолжительностью баутов сна не более двух суток (Ушакова и др., 2010; Клевезаль и др., 2015). Однако не все особи демонстрируют зимнюю гипотермию – часть остаются активными, что подтверждает возможность зимнего размножения этого вида.

В связи с этим представляется актуальным выявить особенности восприятия экскретов и гормональные ответы самцов хомячка Эверсмана на ольфакторные сигналы самок-конспецификов в разные сезоны года при содержании в условиях естественных светового и температурного режимов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В эксперименте использовано 10 самцов от первого поколения хомячков Эверсмана, пойманных в Саратовском Заволжье и составляющих «Коллекцию живых млекопитающих диких видов грызунов и насекомыхядных» Института проблем

экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Животных содержали поодиночке, в необогреваемом помещении, защищенном от дождя и снега, в клетках размером 21×16×14 см, при естественных световом режиме и температуре (г. Москва). В качестве гнездового материала использовали хлопковую вату, в качестве подстилки – древесную стружку. Так как рацион хомячка Эверсмана в природе богат белками (Флинт, Головкин, 1961), то помимо зернофуража и свежих овощей зверьки получали мясо, творог, яйца.

В один и тот же день животным-реципиентам предъявляли только один экскрет или воду (контрольная экспозиция), эксперимент проводили не чаще, чем один раз в неделю. Экскреты получали не менее чем от двух особей-доноров (в целях сведения к минимуму влияния индивидуальных характеристик запахов) в течение суток перед предъявлением и хранили в холодильнике (+2°C – +4°C). Для сбора мочи хомячков-доноров помещали в метаболические клетки с сетчатым полом, секрет СБЖ собирали ватным тампоном и переносили в пластиковую пробирку с 1 мл дистиллированной воды.

Во избежание влияния суточных ритмов секреции гормонов экспозицию экскретов и взятие крови производили в одно и то же время суток (с 10 до 11 ч). В клетку тестируемого животного помещали фильтровальную бумагу диаметром 4 см, на которую было нанесено 100 мкл исследуемого экскрета доноров. После 30-минутной экспозиции у каждого тестируемого животного брали 0.4 – 0.5 мл крови из подъязычной вены. Данная процедура занимала не более 30 с и не вызывала стресс-реакции у животных, которая могла бы приводить к выбросу кортизола в кровь (Graievskaia et al., 1986). Сыворотку крови отделяли центрифугированием при 6000 об./мин и хранили при температуре минус 18°C до проведения измерений. Обработку результатов проводили в мае – июне 2016 г. Для определения концентрации гормонов (тестостерона, прогестерона и кортизола) применяли метод гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью планшетного спектрофотометра iMark (Bio-Rad) с коммерческими наборами реактивов компании «Иммунотех» (Москва, Россия).

Статистическую оценку достоверности различий проводили с помощью критерия Вилкоксона (Wilcoxon matched pairs test) с использованием программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характер изменения уровня тестостерона, прогестерона и кортизола в плазме крови самцов хомячка Эверсмана в ответ на экспозицию мочи и секрета СБЖ самок-конспецификов в разные сезоны года представлен в таблице.

В осенний период достоверных изменений уровня тестостерона в крови самцов ни на один из предъявляемых сигналов не отмечено. Зимой и весной достоверное повышение уровня тестостерона ($P < 0.05$) вызывал только секрет СБЖ самок. А летом аналогичный ответ фиксировался только на экспозицию мочи самок ($P < 0.05$). При этом уровень кортизола достоверно снижался в ответ на запах мочи самок в летний и осенний периоды ($P < 0.05$), зимой и весной достоверное снижение концентрации кортизола вызывали оба исследуемых экскрета. При

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОГО ОТВЕТА САМЦОВ ХОМЯЧКА

предъявлении мочи и СБЖ самок-конспецификов уровень прогестерона у самцов достоверно повышался ($P < 0.05$) во все сезоны года, кроме предъявления СБЖ в летний период.

Гормональный ответ самцов хомячка Эверсмана на экспозицию экскретов самок-конспецификов, нг/мл

Экспозиция	Кортизол	Тестостерон	Прогестерон
Осень			
Контроль	84.58±10.29	1.9±0.50	0.13±0.04
Моча	10.57±2.94*	7.06±2.10	0.35±0.05*
СБЖ	41.84±22.53	5.21±2.34	0.43±0.14*
Зима			
Контроль	49.17±9.58	3.4±1.10	0.16±0.01
Моча	16.17±5.19*	8.25±2.46	0.23±0.02*
СБЖ	16.27±4.14*	10.17±2.85*	0.35±0.08*
Весна			
Контроль	49.32±12.22	6.5±1.40	0.11±0.01
Моча	11.94±2.89*	13.04±2.18	0.27±0.05*
СБЖ	15.88±2.72*	11.44±1.35*	0.19±0.01*
Лето			
Контроль	18.73±3.92	4.41±0.63	0.11±0.01
Моча	11.96±1.46*	10.44±2.59*	0.31±0.05**
СБЖ	12.65±4.22	9.30±2.25	0.19±0.02

Примечание. Достоверность отличий от контроля: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

Таким образом, химические сигналы, способные вызвать у самцов хомячка Эверсмана достоверный подъем уровня тестостерона, присутствуют как в моче, так и в секрете СБЖ самок-конспецификов подобно тому, как это было отмечено ранее для ряда других видов п/сем. *Cricetinae* – мохноногих (Феоктистова, 2008; Феоктистова, Найдено, 2006) и китайского хомячков (Поташникова, Феоктистова, 2014).

Появление в зимний период в секрете СБЖ самок химических сигналов, вызывающих достоверное повышение уровня тестостерона в плазме крови самцов, можно объяснить лучшей, по сравнению с мочой, сохранностью на субстрате (благодаря жировой основе) этого секрета. Следовательно, находящаяся в нем информация эффективнее достигает особей-получателей (т.е. самцов), подготавливая их к встречам с самками. Таким образом, уже зимой, с увеличением длины светового дня, самцы начинают интересоваться самками (Кузнецова и др., 2014).

В летний период только запах мочи самок вызывает достоверное повышение уровня тестостерона ($P < 0.05$) у самцов-конспецификов. Таким образом, можно предположить, что наиболее активное размножение в природе у исследуемого вида происходит весной, поскольку именно в этот сезон на все исследуемые химические сигналы самцы дают наиболее яркий гормональный ответ.

Как показали исследования В. С. Громова и В. В. Вознесенской (2013), корреляции уровня тестостерона, агрессивности и проявления родительской заботы в значительной степени зависят от пространственно-этологической структуры конкретного вида. Если у одних видов повышенный уровень тестостерона усиливает агрессивные мотивации и ослабляет родительскую заботу, то у других – он может даже стимулировать проявление заботы о детенышах со стороны отца (Громов, 2013; Громов, Вознесенская, 2013). Прогестерон у самцов также может стимулировать родительскую заботу. Например, у самцов хомячка Кэмпбелла «западной» филогруппы уровень прогестерона перед рождением выводка и сразу после появления на свет детенышей выше, чем в другое время (Wynne-Edwards, 2003; Schum, Wynne-Edwards, 2005).

Таким образом, снижение уровня кортизола (под воздействием запаха особей противоположного пола) в сочетании с одновременным повышением уровней тестостерона и прогестерона позволяет самцам исследуемого вида достигать максимального репродуктивного успеха, несмотря на высокую степень внутривидовой агрессии.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10269).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Н. Н.* Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 1982. 449 с.
- Громов В. С.* Забота о потомстве у грызунов: физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. 338 с.
- Громов В. С., Вознесенская В. В.* Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов грызунов: корреляционный анализ // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 5. С. 583 – 591.
- Клевезаль Г. А., Феоктистова Н. Ю., Щепоткин Д. В., Суров А. В.* Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 2. С. 259 – 272.
- Котенкова Е. В.* Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 488 – 518.
- Кропоткина М. В.* Сезонные особенности поведенческого и гормонального ответов самок мохноногих хомячков на экскреты самцов-конспецификов // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2012. С. 28.
- Кузнецова Е. В., Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В.* Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* // Поволж. экол. журн. 2014. № 4. С. 529 – 536.
- Потаишикова Е. В., Феоктистова Н. Ю.* Сезонные особенности гормонального ответа самцов китайского хомячка (*Cricetulus b. griseus*) на химические сигналы самок – конспецификов // Сенсорные системы. 2014. Т. 28, № 1. С. 93 – 98.
- Рожнов В. В.* Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. 288 с.
- Рюриков Г. Б., Суров А. В.* К вопросу о причинах изолированности ареалов серого и эверсманнова хомячков в Заволжье // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: материалы междунар. совещ. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 181 – 185.

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОГО ОТВЕТА САМЦОВ ХОМЯЧКА

Рюриков Г. Б., Сузов А. В., Тихонов И. А. Хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) в Саратовском Заволжье : экология и поведение в природе // Поволж. экол. журн. 2003. № 3. С. 251 – 258.

Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А., Грачев Ю. А., Исмагилов М. И., Канитонов В. И., Страутман Е. И., Федосенко А. К., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата : Наука КазССР, 1977. Т. 1, ч. 2. 536 с.

Тамар Г. Основы сенсорной физиологии. М. : Мир, 1976. 520 с.

Ушакова М. В., Феоктистова Н. Ю., Петровский Д. В., Гуреева А. В., Найдено С. В., Сузов А. В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 415 – 422.

Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 446 с.

Феоктистова Н. Ю., Найдено С. В. Гормональный ответ хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Экология. 2006. № 6. С. 464 – 468.

Флинт В. Е., Головкин А. Н. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 57 – 75.

Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. Млекопитающие СССР. М. : Мысль, 1970. 437 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : Изд-во МГУ, 1977. 260 с.

Шилов И. А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 9. С. 1029 – 1047.

Щепотьев Н. В. О зимней активности хомячка Эверсмана // Природа. 1959. № 7. С. 113.

Bronson F. H. Seasonal regulation of reproduction in mammals // *Physiology and Reproduction* / eds. E. Knobil, J. Neill. New York : Raven Press, 1988. Vol. II. P. 1831 – 1872.

Bronson F. H. *Mammalian reproductive biology*. Chicago : The University of Chicago Press, 1989. 336 p.

Buck L. B. Olfactory receptors and odor coding in mammals // *Nutrition Reviews*. 2004. Vol. 62, № 11. P. 184 – 188.

Ferkin M. H., Sorokin E. S., Renfro M. W., Johnston R. E. Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles // *Physiology and Behavior*. 1994. Vol. 55. P. 347 – 353.

Graievskaya B. M., Surov A. V., Meshersky I. G. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster // *Zeitschrift Versuchstierkunde*. 1986. Vol. 28, № 1. P. 41 – 43.

Jeyaraj D. A., Maran R. R. M., Aruldas M. M., Govindarajulu P. Progesterone induced modulation of serum hormonal profiles in adult male and female rats // *Endocrine Research*. 2001. Vol. 27, № 1 – 2. P. 223 – 232.

Leonard S. T., Ferkin M. H. Prolactin and testosterone mediate seasonal differences in male preference for the odors of females and the attractiveness of male odors to females // *Advances in chemical signals in vertebrates* / eds. R. E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer Acad. Plenum Publ., 1999. P. 437 – 443.

Powers J. B., Bergondy M. L., Matochik J. A. Male hamster sociosexual behaviors : effects of testosterone and its metabolites // *Physiology and Behavior*. 1985. Vol. 35, № 4. P. 607 – 616.

Sachs B. D. Airborne aphrodisiac odor from estrous rats : implication for pheromonal classification // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates* / eds. R. E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer Acad. Plenum Publ., 1999. P. 333 – 342.

Schum J. E., Wynne-Edwards K. E. Estradiol and progesterone in parental and non-parental hamsters (*Phodopus*) becoming father : conflict with hypothesized roles // *Hormones and Behavior*. 2005. № 47. P. 410 – 418.

М. В. Кропоткина, Е. В. Кузнецова, Н. Ю. Феоктистова

Wilson E. O. Chemical communication within animal species // *Chemical ecology* / eds. E. Sondheimer, J. B. Simeone. New York : Academic press, 1970. P. 133 – 155.

Wilson J. The role of androgens in male gender role behavior // *Endocrine Reviews*. 1999. Vol. 20, № 5. P. 726 – 737.

Wynne-Edwards K. E. From dwarf hamster to daddy : the intersection of ecology, evolution, and physiology that produces paternal behavior // *Advances in the Study of Behavior*. 2003. Vol. 32. P. 207 – 261.

Zucker I., Johnston P. G., Frost D. Comparative, physiological and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles // *Progress in Reproductive Biology*. 1980. Vol. 5. P. 102 – 103.

УДК 591.9(5-013)+591.526+598.2/9

КЛАССИФИКАЦИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ ПО СХОДСТВУ ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ВРЕМЕНИ ПРЕБЫВАНИЯ

С. Г. Ливанов

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

Поступила в редакцию 16.04.15 г.

Классификация птиц Северного Предуралья по сходству их распределения и времени пребывания. – Ливанов С. Г. – В 1995 – 1997 гг. проведены круглогодичные маршрутные учеты птиц на равнинном участке Печоро-Ильчского заповедника. Всего за два года обследовано 7 местообитаний, пройдено 1500 км учетов и встречено 136 видов птиц. С помощью многомерного факторного анализа выявлено, что в Северном Предуралье во время своего пребывания в течение года леса предпочитают 50 видов (37%); малые поселки – 70 (51%); полуоткрытые и открытые заболоченные местообитания – 16 видов (12%). При этом 49 видов (36%) тяготеют к каким-либо местообитаниям региона во время пролетов и не представлено ни одной группы предпочтения зимнего периода.

Ключевые слова: птицы, круглогодичные учеты, распределение, многомерный анализ, классификация, предпочтение, местообитание.

Northern Urals bird classification by similarity of their distribution and residence time. – Livanov S. G. – Year-round route surveys of birds on a flat section of the Pechora-Ilytch biosphere reserve were conducted in 1995–1997. In total, 7 habitats were surveyed for the two years, 1,500 km of counts were travelled, and 136 bird species were met. Using multidimensional factor analysis, it has been established that in the Northern Ural region, during their stay in the course of a year, 50 (37%), 70 (51%) and 16 species (12%) prefer wood, villages, and semi-open and open wetland habitats, respectively. 49 species (36%) gravitate to any available habitats in the region during their migrations, and there is no group preferring the winter period.

Key words: birds, year-round counts, distribution, multidimensional analysis, classification, preference, habitat.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-271-279

ВВЕДЕНИЕ

В последнюю треть двадцатого и начало нынешнего века при составлении эколого-географических классификаций птиц широкое применение нашли методы факторного анализа. Использование математического аппарата обусловлено тем, что формализованная обработка материала снимает ряд трудностей, связанных с постепенностью смены в распределении от одной группы животных к другой. Единый критерий объединения в группы жестко ограничивает заданными рамками субъективность и, соответственно, повышает сравнимость классификаций разных авторов и позволяет строить иерархические классификации видов по сходству их

распределения, жестко выдерживая единый принцип оценки. Подобным образом выявлены особенности пространственного распределения птиц в первой, второй половинах лета и зимой в различных провинциях и подзонах большей части Северной Евразии. Составление классификаций по отображению особенностей пространственного распределения летом и зимой уже вышло на новый уровень широких обобщений. Оценен общий характер и специфика распределения птиц Алтайской физико-географической области (Цыбулин, 2009), Уральской горной (Ливанов и др., 2006), Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинных физико-географических стран (Вартапетов и др., 2005; Равкин Е. С, Равкин Ю. С., 2005).

В то же время классификации, учитывающие не только специфику предпочтения птицами тех или иных местообитаний, но и время и сходство их пребывания по результатам круглогодичных учетов, до сих пор единичны. К настоящему времени такие классификации составлены для Среднего Урала (Ливанов, 1995, 2003), северной лесостепи и колючей степи Западной Сибири (Цыбулин, 1985; Горопов, 2008), оазисов пустынь Туркмении и среднегорий Центрального Алтая (Козлов А. Н., 1988; Бочкарева, Ливанов, 2013). Остальные сведения о пространственно-временном размещении птиц в течение года собраны в городах Новосибирск, Кемерово, Лесосибирск и Горно-Алтайск (Козлов Н. А., 1988; Климова, 2004; Малкова, 2008; Шеломенцева, 2009) и при всей своей неоспоримой ценности изначально отражают не географическую, а антропогенную специфику.

Северное Предуралье до сих пор самая северная из круглогодично обследованных территорий, сочетающая в себе типичные черты средней тайги северо-востока европейской части России. По уровням высот местности, физиономически и фенологически она близка уральским горным аналогам западного макросклона. Для этой предгорной территории характерно сочетание больших массивов первичных лесов, местами даже не горевших около 2 тыс. лет, с верховыми болотами и грядово-мочажинными озерковыми комплексами. Возобновление сосновых лесов после вырубki здесь идет сразу без промежуточных производных стадий. Будучи типичным представителем этой части России, в планетарном масштабе это уникальные природные комплексы. Вместе с сопредельными Уральскими ландшафтами как единый объект «Девственные леса Коми» («The Virgin Komi Forests») они первыми в Российской Федерации внесены в список объектов Всемирного Природного Наследия (The World Wide Nature Heritage).

Вышеизложенное определило основные задачи статьи: составить иерархическую пространственно-временную классификацию видов птиц Северного Предуралья, оценить особенности пребывания и распределения птиц в анализируемой провинции, а также провести ревизию общих представлений о географической изменчивости формирования территориальной и сезонной преференции птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В анализ включены материалы круглогодичных маршрутных учетов птиц, проведенных с июня 1995 г. по май 1997 г. на территории равнинного участка Печоро-Ильчского заповедника, расположенного в пределах среднетаёжных лесов близ границы их уральских горных аналогов западного макросклона Урала

КЛАССИФИКАЦИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

(пос. Якша Троицко-Печорского района Республики Коми). Всего за два года обследовано 7 местообитаний и в совокупности пройдено около 1500 км учетов. Долгомошниково-зеленомошные сосновые леса и малые поселки обследованы в первый год. В приречных еловых лесах, свежих вырубках, низкорослых рьямах и открытых верховых болотах учеты проведены во второй год. В мохово-лишайниковых сосновых лесах наблюдения велись оба года.

Методы учета, обработки данных и проведенных расчетов подробно описаны (Равкин, Ливанов, 2008), поэтому вкратце остановимся лишь на основных этапах и последовательности анализа. Изначально по имеющимся результатам учетов птиц рассчитывается матрица коэффициентов связи распределения видов. В качестве меры сходства использован нецентрированный коэффициент линейной корреляции. По сравнению с центрированным этот коэффициент чувствительнее к широте распространения видов и более экономичен в расчетах, чем ранговый коэффициент корреляции. В дальнейшем анализ проведен с помощью программы факторной классификации (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980), суть которой в следующем. По исходной матрице коэффициентов связи виды объединяются так, чтобы доля дисперсии, учитываемой этой классификацией, была наибольшей. Для этого из коэффициентов сначала вычитается среднее по их матрице значение. В результате все коэффициенты меньше среднего становятся отрицательными. Затем находят пару видов, объединение которых в один класс уменьшает начальную дисперсию на максимально возможную величину, т. е. пару с наибольшим сходством. Для этого в один класс обобщаются виды, у которых положительные и отрицательные значения совпадают по столбцам матрицы. Столбцы и строки коэффициентов, соответствующие найденной паре видов, поэлементно суммируются.

На агрегированной так матрице процедура объединения повторяется. Такой поиск и агрегация продолжают до тех пор, пока доля учитываемой дисперсии увеличивается. В результате получается некоторая классификация, т.е. объединение видов по их максимальному сходству в незаданное число групп. Далее крупные классы с помощью той же программы делятся на более мелкие. В то же время мелкие группы, в случае значительной близости списков местообитаний, в которых виды, вошедшие в тот или иной класс, имеют одновременно максимальную численность, объединяются в крупные. Выявление местообитаний, наиболее предпочитаемых той или иной группой видов, проведено с помощью программы, разработанной В. Л. Куперштохом (см.: Равкин, 1984). Исходное формализованное разделение видов на группы служит основой для составления классификационных схем, но не всегда представляет собой конечный вариант. Некоторые редкие виды, встреченные в несвойственных им местообитаниях, могут быть отнесены в соответствующие группы, исходя из предметных соображений (как правило, такие перестановки невелики). Доля дисперсии, снимаемой уже конечными вариантами классификаций, оценена с помощью программы линейной качественной аппроксимации (Равкин и др., 1978).

Итак, в классификациях, представленных в этой работе, ландшафтно-типологический принцип подразделения птиц на группы последовательно сохраняется на

всех иерархических уровнях. Еще одной отличительной чертой настоящих схем является то, что они отражают характер распределения и пребывания видов в пределах конкретной обследованной территории.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственно-временная классификация птиц Северного Предуралья составлена для 136 видов, встреченных в 7 местообитаниях в течение года. В отличие от пространственно-временной классификации, выполненной для Среднего Урала, исходное алгоритмическое разбиение видов на группы однозначно показало преобладание значимости пространственной неоднородности над сезонной ритмикой. В связи с этим количественная оценка различных объединений в типы не проведена и в составленной классификации самые высокие таксоны преференции поименованы по пространственным отличиям.

1. Лесной тип преференции.

Птицы, предпочитающие леса:

1.1. – еловые (серая неясыть):

1.1.1. – в весенне-летне-осеннее время:

1.1.1.1. – с ранней весны до поздней осени (большой пёстрый дятел, горихвостка-лысушка, желтоголовый королек, пухляк, московка, овсянка-ремез, клёст-еловик и снегирь),

1.1.1.2. – поздней весной и летом (глухая кукушка, соловей, пёстрый дрозд, зелёная пеночка и малая мухоловка),

1.1.1.3. – во время весенних и осенних кочевок и пролетов (длиннохвостая неясыть, зеленушка и галка),

1.1.1.3.1, а также летом (зарянка);

1.2. – сосновые (глухарь, рябчик, козодой и малый пёстрый дятел):

1.2.1. – весь период пребывания,

преимущественно:

1.2.1.1. – черничниково-зеленомошниково-долгомошниковые (тетерев, трехпалый дятел, синехвостка, деряба, весничка, сероголовая гаичка, поползень и пищуха);

1.2.1.2. – мохово-лишайниковые паркового типа (перепелятник и серая мухоловка):

1.2.1.2.1. – со второй половины мая по июль (турухтан и мухоловка-пеструшка):

1.2.1.2.1.1. – особенно близ опушек (канюк, дербник, чеглок и большой улит);

1.2.1.2.2. – по опушкам в период осеннего пролета (шилохвость и крапивник);

1.3. – еловые и сосновые:

1.3.1 – весь период пребывания (вахирь, кукушка и ополовник):

1.3.1.1. – со второй половины апреля по октябрь (зяблик и юрок);

1.3.2. – в гнездовое время, а во внегнездовое – повсеместно (чёрный дятел, свиристель, чечётка, белокрылый клёст и ворон).

2. Водно-болотный тип предпочтения.

Птицы, предпочитающие полуоткрытые, открытые заболоченные и обводненные местообитания:

2.1. – низкорослые рямы:

2.1.1. – все время пребывания, включая гнездовый период (чирок-свистун, болотный лунь, чёрный стриж и лесной конёк);

2.1.2. – в периоды активных перемещений, преимущественно:

2.1.2.1. – весной (гуменник, свиязь, широконоска, гоголь и хохлатая чернеть);

2.1.2.2. – осенью (кряква);

2.2. – верховые болота:

2.2.1. – все время пребывания, включая гнездовый период (серый журавль, большой и средний кроншнепы и жёлтая трясогузка);

2.2.2. – на весеннем пролете (морская чернеть и полевой лунь).

3. Синантропный тип предпочтения.

Птицы, предпочитающие малые поселки, приусадебные участки и ближайшие опушки:

3.1. – в течение круглого года (большая синица, домовый и полевой воробей, сорока и серая ворона);

3.2. – в весенне-летне-осеннее время (береговая и деревенская ласточки):

3.2.1. – особенно припоселковые экотоны (белая трясогузка, каменка, рябинник и садовая славка);

3.2.2. – а кроме поселков,

3.2.2.1. – облесенные и полуоблесенные местообитания (зимняк, фифи, белохвостый песочник, вальдшнеп, черноголовый чекан, садовая камышевка, славка-завирушка, таловка, чиж, чечевица и кедровка);

3.3. – поздней весной (зарничка и иволга);

3.4. – в периоды активных перемещений:

3.4.1. – на весеннем и осеннем пролетах (малый зуёк, вертишейка, рогатый жаворонок, белошапочная овсянка, певчий дрозд и сверчок),

а кроме поселков:

3.4.1.1. – леса и заболоченные местообитания (чибис, перевозчик, круглоносый плавунчик, кулик-воробей, дупель, зеленый конёк, жулан, варакушка, луговой чекан, серая славка, теньковка и овсянка-крошка);

3.4.1.2. – вырубки и заболоченные местообитания (черныш, азиатский бекас, речная крачка, полевой жаворонок, чернозобый дрозд, белобровик, обыкновенная и камышевая овсянки, щегол, коноплянка, дубонос, скворец и грач);

3.4.2. – активизации летних кочевков (серая цапля, скопа, чёрный коршун, беркут, пустельга, сизая чайка и сизый голубь);

3.4.3. – на осеннем пролете и кочевках:

3.4.3.1. – в первой половине сентября (серебристая чайка, бургомистр и горная трясогузка);

3.4.3.2. – во второй половине сентября (тетеревятник и ястребиная сова);

3.4.3.3. – во второй половине октября (пуночка);

3.4.3.4. – во второй половине ноября (белоспинный дятел и щур).

Полученная пространственно-временная классификация видов объясняет 43% дисперсии птиц (коэффициент множественной корреляции – 0.66).

В среднетаёжном Северном Предуралье во время своего пребывания в течение года преимущественно леса предпочитают 50 видов (37%); малые поселки – 70 (51%); полуоткрытые и открытые заболоченные местообитания – 16 видов (12%). При этом 49 видов (36%) тяготеют к каким-либо местообитаниям региона во время пролетов и не представлено ни одной группы предпочтения зимнего периода. В пределах **горных аналогов южнотаёжных лесов** Среднего Урала (Ливанов, 2003) во время своего пребывания в 6 местообитаниях в течение года из 114 встреченных видов, преимущественно леса предпочитают 45 (39%); малые полузаброшенные поселки – 36 (32%); полуоткрытые и открытые местообитания – 33 вида (29%). Преимущественно во время пролетов Средний Урал предпочитают 28 (25%) видов птиц, а преференция каких-либо местообитаний зимой проявляется только на уровне классов и составляет 2% от всех встреченных видов за год учетов. Как в Северном Предуралье, так и на Среднем Урале в качестве маркера среднегруппового предпочтения пространственная неоднородность среды иерархически более значима, чем сезонные изменения природы.

В северной лесостепи Западно-Сибирской равнины из 103 видов птиц (Цыбулин, 1985), встреченных во время круглогодичных учетов в 5 обследованных местообитаниях, 43 вида (42%) предпочитают смешанные леса, 30 (29%) – сады, 22 (21%) – поля-перелески и 8 видов (8%) – населенные пункты. Здесь группы преференции птиц во время пролетов и кочевков в целом составляет 51 вид птиц, т.е. 50% от общего числа встреченных, а зимнее время уже предпочитают 7% видов. При этом, так же как и в вышеобсужденных регионах, деление на группы по пространственному предпочтению проходит уже при первом разбиении (на уровне типов).

В колючей степи Западно-Сибирской равнины во время круглогодичных учетов в 6 местообитаниях встречено 138 видов (Торопов, 2008). Среди учтенных птиц колки предпочитают 50 видов (36%); открытые местообитания – 14 (10%); населенные пункты – 16 (12%) и водно-околоводные местообитания – 58 видов (42%). Всего зарегистрировано 52 вида (38%) от их общего числа, составляющих группы преференции местообитаний в периоды послегнездовых кочевков, весеннего и осеннего пролетов. Птиц, предпочитающих регион в холодное время, встречено 7 видов (5%). Значимость сезонных изменений природы в формировании групп преференции в колючей степи выше, чем в таёжных и лесостепных провинциях и, за исключением групп предпочтения поселков, проявляется уже при первых разбиениях.

В 6 местообитаниях среднегорий Центрального Алтая (Бочкарева, Ливанов, 2013) во время круглогодичных учетов встречено 120 видов. Леса здесь предпочитают 52 вида птиц (43%); открытые местообитания – 36 (30%); водно-околоводные ландшафты – 18 (15%) и населенные пункты – 11 (9%) видов. В периоды активных внегнездовых перемещений какие-либо из местообитаний предпочитают 18 видов (15%), а холодное время – 6 (5%). В Центральном Алтае, также как в обследованных уральских провинциях и в Приобье, при классификации видов пространст-

КЛАССИФИКАЦИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

венная неоднородность среды иерархически значимей, чем сезонные изменения природы.

В годы круглогодичных учетов оазисы пустынь Туркмении населяло 158 видов птиц (Козлов А. Н., 1988). Из них 78 видов (49%) предпочитало тугаи, водно-околоводные местообитания – 39 (25%), открытые ландшафты – 27 (17%) и населенные пункты – 11 (7%), а 3 вида (2%) в пределах обследованной территории широко распространены. В периоды пролетов оазисы предпочитало 79 видов (50%), зимой – 25 видов (16%). При значительных отличиях от других анализируемых регионов в соотношении групп предпочтения в пространственно-временной классификации птиц оазисов долин Мургаба и Теджена в качестве маркеров средне-группового предпочтения пространственная неоднородность среды иерархически более значима, чем сезонные изменения природы.

Сопоставление пространственно-временных классификаций видов позволило выявить региональную специфику. В течение года в Северном Предуралье леса предпочитают близкие Среднему Уралу количество и доля видов. В то же время полуоткрытые и открытые местообитания в Предуралье (водно-болотный тип предпочтения) предпочитает в два меньшее число видов птиц, чем на Среднем Урале (сельско- и лесохозяйственный тип). Скорее всего это связано с нарастанием к северу суровости климата и, в связи с этим, избеганием птицами таких местообитаний большую часть года. В отличие от среднеуральской, самой бедной, самая большая группа видов в Предуралье характерна для малых поселков и окружающих их экотонов (синантропный тип). Сочетание высокой мозаичности, более высокой кормности и относительно хорошей укрытости приводит к максимально выраженному предпочтению птицами синантропных территорий, особенно во время кочевков и пролетов. От более южных территорий Северное Предуралье и Средний Урал отличаются самые низкие доля и количество птиц, обитающих в регионе только во внегнездовое, особенно в зимнее, время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, сопоставление особенностей распределения птиц в течение года в обследованных провинциях Северной Евразии позволило установить следующее. Доминирование факторов в формировании групп сходной предпочтения, связанных с пространственной неоднородностью, не является региональной особенностью и обнаруживается, как минимум, начиная со средней тайги вплоть до оазисов пустынной зоны.

По градиенту «запад – восток» никакие отличия в формировании групп предпочтения не выявлены (кроме частичной смены видов). А вот с севера на юг прослеживается тренд увеличения количества видов и разнообразия групп предпочтения птицами регионов в периоды пролетов и зимовок (соответственно, от 36 и 0% – в Северном Предуралье и до 50 и 16% – в оазисах пустынь).

По доле видов наименее географически изменчивы группы птиц, предпочитающих облесенные местообитания, составляя в разных провинциях 36 – 43%. За ними следуют представители групп предпочтения полуоткрытых и открытых ме-

стообитаний (9 – 29%). Третьи по доле амплитуде – птицы водно-околоводных групп (12 – 42%), а виды, предпочитающие населенные пункты, по доле соотношению различаются максимально (7 – 51%).

Расчеты с помощью пакета программ, имеющегося в банке данных лабораторий зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН, выполнены Т. А. Кузнецовой и И. Н. Богомоловой, за что автор выражает им искреннюю признательность.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочкарева Е. Н., Ливанов С. Г.* Птицы Центрального Алтая. Новосибирск : Наука-Центр, 2013. 544 с.
- Вартапетов Л. Г., Ливанов С. Г., Цыбулин С. М., Евсюкова А. К.* Зимнее распределение птиц на Западно-Сибирской равнине // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 2. С. 201 – 207.
- Климова Н. В.* Особенности распределения и пребывания птиц города Кемерово // Сиб. экол. журн. 2004. Т. 11, № 4. С. 549 – 554.
- Козлов А. Н.* Птицы тугаев долин Мургаба и Теджена и перспективы их охраны : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 23 с.
- Козлов Н. А.* Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 156 с.
- Ливанов С. Г.* Пространственно-временная организация населения птиц природных и антропогенных ландшафтов Среднего Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1995. 22 с.
- Ливанов С. Г.* Классификация птиц Среднего Урала по сходству распределения // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 3. С. 349 – 356.
- Ливанов С. Г., Коровин В. А., Кочанов С. К.* Летнее распределение птиц на Урале // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13, № 4. С. 521 – 525.
- Малкова А. Н.* Пространственно-временная организация населения птиц городов равнин и гор юга Западной Сибири (на примере Новосибирска и Горно-Алтайска) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 22 с.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С.* Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 304 с.
- Равкин Ю. С.* Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 264 с.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г.* Факторная зоогеография : принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А.* Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253 – 269.
- Торопов К. В.* Птицы колочной степи Западной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 356 с.
- Трофимов В. А.* Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Изд-во Ин-та экономики СО АН СССР, 1976. Ч. 2. С. 24 – 36.
- Трофимов В. А., Равкин Ю. С.* Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980. С. 135 – 138.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

Цыбулин С. М. Птицы диффузного города (на примере новосибирского Академгородка). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 163 с.

Цыбулин С. М. Птицы Алтая : пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2009. 234 с.

Шеломенцева О. В. Пространственно-временная организация населения птиц городов южной тайги Средней Сибири (на примере г. Лесосибирска) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2009. 18 с.

УДК 599.323.45

**ОЦЕНКА ФЕРТИЛЬНОСТИ
ЭКОЛОГИЧЕСКИ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ФОРМ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ
И ИХ ГИБРИДОВ НАДВИДОВОГО КОМПЛЕКСА
MUS MUSCULUS SENSU LATO (RODENTIA: MURIDAE)**

А. Н. Мальцев, А. В. Амбарян, Е. В. Котенкова

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

Поступила в редакцию 13.03.15 г.

Оценка фертильности экологически различающихся форм домовых мышей и их гибридов надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* (Rodentia: Muridae). – Мальцев А. Н., Амбарян А. В., Котенкова Е. В. – У домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. относительная масса семенников больше, а качество спермы выше у экзоантропных видов, чем у синантропных. В работе показано, что такая закономерность наблюдается и на внутривидовом уровне, поскольку индекс массы семенников и концентрация спермы в ряде сравнений были достоверно выше у факультативно синантропных подвидов *Mus musculus wagneri* и *M. m. gansuensis* по сравнению с синантропным *M. m. musculus*. Характер наследуемости этих признаков необходимо учитывать при трактовке результатов экспериментальных скрещиваний домовых мышей.

Ключевые слова: *Mus musculus wagneri*, *Mus musculus gansuensis*, *Mus musculus musculus*, домовые мыши, качество спермы, относительная масса семенников, фертильность.

Fertility evaluation of ecologically different forms of house mice and their hybrids of the superspecies complex *Mus musculus sensu lato* (Rodentia: Muridae). – Maltsev A. N., Ambaryan A. V., and Kotenkova E. V. – In house mice from the superspecies complex *Mus musculus* s.l., the relative weight of their testicles is higher and the sperm quality is better for the exoanthropic species than for the synanthropic ones. It is shown that this pattern is observed at an intraspecific level as well, since the testicle weight index and sperm concentration were significantly higher in the hemi-synanthropic subspecies *Mus musculus wagneri* and *M. m. gansuensis* as compared to the synanthropic *M. m. musculus* in a few comparisons. The heritability of these indices should be considered when interpreting the results of experimental crosses in house mice.

Key words: *Mus musculus wagneri*, *Mus musculus gansuensis*, *Mus musculus musculus*, house mice, sperm quality, relative mass of testes, fertility.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-280-291

ВВЕДЕНИЕ

Домовые мыши, являющиеся объектом настоящего исследования, представляют собой надвидовой комплекс, *Mus musculus* s.l., в который входят две дивергентные группы: синантропных (*Mus musculus* L., 1758; *M. domesticus* Schwarz et Schwarz, 1943; *M. castaneus* Waterhouse, 1842) и экзоантропных (*M. spicilegus* Petyeni, 1882; *M. macedonicus* Petrov et Ruzic, 1983; *M. spretus* Lataste, 1883) видов (Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993). Синантропные и экзоантропные виды симпа-

патричны и не скрещиваются между собой в природе, но гибридизируют в лаборатории (Лавренченко и др., 1994; Boursot et al., 1993), в то время как синантропные таксоны парapatричны и скрещиваются в местах контакта ареалов, а экзoантропные виды аллопатричны (Sage et al., 1993). Синантропные виды характеризуются высокой степенью эврибионтности и широко расселились по Земному шару с помощью человека, населяя как материки, так и острова (Кучерук, 1994). Экзoантропные виды хорошо приспособлены к конкретным особенностям среды обитания и имеют ограниченный ареал (Лялюхина и др., 1989; Соколов и др., 1990; Котенкова, Прилуцкая, 1994). По степени снижения экологической пластичности и степени взаимосвязи с человеком домашних мышей можно расположить следующим образом: *Mus castaneus*, *M. domesticus*, *M. musculus*, *M. spretus*, *M. macedonicus*, *M. spicilegus*. В этом ряду первые три вида представляют собой настоящих синантропов¹, а три последующие – экзoантропы, при этом представители *M. spretus* могут непродолжительное время обитать в постройках, *M. macedonicus* населяет агроценозы и в постройках не обнаружен, а *M. spicilegus* облигатный экзoантропный вид, круглый год обитающий в открытых биотопах (Котенкова, Прилуцкая, 1994; Котенкова, Мунтяну, 2007). Согласно принятой нами типизации синантропии (Kucheruk, 1965), *M. musculus* – настоящий синантроп и представляет собой политипический вид, в который входят несколько морфологически и/или цитогенетически диагностируемых, а также экологически различающихся подвидов (Лавренченко, 1990, 1994; Якименко и др., 2003; Mezhhzherin, Kotenkova, 1992). Среди них *M. m. musculus*, представители которого на большей части ареала обитают в постройках человека, однако могут выселяться из них в открытые местообитания в теплый период года (Тупикова, 1947; Соколов и др., 1990). *M. m. wagneri* и *M. m. gansuensis* распространены южнее, их представители на значительной части ареала круглый год живут в открытых биотопах, однако могут заселять и постройки (Виноградов и др., 1936; Слудский и др., 1977), то есть являются факультативными синантропами.

Некоторые физиологические параметры, определяющие конкурентоспособность спермы: ее качество (концентрация, морфология сперматозоидов) и размер семенников изменяются интегрированно (Malo et al., 2005, 2011), иными словами, чем больше семенники, тем выше качество спермы, а значит, ее конкурентоспособность и фертильность самцов. Способность к оплодотворению эякулята самца зависит как от физиологических характеристик самой спермы (Foote, 2003; Malo et al., 2005; Gotoh, 2010), так и от объема семенников (Gomendio et al., 1998). Рост

¹ К настоящим синантропам по В. В. Кучерук (Kucheruk, 1965) относятся виды, которые способны обитать во всех типах строений, вплоть до современных многоэтажных зданий. Они настолько хорошо приспособлены к жизни в населенных пунктах и постройках человека, что смогли расселиться с ним на большей части Земного шара. Ареал, сформировавшийся благодаря использованию жилищ человека, по площади в несколько раз превосходит исходный, естественный ареал вида. В экстремальных частях вновь сформировавшегося ареала животные живут исключительно в постройках человека, не осваивая естественные биотопы. В оптимуме как исходного, так и вновь сформировавшегося ареала значительная часть населения может обитать за пределами городов и поселков.

относительной массы семенников часто сопровождается как ростом и увеличением массы ткани, производящей сперму, так и возрастанием эффективности продукции спермы на единицу массы этой ткани (Lupold et al., 2009), вследствие чего увеличивается концентрация сперматозоидов и количество спермы в эякуляте самца (Møller, 1988, 1989). Фертильность самца определяется генетическими (Gomendio et al., 2000; Golas et al., 2008; Gotoh, 2010) и онтогенетическими (Florman, Ducibella, 2006) программами, лежащими в основе сложного комплекса процессов, определяющего стадии формирования спермы, ее созревания и транспортировку в репродуктивных путях самки, а также саму подготовку к оплодотворению. У мышей вес семенников достоверно коррелирует с концентрацией спермы, и вместе оба показателя обеспечивают надежную оценку репродуктивного статуса самцов (Forejt, Iványi, 1974; Good et al., 2008). Показано, что независимо от сезона размножения, стадии популяционного цикла, условий обитания (у животных, отловленных в природе, и у содержащихся в лаборатории), относительный размер семенников экзотропных видов, входящих в надвидовой комплекс *Mus musculus* s.l., всегда достоверно больше, чем синантропных (Frynta et al., 2009). Для оценки степени развития посткопуляционных механизмов изоляции между близкородственными формами в качестве одного из критериев часто используют фертильность или стерильность их гибридов, полученных экспериментальным путем. В связи с этим результаты исследований по сравнительному изучению конкурентоспособности спермы и фертильности разных форм домовых мышей и их гибридов могут дать дополнительную информацию также и для оценки их таксономического статуса.

Задачей работы была сравнительная оценка показателей фертильности и конкурентоспособности спермы самцов экологически различающихся подвидов *M. musculus* и удаленных популяций подвида *M. t. musculus* и их гибридов по индексу массы семенников, концентрации спермы и на основании анализа морфологии сперматозоидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фертильность самцов оценивали по массе семенников, концентрации спермы и на основании анализа морфологии сперматозоидов. Проанализировано 48 самцов в возрасте 90 – 240 дней (табл. 1). Для получения гибридов проведены экспериментальные скрещивания между разными формами домовых мышей в виварии на научно-экспериментальной базе Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН «Черноголовка» в 2010 – 2014 гг. Для формирования пар использовали зверьков F₁, F₂, F₃ поколений, полученных от животных, отловленных в природе. Представители *M. t. musculus* были отловлены в г. Москве, Московской области, г. Ишиме, г. Кишиневе и в Цимлянских песках (Волгоградская область); представители *M. t. wagneri* – в окрестностях г. Астрахань, представители *M. t. gansuensis* – в пос. Нижний Цасучей (Забайкальский край). Пары домовых мышей (самец и самка) формировали из половозрелых особей в возрасте 40 – 90 дней сроком на 3 – 6 месяцев. В дальнейшем проанализировано 10 самцов-гибридов F₁ от межпопуляционных скрещиваний и 6 бэккроссов от реципрокных скрещиваний (табл. 2). Самцов забивали в возрасте 90 – 180 дней с использованием

Таблица 1
 Масса тела, размеры семенников, концентрация и число аномальных сперматозоидов у самцов разных форм домовых мышей, гибридов и бэкроссов

Форма / Подвид	Число исследованных самцов	Масса тела, г	Масса семенника, г	Индекс массы семенника, %	Концентрация спермы (n) 1×10 ⁴	Количество аномальных сперматозоидов, %	
						всего	первичных аномалий
<i>M. m. musculus</i> (M)	10	16.96±0.4	0.06±0.003	0.368±0.012	5.95±0.64	52.68	3.87
<i>M. m. musculus</i> (Ц)	6	15.0±0.43	0.073±0.003	0.487±0.02	9.58±0.71	32.52	5.58
<i>M. m. musculus</i> (И)	2	18.1±0.92	0.062±0.006	0.34±0.05	10.4±4.4	45.2	7.4
<i>M. m. wagneri</i>	8	16.71±0.66	0.079±0.004	0.48±0.032	12.27±0.95	32.38	5.17
<i>M. m. gansuensis</i>	6	14.67±1.11	0.096±0.011	0.651±0.044	10.78±2.03	31.36	6.4
♂ <i>M.m.w.</i> × ♀ <i>M.m.m.</i> (M)	8	15.69±0.47	0.06±0.009	0.39±0.05	8.84±1.22	41.08	6.48
F ₁ от ♂ <i>M.m.g.</i> × ♀ <i>M.m.m.</i> (И)	2	16.6±0.81	0.087±0.002	0.52±0.04	13.4±2.1	41.25	6.35
Бэкроссы от ♂ <i>M.m.m.</i> (M) × ♀ F ₁ (♂ <i>M.m.m.</i> (M) × ♀ <i>M.m.m.</i> (K))	7	17.52±0.56	0.066±0.003	0.38±0.02	6.1±0.29	46.01	9.07

Примечание. М – г. Москва и Московская область, И – г. Ишим, К – г. Кишинев, Ц – Цимлянские пески. *M.m.m.* – *Mus musculus musculus*, *M.m.w.* – *Mus musculus wagneri*, *M.m.g.* – *Mus musculus gansuensis*.

углекислого газа (диоксида углерода). Семенники (правый и левый) от каждого самца помещали в пробирки Эппендорф, а затем взвешивали на весах Ohaus модели Adventurer™ (Ohaus Corp. Pine Brook, NJ, USA) с точностью до 0.01 г. Массу тела определяли с помощью весов Ohaus модели Scout™™ (Ohaus Corp. Pine Brook, NJ, USA) с точностью до 0.1 г. Количество сперматозоидов в двух эпидидимисах подсчитывали в камере Горяева, в ней же анализировали их морфологию. Для этого каудальные части эпидидимисов, полученные от каждого самца, измельчали в 200 мкл фосфатного буфера, добавляли ещё 800 мкл фосфатного буфера и оставляли на 30 мин при периодическом перемешивании для выделения сперматозоидов.

Таблица 2

Аномалии сперматозоидов домашних мышей

Норма	Аномалии	
	первичные	вторичные
Акросома	укороченная отсутствие акросомы деформированная	–
Головка	деформированная	сдвоенные головки отсутствие головки
Шейка	спирально закрученная	изгиб
Хвост	–	изогнутый укороченный петля на конце отсутствие хвоста спирально закрученный
Весь сперматозоид	многочисленные аномалии спираль клубок	–
Сперматозоиды не сливаются, отделены один от другого	слияние спермиев	–

Далее раствор переносили в конусообразную пластиковую пробирку объёмом 5 мл и добавляли 200 мкл эозина для окраски сперматозоидов. К данному раствору добавляли 1000 мкл фосфатного буфера, тщательно встряхивали и оставляли на 30 мин. Перед тем как взять пробу (10 мкл) для камеры Горяева, ещё раз встряхивали пробирку с раствором (так как сперматозоиды оседают на дно). 10 мкл пробы помещали в одно поле камеры Горяева, а затем и во второе. Подсчёт количества сперматозоидов и регистрацию аномалий морфологии проводили визуально в пяти больших квадратах каждого из полей под световым микроскопом при увеличении $\times 116$. Подсчитывали число аномальных и нормальных сперматозоидов. Аномалии сперматозоидов оценивали в соответствии с модифицированной нами классификацией ряда авторов (Kot, Handel, 1987; Pogany, Balhorn, 1992; Burruel et al., 1996; Oka et al., 2004; Storchová et al., 2004; Kawai et al., 2006) (см. табл. 2). Для вычисления концентрации подсчитывали среднее число сперматозоидов в миллион на 1 мл (Searle, Beechey, 1974; Storchová et al., 2004; Vyskočilová et al., 2005). Для статистической обработки данных использован ранговый критерий Краскела – Уоллиса, апостериорные парные сравнения проведены с использованием теста Данна.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные представлены на рис. 1 – 6 и в табл. 1. Близкородственные формы домовых мышей наиболее существенно различались по показателям индекса массы семенников и концентрации спермы. Так, сравнение индекса массы семенников у самцов разных подвигов домовых мышей (см. рис. 1) *M. m. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*, *M. m. musculus* (Цимлянские пески) выявило достоверное превышение этого показателя у *M. m. gansuensis* в сравнении с *M. m. musculus* (тест Краскела – Уоллиса – $H_3 = 19.270$, $P < 0.001$; тест Данна при попарном апостериорном сравнении самцов *M. m. gansuensis* и *M. m. musculus* – $Q = 4.231$, $P < 0.001$). Сопоставление индекса массы семенников *M. m. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. m. wagneri* и их гибридов первого поколения (см. рис. 2) показало достоверное превышение этого показателя у самцов *M. m. wagneri* в сравнении с самцами *M. m. musculus* (тест Краскела – Уоллиса – $H_2 = 9.485$, $P = 0.009$; тест Данна при попарном апостериорном сравнении самцов *M. m. wagneri* и *M. m. musculus* – $Q = 3.039$, $P = 0.007$). В то же время медиана индекса массы семенников у гибридов первого поколения была близка по значению к медиане индекса массы семенников у *M. m. wagneri* (см. рис. 2), хотя различия не были достоверны.

Показатель концентрации спермы принимал достоверно более высокое значение у самцов *M. m. wagneri* в сравнении с самцами *M. m. musculus* как при сопоставлении представителей номинативных подвигов домовых мышей (см. рис. 3): *M. m. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*, *M. m. musculus* (Цимлянские пески) (тест Краскела – Уоллиса – $H_3 = 13.959$, $P = 0.003$, тест Данна при попарном сравнении самцов *M. m. wagneri* и *M. m. musculus* (г. Москва, Московская область) – $Q = 3.592$, $P = 0.002$), так и при сопоставлении *M. m. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. m. wagneri* и их гибридов первого поколения (см. рис. 4) (тест Краскела – Уоллиса – $H_2 = 12.474$, $P = 0.002$; тест Данна при попарном сравнении самцов *M. m. wagneri* и *M. m. musculus* – $Q = 3.514$, $P = 0.001$). При этом медианы концентрации спермы у *M. m. gansuensis* и *M. m. wagneri* имели близкие значения (см. рис. 3). Сопоставление различных форм домовых мышей по показателю процентного содержания сперматозоидов с неповрежденной акросомой не выявило наличия существенных различий (см. рис. 5). Гиб-

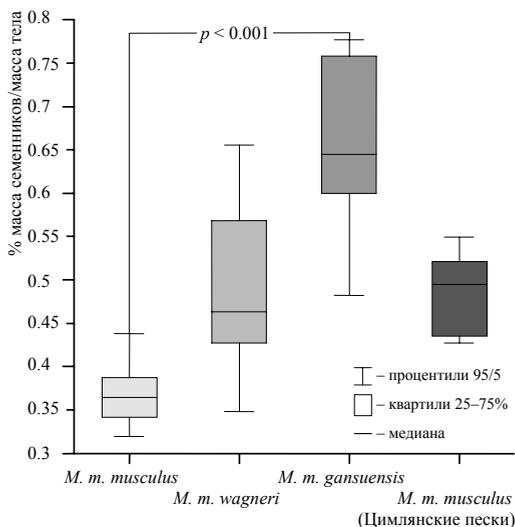


Рис. 1. Медианы и разброс квартилей индекса массы семенников *M. m. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*, *M. m. musculus* (Цимлянские пески)

риды F₁ *musculus* × *gansuensis* по значениям индекса массы семенников и проценту аномальных сперматозоидов занимали промежуточное положение по сравнению с родительскими формами, по значениям концентрации спермы были близки к *M. t.*

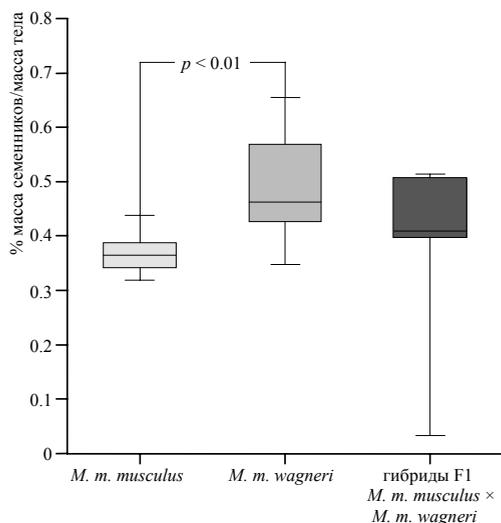


Рис. 2. Медианы и разброс квартилей индекса массы семенников *M. t. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. t. wagneri*, гибридов F1 *M. t. musculus* × *M. t. wagneri*. Усл. обозначения см. рис. 1

< 0.01). Качество спермы самцов из г. Ишима было ниже, чем у самцов *M. t. musculus* из г. Москвы и Московской области (см. табл. 1).

gansuensis и превосходили таковые *M. t. musculus* из г. Ишима (см. табл. 1). Поскольку было исследовано лишь 2 гибрида *M. t. musculus* × *gansuensis*, полученные данные носят предварительный характер и нуждаются в дальнейшем уточнении. Бэкроссы от самки-гибрида F₁ от межпопуляционных скрещиваний зверьков из г. Москвы и г. Кишинева и самца *M. t. musculus* из г. Москвы обладали аналогичными размерами семенников и концентрацией спермы, как и отцы (см. табл. 1). Однако качество спермы данных самцов было значительно хуже, чем у отцовской популяции. У самцов-бэкроссов соотношение первичных аномалий от общего числа составило более 9%, тогда как у самцов *M. t. musculus* (г. Москва и Московская область) их было почти в три раза меньше (около 4%) ($P <$

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось выше, между таксонами надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. наблюдается широкая вариабельность в массе и размерах семенников, в то время как масса тела самцов варьирует в гораздо меньшей степени (Gomendio et al., 2006; Frynta et al., 2009; Montoto et al., 2011). Выявлена существенная разница в массе семенников и концентрации спермы у синантропных и экзоантропных видов, причем у последних эти показатели всегда выше. Это означает, что у экзоантропных видов мышей естественный отбор был в большей степени, чем у синантропных, направлен на усиление конкурентоспособности спермы. Такая закономерность до сих пор не нашла объяснения (Frynta et al., 2009). Мы обнаружили сходную закономерность на подвидовом уровне, поскольку показатели фертильности самцов факультативно синантропных подвидов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* в ряде сравнений превосходили таковые у самцов синантропного *M. t. musculus*. Мы попытаемся объяснить полученные данные, исходя из разницы в экологии изученных подвидов.

ОЦЕНКА ФЕРТИЛЬНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ФОРМ

Условия обитания вне жилищ человека существенно ограничивают возможности экзоантропных форм домовых мышей к размножению и обуславливают его сезонность. В то же время у синантропных форм домовых мышей, обитающих в постройках человека, в отличие от экзоантропных, сезонность размножения не выражена (Лялюхина, 1984; Bronson, 1979; Pelikán, 1981; Barnett, Dickson, 1989; Carlsen, 1993). Поэтому самцы имеют возможность спариваться с самками вне зависимости от времени года (хотя интенсивность размножения может быть подвержена сезонным колебаниям). Круглогодичное размножение синантропных видов мышей, возможно, обуславливает снижение конкуренции спермы самцов и, как следствие, более низкие значения показателей относительного размера семенников и качества спермы. Объекты нашего исследования – подвиды *M. m. wagneri* и *M. m. gansuensis* – в меньшей степени связаны с постройками человека по сравнению с *M. m. musculus*: так, известны большие по площади территории в Средней Азии, где представители первого подвида ведут экзоантропный образ жизни (Виноградов и др., 1936; Слудский и др., 1977). По мнению некоторых исследователей, *M. m. wagneri* является экологическим степным аналогом облигатно экзоантропного вида *M. spicilegus* (Коробицина, Якименко, 2004) и может рассматриваться как факультативно синантропный таксон. Для экзоантропных популяций этого таксона характерна сезонность размножения, поскольку ареал *M. m. wagneri* включает в себя территории с резко континентальным климатом и сезонной ограниченностью ресурсов. Вероятно, при таких условиях может проявляться отбор на повышение конкурентоспособности спермы самцов, что, в свою очередь, и обуславливает более высокие (в сравнении с синантропными формами) показатели относительного размера семенников и качества спермы. Это может быть отчасти справедливо и для другого использованного в настоящей работе факультативно синантропного таксона – *M. m. gansuensis*. При сезонном размножении наблюдается синхронизация готовности к спариванию у самок, т. е. большое число самок приходит в состояние эструса одновременно. В этой ситуации конкуренция за самок между самцами усиливается, что способствует действию отбора на усиление конкурентоспособности спермы. Действительно, недавние исследования показали, что у хищных

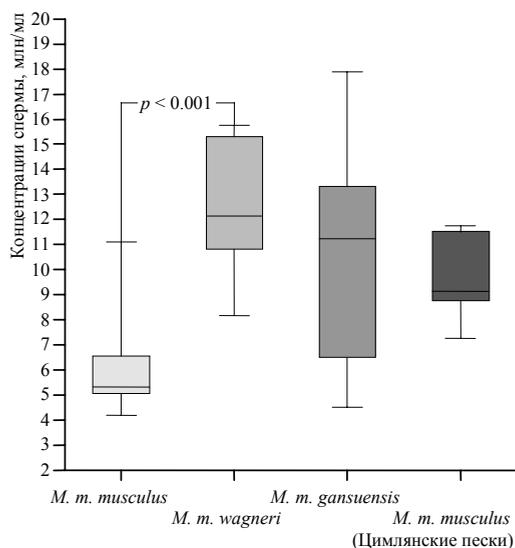


Рис. 3. Медианы и разброс квартилей значений концентрации спермы *M. m. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*, *M. m. musculus* (Цимлянские пески). Усл. обозначения см. рис. 1

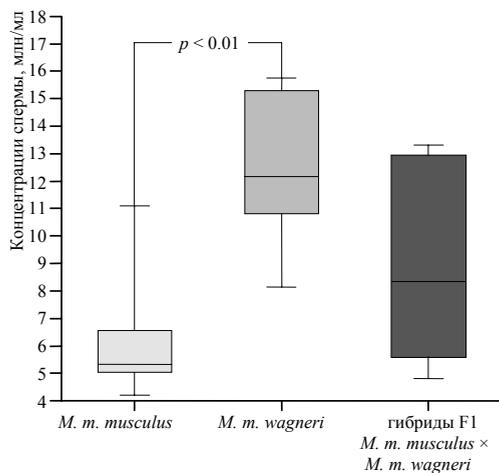


Рис. 4. Медианы и разброс квартилей значений концентрации спермы *M. m. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. m. wagneri*, гибридов F1 *M. m. musculus* × *M. m. wagneri*. Усл. обозначения см. рис. 1

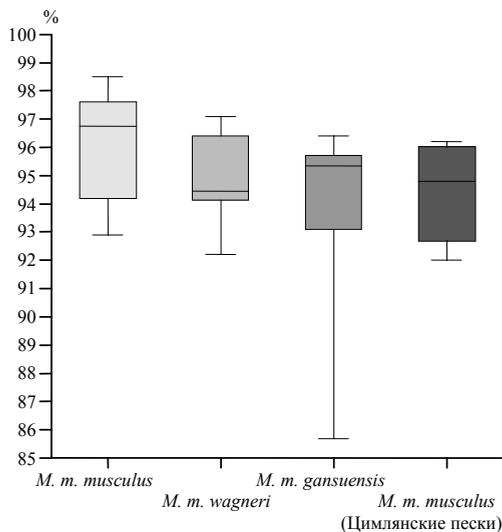


Рис. 5. Медианы и разброс квартилей процентного соотношения сперматозоидов с неповрежденной акросомой *M. m. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*, *M. m. musculus* (Цимлянские пески). Усл. обозначения см. рис. 1

млекопитающих размер семенников не зависит от системы размножения, однако отрицательно коррелирует с продолжительностью сезона размножения: чем короче сезон размножения, тем больше размер семенников (Iossa et al., 2008).

Временные ограничения в размножении экзоантропных форм домашних мышей могут быть и результатом действия внесезонных факторов окружающей среды, что также может способствовать отбору на повышение конкурентоспособности спермы. Так, у *Mus spretus*, домашней мыши, распространенной южнее остальных экзоантропных видов (Юго-Западная Европа и Северная Африка), размножение может происходить круглогодично только при подходящих климатических условиях и доступности корма (Cassaing, 1984; Cassaing, Croset, 1985). Однако антропогенная среда в значительной степени нивелирует действие как сезонных, так и внесезонных факторов окружающей среды, ограничивающих способность домашних мышей к размножению в течение всего года и, таким образом, может существенно ослабить действие отбора на повышение конкурентоспособности спермы самцов.

По всей вероятности, размер семенников является видоспецифическим признаком, что может использоваться даже при видовой диагностике симпатрических таксонов самцов мышей (Соколов и др., 1988). Таким образом, при интерпретации показателей индекса массы семенников, концентрации и качества спермы гибридов необходимо учитывать генетически обу-

ОЦЕНКА ФЕРТИЛЬНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ФОРМ

словленную разницу этих показателей у родительских форм. Иными словами, на значения этих показателей может в определенной степени оказывать влияние характер наследуемости этих признаков. Вполне возможно, что такую разницу необходимо учитывать и при анализе результатов, полученных для других видов грызунов, что часто вообще не обсуждается в работах по экспериментальной гибридизации. Небольшой размер семенников гибридов по сравнению с одним из родительских видов с крупными семенниками еще не означает, что гибриды обладают пониженной фертильностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что выявленная ранее на видовом уровне закономерность, согласно которой вес семенников и качество спермы экзоантропных таксонов домашних мышей, входящих в надвидовой комплекс *Mus musculus* s.l., независимо от ряда факторов окружающей среды достоверно выше по сравнению с синантропными, справедлива и на подвидовом уровне. Характер наследуемости этих признаков необходимо учитывать при трактовке результатов экспериментальных скрещиваний домашних мышей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 12-04-00339 а, № 16-04-00149 а) и Программы «Гранты президента РФ» (проект № МК-3909.2015.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., Гептнер В. Г. Грызуны Средней Азии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. 228 с.

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

Кучерук В. В. Ареал надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / под ред. Е. В. Котенковой, Н. Ш. Булатовой. М. : Наука, 1994. С. 56 – 80.

Лавренченко Л. А. Систематический анализ надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato : автореф. дис. ... канд. биол. М., 1990. 25 с.

Лавренченко Л. А., Котенкова Е. В., Булатова Н. Ш. Экспериментальная гибридизация домашних мышей // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / под ред. Е. В. Котенковой, Н. Ш. Булатовой. М. : Наука, 1994. С. 93 – 109.

Лялюхина С. И., Михайленко А. Г., Котенкова Е. В. Кадастрово-справочная карта ареала курганчиковой мыши (*Mus hortulanus* Nordm.) на территории СССР // Домовая мышь / под ред. В. Е. Соколова, Е. В. Котенковой, Б. Р. Краснова, Н. Н. Мешковой / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М., 1989. С. 28 – 51.

Коробичина К. В., Якименко Л. В. Роль и место *wagneri*-подобных форм домашней мыши (Rodentia, Muridae) в фауне России и сопредельных стран // Зоол. журн. 2004. Т. 83, вып. 8. С. 108 – 1090.

Котенкова Е. В., Прилуцкая Л. И. Экологические характеристики видов. // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / под ред. Е. В. Котенковой, Н. Ш. Булатовой. М. : Наука, 1994. С. 178 – 185.

Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А., Грачев Ю. А., Исмагилов М. И., Катитонов В. И., Страутман Е. И., Федосенко А. К., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата : Наука КазССР, 1977. Т. 1, ч. 2. 536 с.

Соколов В. Е., Осадчук А. В., Котенкова Е. В. Маркировочная активность, морфометрический анализ и видоспецифичность половой активации у самцов домового и курганчикового мышей // Докл. АН СССР. 1988. Т. 300, № 5. С. 1270 – 1273.

Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домового и курганчикового мышей. М. : Наука, 1990. 207 с.

Тутикова Н. В. Экология домового мыши средней полосы СССР // Фауна и экология грызунов. 1947. Вып. 2. С. 5 – 67.

Якименко Л. В., Коробицына К. В., Фрисман Л. В., Мориваки К., Йонекава Х. Цитогенетика и систематика домовых мышей России и прилежащих стран // Проблемы эволюции. 2003. Т. 5. С. 62 – 89.

Barnett S. A., Dickson R. G. Wild mice in the cold : some findings on adaptation // Biological Reviews. 1989. Vol. 64, № 4. P. 317 – 340.

Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. The evolution of house mice // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 1993. Vol. 24. P. 119 – 152.

Bronson F. H. The reproductive ecology of the house mouse // The Quarterly Review of Biology. 1979. Vol. 54, № 3. P. 265 – 299.

Burrueel V. R., Yanagimachi R., Whitten W. K. Normal mice develop from oocytes injected with spermatozoa with grossly misshapen heads // Biology of Reproduction. 1996. Vol. 55, № 3. P. 709 – 714.

Carlsen M. Migrations of *Mus musculus musculus* in Danish farmland // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1993. Bd. 58, № 3. S. 172 – 180.

Cassaing J. Interactions intra- et interspécifiques chez les souris sauvages du Midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* : conséquences sur la compétition entre les deux espèces // Biology of Behaviour. 1984. Vol. 9, № 2. P. 281 – 293.

Cassaing J., Croset H. Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de souris (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Ruddy) du midi de la France // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1985. Bd. 5, № 2. S. 271 – 284.

Florman H. M., Ducibella T. Fertilization in Mammals // Physiology of Reproduction / ed. J. D. Neill. San Diego : Elsevier, 2006. P. 55 – 112.

Foote R. H. Fertility estimation : a review of past experience and future prospects // Animal Reproduction Science. 2003. Vol. 75, № 1 – 2. P. 119 – 139.

Forejt J., Iványi P. Genetic studies on male sterility of hybrids between laboratory and wild mice (*Mus musculus* L.) // Genetics Research. 1974. Vol. 24, № 2. P. 189 – 206.

Frynta D., Slábová M., Vohralík V. Why do male house mice have such small testes? // Zoological Science. 2009. Vol. 26, № 1 – 2. P. 17 – 23.

Golas A., Dzieza A., Kuzniarz K., Styrna J. Gene mapping of sperm quality parameters in recombinant inbred strains of mice // Intern. J. of Developmental Biology. 2008. Vol. 52, № 2 – 3. P. 287 – 293.

Gomendio M., Harcourt A. H., Roldán E. R. S. Sperm competition in mammals // Sperm Competition and Sexual Selection / eds. T. R. Birkhead, A. P. Møller London : Academic Press, 1998. P. 667 – 755.

Gomendio M., Cassinello J., Roldán E. R. S. A comparative study of ejaculate traits in three endangered ungulates with different levels of inbreeding : fluctuating asymmetry as an indicator of reproductive and genetic stress // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. 2000. Vol. 267, № 1446. P. 875 – 882.

Gomendio M., Martín-Coello J., Crespo C., Magaña C., Roldán E. R. S. Sperm competition enhances functional capacity of mammalian spermatozoa // Proceedings of the National Academy of Sciences. USA. 2006. Vol. 103, № 5. P. 1513 – 1517.

ОЦЕНКА ФЕРТИЛЬНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ФОРМ

- Good J. M., Handel M. A., Nachman M. W.* Asymmetry and polymorphism of hybrid male sterility during the early stages of speciation in house mice // *Evolution*. 2008. Vol. 62, № 1. P. 50 – 65.
- Gotoh H.* Inherited sperm head abnormalities in the B10.M mouse strain // *Reproduction, Fertility and Development*. 2010. Vol. 22, № 7. P. 1066 – 1073.
- Iossa G., Soulsbury C. D., Baker P. J., Harris S.* Sperm competition and the evolution of testes size in terrestrial mammalian carnivores // *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22, № 4. P. 655 – 662.
- Kawai Y., Hata T., Suzuki O., Matsuda J.* The relationship between sperm morphology and in vitro fertilization ability in mice // *J. of Reproduction and Development*. 2006. Vol. 52, № 4. P. 561 – 568.
- Kot M. C., Handel M. A.* Binding of morphologically abnormal sperm to mouse egg zonae pellucidae in vitro // *Gamete Research*. 1987. Vol. 18, № 1. P. 57 – 66.
- Kucheruk V. V.* Synanthropic rodents and their significance in transmission of infection // *Theoretical Questions of Natural Foci Diseases : Proceedings of a Symposium held in Prague / eds. B. Rosicky, K. Heyberger. Prague, 1965. P. 353 – 366.*
- Lupold S., Linz G. M., Rivers J. W., Westneat D. F., Birkhead T. R.* Sperm competition selects beyond relative testes size in birds // *Evolution*. 2009. Vol. 63, № 2. P. 391 – 402.
- Malo A. F., Garde J. J., Soler A. J., Garcia A. J., Gomendio M., Roldan E. R. S.* Sperm velocity and the proportion of normal spermatozoa determine male fertility in natural populations of red deer // *Biology of Reproduction*. 2005. Vol. 72, № 4. P. 822 – 829.
- Mezhzherin S. V., Kotenkova E. V.* Biochemical systematics of the house mice in Central Palearctic region // *J. of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 1992. Vol. 30, № 3. P. 180 – 188.
- Møller A. P.* Ejaculate quality, testes size and sperm competition in primates // *J. of Human Evolution*. 1988. Vol. 17, № 5. P. 479 – 488.
- Møller A. P.* Ejaculate quality, testes size and sperm production in mammals // *Functional Ecology*. 1989. Vol. 3, № 1. P. 91 – 96.
- Montoto L. G., Magana C., Tourmente M., Martin-Coello J., Crespo C., Luque-Larena J. J., Gomendio M., Roldan E. R. S.* Sperm competition, sperm numbers and sperm quality in murid rodents // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6, № 3. P. e18173.
- Oka A., Mita A., Sakurai-Yamatani N., Yamamoto H., Takagi N., Takano-Shimizu T., Toshimori K., Moriwaki K., Shiroishi T.* Hybrid breakdown caused by substitution of the X chromosome between two mouse subspecies // *Genetics*. 2004. Vol. 166, № 2. P. 913 – 924.
- Pelikán J.* Patterns of reproduction in the house mouse // *Symposia of the Zoological Society of London*. 1981. Vol. 47. P. 205 – 229.
- Pogany G. C., Balhorn R.* Quantitative fluorometry of abnormal mouse sperm nuclei // *Journal of Reproduction and Fertility*. 1992. Vol. 96, № 1. P. 25 – 34.
- Sage R. D., Atchley W. R., Capanna E.* House mice as models in systematic biology // *Systematic Biology*. 1993. Vol. 42, № 2. P. 523 – 561.
- Searle A. G., Beechey C. V.* Sperm-count, egg-fertilization and dominant lethality after X-irradiation of mice // *Mutation Research*. 1974. Vol. 22, № 1. P. 63 – 72.
- Storchová R., Gregorová S., Buckiová D., Kyselová V., Divina P., Forejt J.* Genetic analysis of X-linked hybrid sterility in the house mouse // *Mammalian Genome*. 2004. Vol. 15, № 7. P. 515 – 524.
- Vyskočilová M., Trachtulec Z., Forejt J., Pialek J.* Does geography matter in hybrid sterility in house mice? // *Biological J. of the Linnean Society*. 2005. Vol. 84, № 3. P. 663 – 674.

УДК 598.241.3(470.44)

ОБИЛИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ НА УЧАСТКАХ ГНЕЗДОВАНИЯ ДРОФЫ В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

О. С. Опарина, М. Л. Опарин

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: otis07@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.11.2015 г.

Обилие членистоногих на участках гнездования дрофы в саратовском Заволжье. – Опарина О. С., Опарин М. Л. – Представлены результаты исследований количественного и качественного состава членистоногих на потенциальных участках гнездования дроф в саратовском Заволжье. Приведены конкретные материалы, полученные в 2012 г. на 7 участках: 2 паровых поля, два поля пшеницы (озимой и яровой), две залежи разного возраста и целина. Дан сравнительный анализ показателей обилия и биомассы членистоногих на озимых, обработанных химикатами, и необработанных. Приведено сравнение полученных результатов с данными прошлых лет. В саратовском Заволжье в гнездовой период в настоящее время дрофы имеют благоприятные условия для выкармливания потомства на залежах разного возраста и на полях ранних яровых культур. На полях озимых после комплексных обработок химикатами обилие и состав членистоногих не могут удовлетворить потребности дрофы в период выкармливания потомства.

Ключевые слова: *Otis tarda*, местообитания, кормовая база, членистоногие, обилие, биомасса, Заволжье.

Arthropod abundance on bustard nesting sites in the Saratov Trans-Volga region. – Опарина О. С. and Опарин М. Л. – The results of our study of the quantitative and qualitative arthropod composition at potential nesting areas of *Otis tarda* in the Saratov Trans-Volga region are presented. Specific information obtained at 7 areas (2 fallow fields, two fields of winter and spring wheat, two natural fallow lands of different ages, and virgin land) in 2012 is given. A comparative analysis of some indicators of the arthropod abundance and biomass on winter fields treated with chemicals and untreated is conducted. The obtained results are compared with those of previous years. In the Saratov Trans-Volga region in the nesting period *O. tarda* currently has favorable conditions for rearing nestlings on natural fallow lands of different ages and on early-spring crop fields. In winter fields after their complex treatments with chemicals the abundance and composition of arthropods cannot meet the needs of *O. tarda* during rearing nestlings.

Key words: *Otis tarda*, habitat, food supply, arthropods, abundance, biomass, Trans-Volga region.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-292-301

ВВЕДЕНИЕ

Исследования количественного и качественного состава членистоногих на потенциальных участках гнездования дроф дают представление о пригодности тех или иных местообитаний для выведения птенцов. Известно, что первые несколько

ОБИЛИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ НА УЧАСТКАХ ГНЕЗДОВАНИЯ ДРОФЫ

недель выживаемость птенцов дрофы зависит исключительно от наличия членистоногих. Полученные результаты дают информацию о том, какая структура землепользования на данной территории оказывает негативное влияние на популяции артропод.

Имеются данные, полученные как в дикой природе, так и в лабораторных условиях, что самки кормят птенцов членистоногими, размеры которых больше 5 мм, а биомасса отловленных на 100 взмахов сачком должна быть не меньше 4.5 г (Litzbarski et al., 1987, 1996).

В саратовском Заволжье изучение кормовой базы дрофы в период выкармливания птенцов было проведено нами в 1998 – 2000 гг. (Опарина и др., 2002). За последнее десятилетие численность дроф значительно сократилась (Опарин и др., 2012; Опарина и др., 2015), в связи с чем необходимо было получить сравнительный материал по обилию членистоногих на участках гнездования как основного показателя для успешного размножения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в юго-западной части саратовского левобережья в Краснокутском районе на трех стационарных участках размером 100 км² в 2012 г. и 2014 г. Отбор проб членистоногих производился 1 раз в декаду, в период с 20 мая по 20 июля, методом кошения (100 взмахов стандартным энтомологическим сачком в обе стороны от линии учета с частотой один взмах на один шаг). Диаметр сачка составлял 30 см, длина ручки – 50 см. Ширина учетной полосы при таком методе была примерно 1.5 м. Кошение сачком проводилось в 100 м от края полей. Учет проводился одним и тем же лицом в целях обеспечения лучшей сопоставимости данных. На участке Таловка были исследованы следующие участки: озимая пшеница, яровой ячмень, пар после проса, пар после подсолнечника, средневозрастная залежь (5 лет), старая залежь, целина. На участках Лепехинка и Комсомольское были обследованы поля озимой пшеницы, на которых проводилась обработка химикатами с воздуха, и поля без обработки. Собранный в 2012 г. материал представлен в таблице.

Количество членистоногих, собранных в укосах в 2012 г.

Участок	Количество экземпляров членистоногих (с 20 мая по 20 июля)	
	≥5 мм	всего
5-летняя залежь	713	836
Старая залежь (15 лет)	596	884
Целина	330	432
Озимая пшеница	251	363
Яровой ячмень	887	1417
Пар после подсолнечника	998	1866
Пар после подсолнечника	129	235

Свежие пробы помещали в морозильную камеру на 1 – 2 часа, затем отделяли членистоногих от растительных остатков, разбирая их по систематическим груп-

пам, далее сортировали их по размерам (≥ 5 мм или < 5 мм), подсчитывали количество особей в каждой группе, после чего определяли биомассу (свежий вес) проб. Поскольку дрофы отдают предпочтение крупным насекомым, все приведенные ниже количественные показатели относятся к членистоногим, размеры которых больше или равны 5 мм. Это индекс обилия и биомасса на 100 взмахов сачком.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пар после прося. В предшествующий исследованию период поле было засеяно просом. Обычно на парах проводят многократную культивацию для уничтожения сорняков, но это поле не обрабатывалось в период наших исследований. За 2 месяца было собрано 1866 особей хортобионтов, из них крупные (≥ 5 мм) составляли 53% (см. таблицу). В течение 2 месяцев соотношение крупных и мелких членистоногих менялось. 20 мая доля крупных особей была менее 20% от общего количества, затем она увеличивалась и 10 июня составляла 100%, после чего снова стала уменьшаться. 20 июля в пробе вновь доминировали крупные особи. Индекс обилия и биомасса крупных членистоногих составляли в среднем 143 экземпляра на 100 взмахов сачком и 9 г соответственно (рис. 1). Наиболее высокие значения индекса обилия членистоногих отмечены 10 и 20 июня, 247 и 262 особи, а максимальная биомасса составляла 19.2 г (рис. 2).

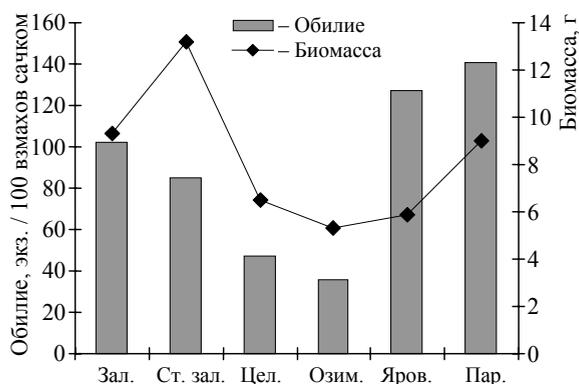


Рис. 1. Обилие и биомасса членистоногих на 100 взмахов сачком в различных местообитаниях (средние значения): Зал. — 5-летняя залежь, Ст. зал. — старая залежь, Цел. — целина, Озим. — озимые, Яров. — яровые, Пар. — пар без культивации

В течение июня и июля вес значительно превышал 4.5 г. В период массового вылупления птенцов (конец мая — начало июня) кормом для них являются исключительно насекомые, поэтому важно, чтобы их было достаточно. Кроме того, в холодные или дождливые дни самка не может оставлять птенцов на длительное время в поисках корма.

Однако для диеты птенцов дрофы важны не только количественные показатели членистоногих, но и качественный состав. На рис. 3 показана динамика структуры сообщества членистоногих на паровом поле в течение периода исследований. В июне доминировали клопы (отр. Hemiptera), остальные таксономические группы были представлены незначительно. Следует отметить, что в мае большую долю составляли жуки (Coleoptera) (58.5%), а также бабочки (Lepidoptera) и их личинки (Larvae) (20.7%), играющие важную роль в диете птенцов дрофы. В июле состав членистоногих достаточно разнообразный. Важную роль в диете птенцов занимают прямокрылые (Orthoptera), крупные экземпляры которых на исследуемом уча-

ОБИЛИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ НА УЧАСТКАХ ГНЕЗДОВАНИЯ ДРОФЫ

стке появились только в первой декаде июня. За весь период наблюдений их доля составила всего 5.7% от общего количества членистоногих, в то же время биомасса достигала 46.2%.

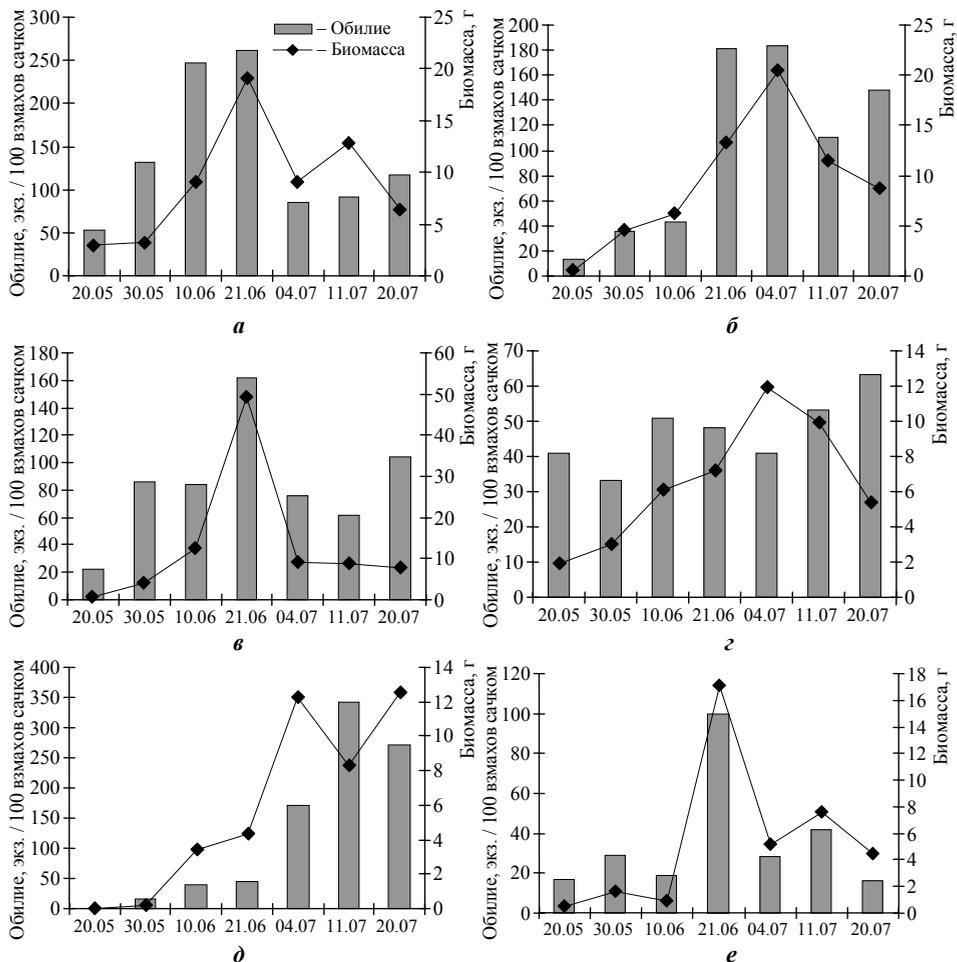


Рис. 2. Обилие и биомасса членистоногих на 100 взмахов сачком на разных участках в период исследования: *а* – пар без культивации, *б* – 5-летняя залежь, *в* – старая залежь, *г* – целина, *д* – яровые, *е* – озимые

5-летняя залежь (средневозрастная). Общее количество членистоногих значительно меньше, чем на паровом поле (более чем в 2 раза), но преобладали крупные особи, их доля составляла 85.5%. Индекс обилия и биомасса членистоногих составляли в среднем 102 экземпляра на 100 взмахов сачком и 9.3 г. соответствен-

но (см. рис. 1). Участок характеризуется высоким разнообразием членистоногих и высоким индексом обилия. Группа прямокрылых отмечена во всех пробах и составила 18.5% от общего числа.

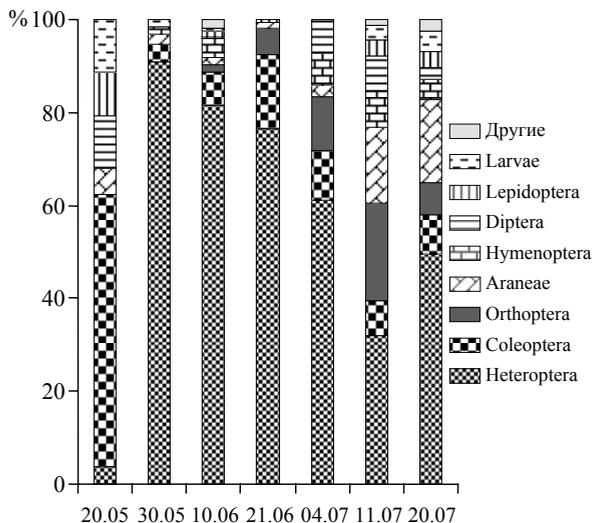


Рис. 3. Динамика структуры членистоногих в период исследований на паровом поле

стеногих показана на рис. 2. Максимальный индекс обилия составил 183 экземпляра, а биомасса – 20 г в 1-й декаде июля. При снижении доли прямокрылых их место занимают представители отр. Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, а также личинки насекомых.

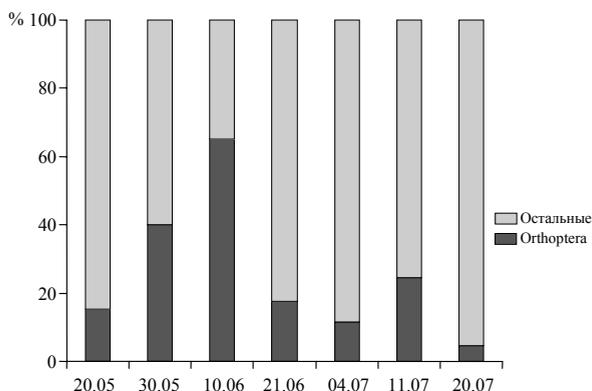


Рис. 4. Соотношение обилия Orthoptera и других членистоногих в период исследований на 5-летней залежи

к (рис. 6). Прямокрылые встречены во всех пробах, в июне их доля по обилию была более 80%, а к

важно, что уже в 3-й декаде мая есть представители этого отряда. На рис. 4 и 5 показана доля Orthoptera по обилию и по биомассе. По обилию только в 1-й декаде июня доминирование составило более 60%, в остальные учетные дни этот показатель был значительно ниже, а по биомассе на протяжении всего периода наблюдений эта группа доминировала в пределах 80%. Во всех пробах были встречены жуки (8%), бабочки (17%), личинки насекомых (17.5%), которые также пригодны в качестве корма для птенцов дрофы. Динамика обилия и биомассы членистоногих

Старая залежь (15 лет). Обилие членистоногих ниже, чем на средневозрастной залежи, – 596 экз., крупные особи составили 67.4% от собранных на этом участке. Индекс обилия и биомасса членистоногих составляли в среднем 85 экземпляров на 100 взмахов сачком и 13.2 г. соответственно (см. рис. 1). В целом в сборах доминировали прямокрылые, их доля составляла 51.7%. За ними следовали пауки (18.8%) и жесткокрылые (9.5%). Остальные группы были немногочисленны (рис. 6). Прямокрылые встречены во всех пробах, в июне их доля по обилию была более 80%, а к

ОБИЛИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ НА УЧАСТКАХ ГНЕЗДОВАНИЯ ДРОФЫ

20 июля снизилась до 20%. Начиная с 10 июня, во всех пробах более 90% биомассы приходилось на долю прямокрылых. Максимальный индекс обилия составил 162 экземпляра, а биомасса – 49 г в начале 3-й декады июня.

Целина. Был обследован небольшой участок целины, на котором ежегодно токуют дрофы. Средний индекс обилия членистоногих ниже, чем на залежных участках, и составил 47 экземпляров, а биомасса в среднем – 6.5 г (см. рис. 1). Доля особей, размеры которых больше 5 мм, составила более 76%. В отличие от других участков на целине не выявлен пик численности членистоногих. Максимальная биомасса наблюдалась 4 июля (см. рис. 2). Несмотря на более низкое обилие по сравнению с вышеописанными участками, на целине широко представлены различные группы членистоногих. Прямокрылые являются самой многочисленной группой (55% от общего числа собранных на участке особей) и были встречены во всех пробах. 20 мая на целине встречены представители разных таксономических групп почти в равном соотношении: Coleoptera, Orthoptera, Diptera по 12%, Lepidoptera около 10%, немного больше Araneae – 17% и Hymenoptera 14.6%. В группу «другие» вошли сетчатокрылые и цикадки. С 30 мая во всех пробах по обилию стали доминировать прямокрылые и только 20 июля доля пауков была больше. Биомасса также в значительной степени зависела от наличия прямокрылых.

Яровой ячмень. Поле ячменя граничило с целинным участком. Общее обилие членистоногих высокое, доля крупных особей составила 62.5%. В начальный период учетов проба была пуста. Пик обилия смещен ко 2-й декаде июля. Средний индекс обилия и биомасса составили 127 экземпляров и 5.9 г соответственно (см. рис. 1). Максимальные зна-

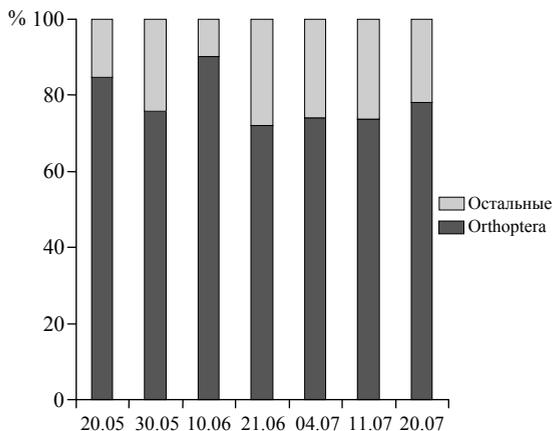


Рис. 5. Соотношение биомассы *Orthoptera* и других членистоногих в период исследований на 5-летней залежи

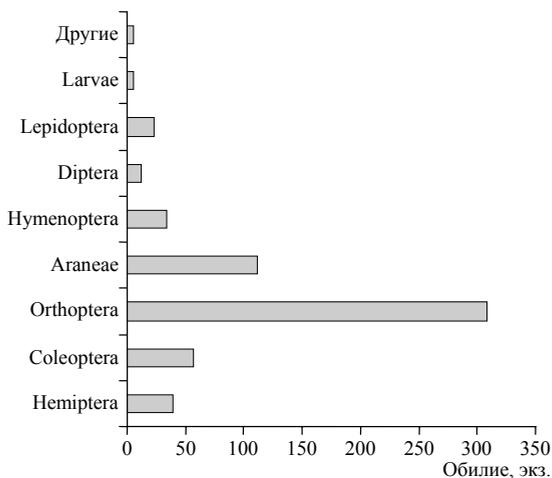


Рис. 6. Состав и обилие членистоногих в укусах на старой залежи

чения этих показателей отмечались 11 июля – 341 экз., и 20 июля – 12.5 г (см. рис. 2). Характерно низкое разнообразие членистоногих. Прямокрылые составили в сборах всего 7.4% по обилию. В июле в сборах доминировали пауки и личинки жуков, биомасса которых была больше, чем прямокрылых. В остальное время, несмотря на низкое обилие прямокрылых, большую долю биомассы обеспечивает именно эта группа.

Озимая пшеница. Поле озимой пшеницы характеризуется самым низким обилием членистоногих – 36 экз. в среднем за учетный период, и самой низкой биомассой – 5.3 г (см. рис. 1). Крупные особи в сборах составили 70% (см. таблицу). Максимальные индекс обилия и биомасса зарегистрированы 21 июня: 100 особей на 100 взмахов сачком и 17.1 г (см. рис. 2). Характерна относительно высокая доля полужесткокрылых по сравнению с другими участками. Прямокрылые появляются в 1-й декаде июня и доминируют только в пробе от 20 июля (рис. 7), когда озимые были уже скошены и учет проведен по стерне.

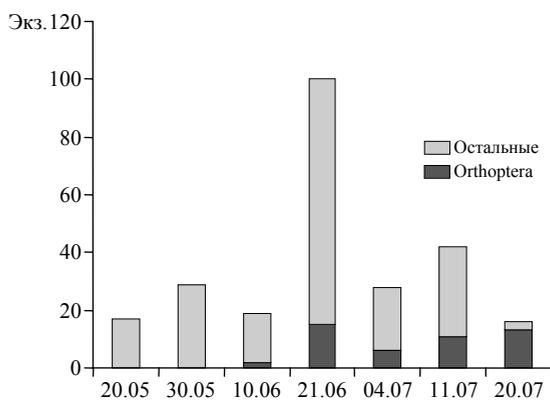


Рис. 7. Соотношение Orthoptera и других членистоногих в период исследования

На необработанных полях средние индексы обилия и биомассы составили 70 экз. и 4.5 г, а на обработанных – 40 экз. и 1.7 г. По разнообразию членистоногих оба участка практически не отличались, доминировали 2 группы: отр. Hemiptera (43% на необработанных полях и 34% на обработанных) и отр. Coleoptera (21 и 29% соответственно), в массе представленный жуками сем. Coccinellidae и Meloidae. Остальные группы были представлены в пределах 5% каждая. Представители отр. Orthoptera на обоих участках были малочисленны, их доля составляла 3 и 4%. Кроме того, на обработанных полях доля мелких особей была ниже, чем на необработанных. Индекс обилия на обработанных полях снижался от весны к лету, не образуя пика в 3-й декаде июня, как происходило на необработанных полях, и к моменту уборки урожая в пробах были единичные экземпляры.

Пар после подсолнечника. Как правило, паровое поле культивируют в течение вегетационного периода каждые 2 недели. На данном участке пробы были взяты всего 3 раза: 20.05, 30.05 и 10.06, после чего на поле провели культивацию. Индекс

В 2014 г. были проведены учеты членистоногих на 4 полях озимой пшеницы, 2 из которых подвергались комплексной химической обработке (пестициды, гербициды и микроудобрения) с самолета, а 2 поля не обрабатывались. Поля были обработаны 6 мая, а сбор материала проведен в течение месяца, с 11 июня по 12 июля, в период с более высоким обилием членистоногих. Целью нашего исследования было выяснение влияния химических обработок полей озимых зерновых на население членистоногих.

ОБИЛИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ НА УЧАСТКАХ ГНЕЗДОВАНИЯ ДРОФЫ

обилия членистоногих составил 43 экз. на 100 взмахов сачком, а биомасса в среднем – 2 г. Выявлено низкое разнообразие с доминирующей группой клопов (53.5%). Доля жуков и перепончатокрылых составляла 21 и 10% соответственно. Перепончатокрылые, бабочки, пауки и личинки насекомых были единичны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование структуры населения членистоногих в различных местообитаниях в пределах гнездового ареала дрофы было проведено для того, чтобы оценить, насколько благоприятны для выкармливания птенцов те или иные стадии в настоящее время. Полученные данные при сравнении с материалами прошлых лет (1998 – 2000 гг.) дают возможность выяснить, как изменилась кормовая база дроф в период выкармливания птенцов и влияние этого фактора на снижение численности популяции вида.

Известно, что показатели обилия членистоногих могут значительно варьировать по годам, однако, как и в предыдущий период, более разнообразный состав и обилие членистоногих отмечены на залежах разного возраста. На рис. 1 показано, что максимальный индекс обилия был установлен на паровом поле без культивации – 143 экз. на 100 взмахов сачком. Доминировали 2 группы членистоногих: полужесткокрылые и жесткокрылые. Обилие в 5-летней и старой залежах было ниже, но максимальная биомасса (13.2 г) зафиксирована в старой залежи, где преобладали прямокрылые, являющиеся любимым кормом дроф. Показатели обилия и биомассы в залежах разного возраста сопоставимы в различные периоды исследований. На разных залежах пики численности и биомассы членистоногих не совпадают, благодаря чему достаточное количество корма имеется продолжительное время.

Для целинного участка характерно большое разнообразие членистоногих, но обилие и биомасса были ниже, чем на залежах. По сравнению с предыдущим периодом исследования, когда на целине отмечалось максимальное обилие членистоногих, средний индекс обилия в 5 раз ниже, а биомасса отличалась незначительно (8 и 6.5 г соответственно). Вероятно, высокое обилие в то время было обусловлено массовой встречей цикадок, которые в последних учетах были единичны.

На полях зерновых отмечается значительная разница между озимыми и яровыми. В озимых отмечены самые низкие показатели обилия и биомассы членистоногих. На поле яровой пшеницы обилие было незначительно ниже, чем на паровом поле. Максимальные показатели обилия и биомассы смещены на более поздние сроки по сравнению с другими участками, так как зеленая масса появляется после посева в середине мая. В первый учетный день, 20 мая, в укосах не было ни одного насекомого. К 3-й декаде июня в состав членистоногих входило уже 10 групп, однако максимальный индекс обилия отмечен 11 июля, а самые высокие показатели биомассы – 4 и 20 июля, когда в пробах встречались прямокрылые и личинки бабочек. Показатели обилия и биомассы сопоставимы в разные периоды исследований. Доминирующими группами в конце 1990-х гг. были Coleoptera и Heteroptera, в 2012 г. – Aranea и Coleoptera.

Существенно отличаются данные по озимым и целине в разные периоды исследований. В конце 1990-х гг. индекс обилия в озимой пшенице был выше, чем в яровой, а биомасса выше, чем в молодой залежи и на целине. Доминирующей группой были полужесткокрылые. Средний индекс обилия составлял 115 экз., а биомасса – 10 г, в последнем исследовании – 36 экз. и 5.3 г соответственно. Доминировали Heteroptera и Coleoptera. Такое отличие, вероятно, связано с интенсификацией сельскохозяйственного производства. В настоящее время проводится весеннее боронование озимых, комплексная обработка пестицидами и гербицидами с применением авиации. В конце 90-х гг. прошлого столетия сельскохозяйственное производство имело экстенсивный характер.

Результаты, полученные в 2014 г. на полях озимых, показали отрицательное влияние обработки химикатами на сообщества членистоногих. Индекс обилия и биомасса были значительно ниже, чем на озимых, где обработка не проводилась.

На паровом поле после подсолнечника из-за разреженной растительности и периодической культивации количество членистоногих размерами больше 5 мм в среднем не достигало 50 особей на 100 взмахов сачком. На парах низкие показатели обилия в укусах компенсируются большим количеством герпетобионтов, что было показано нами в предыдущих исследованиях (Опарина и др., 2002). Пар, на котором не проводилась культивация в период гнездования дрофы, имеет благоприятные условия для выкармливания птенцов: высокие показатели обилия и биомассы членистоногих.

Дрофы устраивают свои гнёзда в основном на обрабатываемых полях, т. е. на парах, озимых и яровых зерновых, а залежи и целину используют для отдыха и в качестве кормовых участков. Наличие мозаики в структуре землепользования благоприятно для успешного размножения. Использование близлежащих полей с обилием корма позволяет благополучно выкормить птенцов.

В последние годы площадь, занятая озимыми зерновыми, значительно увеличилась, до 30% от посевной (Опарина и др., 2015), а доля яровых сократилась в 10 раз. Именно поля яровых зерновых являются наиболее пригодными по комплексу показателей (растительный покров, кормовая база, сроки сельскохозяйственных мероприятий) для гнездования и выведения птенцов дрофы. В то же время на полях озимых, как видно из полученных данных, сложились неблагоприятные условия для дроф. По мере роста птенцов обилие и разнообразие членистоногих уменьшаются вследствие интенсивного использования сельскохозяйственных угодий. Все это в комплексе, по всей видимости, могло сказаться на сокращении численности дрофы в саратовском Заволжье. Предположение о том, что могут сложиться неблагоприятные условия для выкармливания птенцов на полях зерновых при применении пестицидов, высказывались нашими коллегами (Litzbarski, Watzke, 2007), так как в конце 1990-х гг. в этих местообитаниях были минимальные значения обилия и биомассы членистоногих в период вылупления птенцов, когда насекомые являются единственным кормом для них.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В саратовском Заволжье в гнездовой период в настоящее время дрофы имеют благоприятные условия для выкармливания потомства на залежах разного возраста

ОБИЛИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ НА УЧАСТКАХ ГНЕЗДОВАНИЯ ДРОФЫ

та и на полях ранних яровых культур. На полях озимых после комплексных обработок химикатами обилие и состав членистоногих не могут удовлетворить потребности дрофы в период выкармливания потомства. Паровые поля, которые предшествуют озимым, также занимают площадь, значительно большую, чем в конце 1990-х гг. Дрофы часто устраивают гнезда на парах, но кладки гибнут в результате частых культиваций. При отсутствии периодических обработок пары удовлетворяют потребности дроф в качестве гнездовых местообитаний и возможности выкормить птенцов. Наличие мозаики в структуре землепользования в какой-то степени способствует успешному выращиванию потомства дрофами.

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

Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Мамаев А. Б., Пискунов В. В. Факторы, обуславливающие многолетнюю динамику численности Заволжской популяции дрофы (*Otis tarda* L.) // Поволж. экол. журн. 2012. № 3. С. 278 – 294.

Опарина О. С., Опарин М. Л., Капранова Т. А., Вацке Х. Обилие членистоногих на разных участках гнездового ареала дрофы в саратовском Заволжье // Поволж. экол. журн. 2002. № 1. С. 35 – 45.

Опарина О. С., Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Мамаев А. Б., Трофимова Л. С. Динамика численности заволжской популяции дрофы (*Otididae*, *Aves*) // Поволж. экол. журн. 2015. № 4. С. 422 – 430.

Litzbarski B., Litzbarski H., Petrick S. Zur Ökologie und zum Schutz der Großtrappe (*Otis tarda* L.) im Bezirk Potsdam // *Acta Ornithoecologica*. 1987. Bd. 1. S. 199 – 244.

Litzbarski H., Block B., Block P., Holländer K., Jaschke W., Litzbarski B., Petrick S. Untersuchungen zur Habitatstruktur und zum Nahrungsangebot an Brutplätzen der Großtrappen (*Otis tarda* L., 1758) in Spanien, Ungarn und Deutschland // *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg*. 1996. Bd. 5, h. 1/2. S. 41 – 51.

Litzbarski H., Watzke H. Studies of arthropod populations essential in the diet of Great Bustard chicks at breeding sites in the Saratov region // *Bustard studies*. 2007. Vol. 6. P. 37 – 51.

УДК 598.2(470.41)

СЕЗОННАЯ АСПЕКТИВНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ г. ЕЛАБУГА

Е. А. Соловьёва

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: lady.kati.88@yandex.ru*

Поступила в редакцию 19.01.15 г.

Сезонная аспективность населения птиц г. Елабуга. – Соловьёва Е. А. – На основе круглогодичных учетов птиц г. Елабуга, расположенного в юго-восточной части республики Татарстан, в период с 16 октября 2010 г. по 15 октября 2012 г. выявлена сезонная периодизация населения. Проанализированы обоснованность проведения и вариации границ периодов, а также их числа. Для всех местообитаний города выделены 9 общих сезонных аспектов населения птиц. Приведена их характеристика в среднем по городу. Выявлены особенности внутригодовой динамики орнитокомплексов. Межгодовые изменения прослежены в становлении весеннего, осеннего и зимнего облика сообществ. В течение годового цикла в среднем по городу доминировал полевой воробей, во время окончания пролёта и отлёта, осенних, предзимних и зимних кочёвок и откочёвки зимующих птиц – большая синица, в период массового прилёта – зяблик, при осеннем отлёте, в начале и окончании пролёта – сизый голубь.

Ключевые слова: население птиц, сезонный аспект, временная динамика.

Seasonal aspectivity of the bird population in the Yelabuga City. – Soloviova E. A. – On the basis of our year-round bird counts in the Yelabuga City located in the northeastern part of the Republic of Tatarstan from 16.10.2010 till 15.10.2012, a seasonal periodization of the population was revealed. The validity of our surveys and variations of the boundaries of the periods and their amount were analyzed. 9 common seasonal aspects of the bird population were found for all habitats in the city. Their description averaged over the city is given. Features of the intra-annual ornithocomplex dynamics were revealed. Inter-annual changes were followed in the formation of the spring, autumn and winter appearance of the community. The Eurasian tree sparrow predominated during the annual cycle averaged over the city. The great tit predominated during flying away and flight of birds, autumn, as well as during the pre-winter and winter migrations. The common chaffinch predominated during the period of mass bird arrival. The rock dove predominated during the start and end of the migration.

Key words: bird population, seasonal aspect, temporal dynamics.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-302-311

ВВЕДЕНИЕ

Существует несколько подходов к описанию внутригодовой динамики орнитокомплексов. Одни исследователи принимают за основу календарные сезоны, выделенные по климатическим и фенологическим факторам (Филонов, 1978), другие при разделении используют экспертную оценку (Малков и др., 1999). Анализ может быть проведен по видовому составу птиц с использованием коэффициента сходства Чекановского – Сьеренсена по встречаемости (Букреев, Вепринцева, 2009).

Другой подход основан на количественных оценках обилия птиц с применением специального программного обеспечения с последующим сопоставлением с сезонной ритмикой природы (Равкин, 1993; Козлов, 1988). В европейской части России работ по сезонной периодизации населения птиц городов (Табачишин и др., 1997; Колякина, 2009) и природных территорий (Равкин, 1985; Ивлиев, 1998; Носкова, 2007; Полежанкина, 2012) немного.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Город Елабуга расположен в северо-восточной части республики Татарстан, на междуречье рек Кама и Вятка в переходной полосе от южной тайги к подтаёжным смешанным лесам. Общая площадь 41,1 км². Численность населения составляет более 70 тыс. жителей. Климат умеренно-континентальный с теплым, относительно влажным летом и умеренно холодной зимой. Средняя температура июля составляет +19,6°С, января – 13,8°С, количество осадков 460 мм. В Елабужском районе преобладают темнохвойные и смешанные леса, пойменные и суходольные луга. На изучаемой территории представлены районы индивидуальной, мало- и многоэтажной городской застройки, парки, кладбища, сосновые леса и реки.

Учеты птиц проведены с 16 октября 2010 г. по 15 октября 2012 г. Общая протяженность основных маршрутов составила 1920 км. Объем использованного материала – 384 двухнедельных варианта населения. Птиц учитывали на постоянных, не строго фиксированных маршрутах без ограничения ширины трансекта с последующим раздельным пересчетом данных на площадь по средним групповым дальностям обнаружения (Равкин, Ливанов, 2008). Для выявления сезонных аспектов населения птиц применен метод классификации упорядоченных объектов. В качестве меры сходства орнитокомплексов использован коэффициент Жаккара (Jaccard, 1901), в модификации Р. Л. Наумова (1964). Выявление границ сезонных аспектов проведено отдельно для каждого местообитания и в целом по городу с учетом соотношения площадей занимаемых обследованными местообитаниями – отдельно за каждый учетный год и за весь срок проведения работ. В работе полученные показатели плотности населения птиц в каждом отдельном местообитании и в среднем для города приведены в расчете количества особей на 1 км². Типы фауны птиц приведены по Б. К. Штегману (1938) с некоторыми дополнениями. Названия видов птиц указаны по «Каталогу птиц СССР» (Иванов, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Главное отличие в населении свойственно началу апреля в среднем за два года. Эта граница совпадает со сроками весеннего прилёта основных гнездящихся видов. Следующие значимые границы проведены в середине октября и ноября. Они связаны с окончанием осеннего пролёта и отлёта перелётных видов и прилётом большинства зимующих птиц. При дальнейшем разбиении стабильна граница между июлем и августом. Для полученных классов характерно высокое сходство видового состава птиц. Затем внутри них выделены дополнительные границы. Во внегнездовое время они обусловлены перемещениями наиболее многочисленных круглогодично обитающих видов (полевого и домового воробьев (*Passer montanus*

Linnaeus, 1758, *P. domesticus* Linnaeus, 1758), большой синицы (*Parus major* Linnaeus, 1758), галки (*Corvus monedula* Linnaeus, 1758) и кочующих птиц рябинника (*Turdus pilaris* Linnaeus, 1758), свиристеля (*Bombycilla garullus* Linnaeus, 1758)).

Рассмотрим причины, обуславливающие каждую из границ сезонных аспектов населения птиц в пределах г. Елабуга в среднем за два года наблюдений.

Между мартом и апрелем в среднем отмечены существенные изменения в сообществах птиц. Смену аспекта определяют прилёт зяблика (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758), зеленушки (*Carduelis chloris* Linnaeus, 1758), коноплянки (*Carduelis cannabina* Linnaeus, 1758), белой трясогузки (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) и обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758). Одновременно число снегирей (*P. pyrrhula*) и в меньшей степени галок (*C. monedula*) стало выше (в 2.6 и 1.6 раза). Свиристель (*B. garullus*) откочевывает из города (обилие снижается в 1.5 раза). На реках после таяния льда отмечено появление в большинстве белых трясогузок (*M. alba*) и серых ворон (*Corvus cornix* Linnaeus, 1758).

Середина мая знаменует очередную границу. На фоне завершения весеннего пролёта теньковки (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817), зяблика (*F. coelebs*) и лесного конька (*Anthus trivialis* Linnaeus, 1758) отмечен прилёт зелёной пеночки (*Phylloscopus trochiloides* Sundevall, 1837), садовой и серой славки (*Sylvia borin* Boddaert, 1783, *S. communis* Latham, 1787) и чечевицы (*Carpodacus erythrinus* Pallas, 1770). В это же время обилие домового воробья (*P. domesticus*) стало вдвое выше.

Середина июня служит следующей средней границей для большинства местобитаний. Проведение ее связано с изменением населения в результате снижения вдвое обилия после завершения пролета чечевицы (*C. erythrinus*), зелёной пеночки (*P. trochiloides*), серой славки (*S. communis*) и серой вороны (*C. cornix*). Наряду с этим возрастает обилие щегла (*Carduelis carduelis* Linnaeus, 1758), садовой славки (*S. borin*), серой мухоловки (*Muscicapa striata* Pallas, 1764) и зяблика (*F. coelebs*). Отмечен вылет молодых у полевого воробья (*P. montanus*) и белой трясогузки (*M. alba*).

Очередная граница между июлем и августом проведена в связи с увеличением плотности популяций домового и полевого воробьев (*P. domesticus*, *P. montanus*), сизого голубя (*Columba livia* Linnaeus, 1758). До конца июля идет откочевка зелёной пеночки (*P. trochiloides*), большого пестрого дятла (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758), серой мухоловки (*M. striata*), береговой ласточки (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758), камчатки (*Oenanthe oenanthe* Linnaeus, 1758), серой славки (*S. communis*) и лесного конька (*A. trivialis*), при этом отмечена прикочевка галки (*C. monedula*).

Августовское население разделено границей с сентябрьским. В это время продолжает прикочевывать галка (*C. monedula*) с сельскохозяйственных угодий, а также большая синица (*P. major*) – из лесов (обилие увеличивается в три с лишним раза). Возрастает число серых ворон (*C. cornix*) (в 2.4 раза), грачей (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) (почти вдвое) и обыкновенных овсянок (*E. citrinella*) (почти в 14 раз). Лесной конёк (*A. trivialis*), домовый воробей (*P. domesticus*), белая трясогузка (*M. alba*) и коноплянка (*C. cannabina*) частично откочевывают из города.

Очередная средняя граница определена в середине октября. Изменения здесь обусловлены окончанием осеннего пролёта и отлётом белой трясогузки (*M. alba*), зяблика (*F. coelebs*), коноплянки (*C. cannabina*) и обыкновенной овсянки (*E. citrinella*). Обилие рябинника (*T. pilaris*), пухляка (*Parus montanus* Baldenstein, 1827) и галки (*C. monedula*) стало ниже (в 6; 3.6 и 3 раза).

Граница в середине ноября определена сходными процессами во всех местообитаниях. Из городских биотопов откочёвывают полевой воробей (*P. montanus*) и большая синица (*P. major*) (обилие ниже в 3.2 и 1.6 раза), а также домовый воробей (*P. domesticus*), свиристель (*B. garullus*) и снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* Linnaeus, 1758). Наряду с этим возрастает число чижей (*Carduelis spinus* Linnaeus, 1758). Граница смещена на полмесяца позже на малых реках и раньше – на средних. Она вызвана невозможностью использования биотопов птицами в связи с ледоставом, который длится до середины апреля.

Средняя граница проведена между декабрем и январем. Она определена увеличением обилия рябинника (*T. pilaris*), свиристеля (*B. garullus*) и снегиря (*P. pyrrhula*) (выше почти в 20; 3 и 2 раза). В числе птиц круглогодично обитающих изменения незначительны.

Следующая граница проведена в середине февраля и обусловлена увеличением обилия почти вдвое домового воробья (*P. domesticus*). Отмечена откочёвка свиристеля (*B. garullus*), снегиря (*P. pyrrhula*) и чечётки (*Carduelis flammea* Linnaeus, 1758). Проведение этой границы соответствует расчетам отдельно по годам, но она смещена на полмесяца раньше как средняя граница по городу за два года.

Таким образом, с помощью кластерного анализа годового ряда двухнедельных вариантов сообществ птиц выделено 9 сезонных аспектов населения.

- 1 – осенних кочёвок (середина октября – середина ноября);
- 2 – предзимних кочёвок (середина ноября – декабрь);
- 3 – зимних кочёвок (январь – середина февраля);
- 4 – откочёвки зимующих птиц (середина февраля – март);
- 5 – массового прилёта (апрель – середина мая);
- 6 – окончания прилёта и гнездования (середина мая – середина июня);
- 7 – гнездования и послегнездовых кочёвок (середина июня – июль);
- 8 – отлёта и начала пролёта (август);
- 9 – окончания пролёта и отлёта (сентябрь – середина октября).

Проведение границ сезонных аспектов в течение года связано с вариацией обилия нескольких преобладающих видов, которые постепенно сменяются по сезонам. Для всей территории по годам совпадают границы в середине ноября, февраля, мая и июня, между июлем и августом, между августом и сентябрем. Межгодовые изменения выявлены в проведении трех границ (таблица), которые отражают перестройку городского орнитокомплекса в весенний, осенний и зимний классы.

Динамика весенней границы связана с более теплой и ранней весной и прилетом коноплянки (*C. cannabina*), обыкновенной овсянки (*E. citrinella*) и зеленушки (*C. chloris*) в первой половине апреля 2011 – 2012 гг. в отличие от 2010 – 2011 гг. Несовпадение границ сезонных аспектов отмечено в осенний период. Для 2010 – 2011 гг. ее целесообразно провести между сентябрем и октябрем и для 2011 –

2012 гг. – в середине октября. В последний год наблюдений в это время из города откочёвывают коноплянка (*C. cannabina*), обыкновенная овсянка (*E. citrinella*), рябинник (*T. pilaris*), пухляк (*P. montanus*) и галка (*C. monedula*). В предыдущий период также отмечено уменьшение обилия последних двух видов, но при этом рябинник (*T. pilaris*) прикочёвывает в город. Средняя граница между декабрем и январем не совпадает по годам. Разница связана с выраженностью кочёвок зимующих птиц. В 2010 – 2011 гг. прикочёвка снегиря (*P. pyrrhula*), рябинника (*T. pilaris*) и свистеля (*B. garullus*) определила проведение границы между декабрем и январем, а в следующем году – только последнего вида в середине декабря.

Границы сезонных аспектов населения птиц г. Елабуга, 2010 – 2012 гг.

Период исследования	2010 – 2011	2011 – 2012	Средние границы сезонных аспектов	Фенологические сезоны	Подсезоны
Ноябрь	1		Осенних кочёвок	Осень	Предзимье
	2				
Декабрь	1		Предзимних кочёвок	Зима	Первозимье
	2				
Январь	1		Зимних кочёвок	Зима	Коренная зима
	2				
Февраль	1		Откочёвки зимующих птиц	Весна	Перелом зимы
	2				
Март	1		Массового прилёта и пролёта	Весна	Снеготаяние
	2				
Апрель	1		Окончания прилёта и гнездования	Весна	Оживление весны
	2				
Май	1		Гнездования и послегнездовых кочёвок	Лето	Разгар весны
	2				
Июнь	1		Отлета и начала пролёта	Лето	Предлетье
	2				
Июль	1		Окончания пролета и отлёта	Осень	Начало лета
	2				
Август	1		Окончания пролета и отлёта	Осень	Полное лето
	2				
Сентябрь	1		Окончания пролета и отлёта	Осень	Спад лета
	2				
Октябрь	1		Окончания пролета и отлёта	Осень	Начало осени
	2				
					Золотая осень
					Глубокая осень

Примечание. 1, 2– первая и вторая половины месяца.

Характеристика сезонных аспектов населения птиц г. Елабуга. Аспект массового прилета птиц растянут с апреля до середины мая. Видовой состав возрастает почти втрое, число фоновых – вдвое (80; 25). Наибольшее число отмеченных видов, в том числе фоновых, свойственно сосновым лесам (44; 28), наименьшее – участкам малоэтажной застройки (24; 8). В местообитаниях суши наблюдается высокое суммарное обилие в районах многоэтажной застройки и низкое – в березово-сосновых парках (462; 191). Низкая плотность населения птиц характерна для средних рек. В среднем по городу отмечены два доминанта: полевой воробей (*P. montanus*) и зяблик (*F. coelebs*) (29; 11 %). В участках застройки и парках пре-

обладает полевой воробей (*P. montanus*) (от 17 до 60%), в незастроенной части – зяблик (*F. coelebs*) (от 10 до 25%). На малых реках высока доля перевозчика (*Actitis hypoleucos* Linnaeus, 1758), белой трясогузки (*M. alba*) и серой вороны (*C. cornix*) (22; 20 и 13%), на средних – двух последних видов, а также кряквы (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) и деревенской ласточки (*Hirundo rustica* Linnaeus, 1758) (33; 15; 17 и 12%). По числу видов в среднем по городу возрастает число представителей европейского типа и транспалеарктов, а доля сибирского типа ниже (46; 34 и 11%). По обилию фаунистический состав населения птиц европейский с высокой долей транспалеарктов (47 и 43%).

Аспект окончания прилёта и гнездования длится с середины мая до середины июня. Видовой состав представлен 78 видами, из них 33 фоновых. Наибольшее число отмеченных видов, в том числе фоновых, характерно для территории индивидуальной застройки (47; 33), наименьшее – среди местообитаний суши в районах малоэтажной застройки (22; 17), а также на средних реках (14; 2). Суммарное обилие в среднем по всей территории возросло в 1.3 раза. Высокая плотность населения птиц характерна для участков индивидуальной застройки и кладбищ (548; 470 особей/км²). В среднем по городу доминирует полевой воробей (*P. montanus*) (21%). В парках и на кладбищах – он же и зяблик (*F. coelebs*) (20; 15; 17 и 10%), в сосновых лесах – последний вид, зелёная пеночка (*P. trochiloides*) и весничка (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) (14 и по 10%). На малых реках преобладал перевозчик (*A. hypoleucos*), белая трясогузка (*M. alba*) и серая ворона (*C. cornix*), а на средних – предпоследний из перечисленных видов и береговая ласточка (*R. riparia*) (19; 15; 14; 41; 24%). По числу видов и по обилию в среднем по городу фаунистический состав населения европейский с высокой долей транспалеарктов (47 и 31; 49 и 37%).

Аспект гнездования и послегнездовых кочёвок охватывает период с середины июня до конца июля. В это время отмечен 81 вид, из них 32 фоновых. Наибольшее видовое богатство и число фоновых видов характерно для сосновых лесов (51; 34), наименьшее – для средних рек (13; 3). Суммарное обилие в среднем по всей территории возросло несущественно. При этом наибольший показатель свойствен участкам многоэтажной и индивидуальной застройки (587 и 583 особ./км²). В среднем по городу доминировал полевой воробей (*P. montanus*) (28%). В парках – полевой воробей (*P. montanus*) и зяблик (*F. coelebs*), на кладбищах – только полевой воробей, а в сосновых лесах – зяблик (*F. coelebs*) (27; 14; 29; 22%). На реках по обилию преобладали белая трясогузка (*M. alba*), серая ворона (*C. cornix*) и береговая ласточка (*R. riparia*) (32; 10; 14 и 44; 19; 17%), а на малых реках также – перевозчик (*A. hypoleucos*) и деревенская ласточка (*H. rustica*) (11; 10%). По числу видов и по обилию фаунистический состав населения птиц европейский с высокой долей транспалеарктов (49 и 33; 46 и 40%).

Аспект осеннего отлёта и начала пролёта приходится на август. В этот период отмечено меньше видов, чем в предыдущем аспекте (69, фоновых 23). Наиболее богат видовой состав, в целом и числом фоновых видов, в сосновых лесах (43; 27), наименее – на средних реках (7; 2). Суммарное обилие в среднем по всей территории стало несколько ниже. Но для застроенной территории показатели возросли в

отличие от остальных местообитаний. В среднем по городу отмечены два доминанта: полевой воробей (*P. montanus*) и сизый голубь (*C. livia*) (31; 13%). На малых и средних реках доминировали белая трясогузка (*M. alba*) и серая ворона (*C. cornix*) (57; 10 и 61; 25%); кроме них, на малых реках – перевозчик (*A. hypoleucos*) (12%). По числу видов в среднем по городу фаунистический состав европейский с высокой долей транспалеарктов (49 и 32%). По обилию доля транспалеарктов больше, чем представителей европейского типа (50 и 35). А участие представителей средиземноморского типа возрастает до 11%.

Аспект окончания пролёта и отлёта длится с сентября до середины октября. Общее число видов и в том числе фоновых продолжает снижаться (59 / 17). Больше всего видов птиц встречено на кладбищах и в сосновых лесах (35 / 19 и 37 / 17), меньше всего – на малых реках (8 / 3). Наибольший показатель суммарного обилия свойствен участкам индивидуальной застройки (804 особ./км²). В среднем по городу отмечено три доминанта: полевой воробей (*P. montanus*), большая синица (*P. major*) и сизый голубь (*C. livia*) (31; 13; 11%). На застроенной территории первый из них – полевой воробей (*P. montanus*). В парках доминируют большая синица (*P. major*), полевой воробей (*P. montanus*) и зяблик (*F. coelebs*) (26; 20; 14%), на кладбищах – зяблик (*F. coelebs*) и рябинник (*T. pilaris*) (27; 12%), в сосновых лесах – большая синица (*P. major*), рябинник (*T. pilaris*), пухляк (*P. montanus*) и зяблик (*F. coelebs*) (25; 17; 14; 11%). На малых и средних реках преобладали серая ворона (*C. cornix*) и белая трясогузка (*M. alba*) (36; 27 и 16; 26 %), в первом биотопе – еще и сорока (*Pica pica* Linnaeus, 1758) (23%), во втором – сизая чайка (*Larus canus* Linnaeus, 1758) и кряква (*A. platyrhynchos*) (22; 21%). По числу видов в среднем по городу фаунистический состав европейский с высокой долей транспалеарктов и представителей сибирского типа (46; 25 и 15%). По обилию по-прежнему транспалеарктов больше, чем представителей европейского типа, но возрастает доля сибирских видов (46; 35 и 10%).

Аспект осенних кочёвок длится с середины октября до середины ноября. Он представлен небольшим числом видов (41, из них 13 фоновых). Перелетные виды в это время завершают осенний пролёт и покидают места гнездования. Наибольшее число видов встречено на кладбищах, в участках индивидуальной застройки, сосновых лесах и березово-сосновых парках (26; 23 и по 21), меньше – в районах многоэтажной и малоэтажной застройки (17 и 13) и минимальное – на малых реках (5; 4). Плотность населения птиц в целом колеблется от 69 особ./км² в сосновых лесах до 795 в районах индивидуальной застройки. В населении птиц в среднем доминировали полевой воробей (*P. montanus*) и большая синица (*P. major*) (45 и 17%). В незастроенной части города общим доминантом стала большая синица (*P. major*). На средних и малых реках по обилию в число доминантов входила серая ворона (*C. cornix*) (58; 47%). По числу видов фаунистический состав населения птиц в среднем по городу европейский с меньшей долей транспалеарктов и представителей сибирского типа (41; 24 и 15%). По обилию транспалеарктов втрое больше, чем европейских видов (65 и 20%).

Аспект зимних кочёвок продолжается с середины ноября до конца декабря. В этот период видовое богатство минимально (26, из них 11 фоновых). Наи-

большее число видов, в том числе фоновых, свойственно населению птиц кладбищ (18 / 9), наименьшее – участкам многоэтажной и малоэтажной застройки (15 и 14 / 4), если не считать население рек, где отмечено пребывание только двух видов. Наибольший показатель суммарного обилия среди местообитаний суши выявлен для районов многоэтажной застройки, наименьший – для соснового леса (656; 77). В среднем по городу отмечены три доминанта: полевой воробей (*P. montanus*), большая синица (*P. major*) и галка (29; 16; 10%). В среднем по городу по числу видов в фаунистическом составе доля транспалеарктов и представителей европейского типа одинакова, а участие сибирского типа меньше (по 34 и 23%). По обилию, кроме транспалеарктов и представителей европейского типа, возрастает доля сибирского типа фауны (50; 28 и 14%).

Аспект зимних кочёвок длится с января до середины февраля. Видовой состав представлен 27 видами, среди них фоновых – 7. Наибольшее число видов, в том числе фоновых, отмечено на кладбищах (19; 10), наименьшее – в сосновых лесах (13). Суммарное обилие для всей территории выше, чем в предыдущем аспекте, почти вдвое, в результате прикочёвки свиристеля (*B. garullus*), чечётки (*C. flammea*), снегиря (*P. pyrrhula*) и рябинника (*T. pilaris*). В среднем по городу отмечены три доминанта: полевой воробей (*P. montanus*), свиристель (*B. garullus*) и большая синица (*P. major*) (39 и по 10 %). Фаунистический состав населения птиц по числу видов в среднем по городу европейский с высокой долей транспалеарктов и меньшим участием сибирского типа (41; 33 и 22%). По обилию в фаунистическом составе представителей сибирского типа больше, чем европейского (52; 23 и 22%).

Аспект откочёвки зимующих птиц продолжается с середины февраля до конца марта. Видовой состав представлен 29 видами, среди них 11 фоновых. Наибольшее число тех и других видов отмечено в парках (21 / 11), наименьшее – в участках многоэтажной застройки (15 / 5). Суммарное обилие для всей территории ниже в 1.5 раза из-за откочёвки зимующих видов. Наибольшее суммарное обилие, как и прежде, в участках многоэтажной застройки и наименьшее – на кладбищах (774; 61 особ./км²). В среднем по городу отмечены два доминанта: полевой воробей (*P. montanus*) и большая синица (*P. major*) (51; 11%). По числу видов фаунистический состав такой же, как в период зимних кочёвок (38; 31 и 24%). По обилию преобладают транспалеаркты, и выявлено снижение доли сибирского типа (63; 21 и 13%).

Проведен анализ вышеизложенных результатов изучения сезонных аспектов населения птиц на других территориях. Средняя численность птиц городов Восточно-Европейской равнины на примере городов Елабуга и Саратов ниже, чем в Западной Сибири. Эта особенность аналогична для природных территорий Восточной Европы в связи с худшими условиями обитания Сибири (Равкин, 2012). В течение всего года по обилию преобладают только круглогодично обитающие виды, а кочующие птицы не имеют значимого участия от общей плотности населения. Во время прилёта и гнездования доля доминантов несколько ниже, затем она возрастает. В г. Елабуга для периода зимних кочёвок характерно повышение обилия свиристеля (*B. garullus*), уступающего по численности только полевому воро-

бью (*P. montanus*). Мигранты лишь непродолжительное время оказывают влияние на плотность населения. Доля домового воробья (*P. domesticus*) и сизого голубя (*C. livia*) наиболее велика во всех изученных городах. Однако в г. Елабуга обилие полевого воробья (*P. montanus*) выше. Во всех городах численность сизого голубя (*C. livia*) возрастает в периоды гнездования и послегнездовых кочёвок. В осенний, зимний и предвесенний периоды большая синица (*P. major*) входит в число доминантов. Динамика фаунистического состава по числу видов населения птиц в городах Елабуга и Саратов в целом сходна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существенные изменения населения птиц г. Елабуга отмечены в середине апреля, октября и ноября и между июлем и августом. Для всей территории по годам совпадают границы сезонных аспектов в середине ноября, февраля, мая и июня, между июлем и августом, между августом и сентябрем. Отличия в перестройке орнитокомплексов связаны с годичным ходом природно-климатических процессов и определенными сезонными особенностями развития природы. Межгодовые изменения выявлены при переходе к весенне-летнему, осеннему и зимнему периодам. С марта по апрель динамика сообществ птиц максимально обусловлена местными фенологическими процессами. Осенне-зимний аспект в большей степени связан со временем откочёвки зимующих птиц с мест их гнездования и существенно зависит от условий на этих территориях. Интенсивность прикочёвки рябинника, свиристеля и снегиря, а также их обилие не совпадают по годам и значимо зависят от величины и размещения кормов.

Полевой воробей доминирует в течение всего года. Большая синица входит в число преобладающих видов с периода окончания осеннего пролёта до окончания откочёвки зимующих птиц к местам гнездования, сизый голубь – в период осеннего отлёта и пролёта птиц и не связано непосредственно с обилием этого голубя, свиристель – во время зимних кормовых кочёвок. В среднем в застроенной территории суммарное обилие выше, чем в природных биотопах. По числу видов фаунистический состав населения птиц селитебно-рекреационных территорий европейский с возрастанием доли транспалеарктов и представителей сибирского типа фауны с периода предзимних кочёвок и ее снижением после массового прилёта перелётных видов. По обилию транспалеарктов больше со времени осеннего отлёта до массового прилёта. Доля представителей сибирского типа максимальна при зимних кочевках, а европейских видов больше со времени массового прилёта до окончания гнездования. Летом и осенью наибольшее видовое богатство характерно для сосновых лесов и до окончания зимы – для кладбищ. В течение года минимальное число отмеченных видов свойственно застроенным участкам и рекам

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Букреев С. А., Вепринцева О. Д. Орнитофаунистическая фенопериодизация года на Юго-Западном Копетдаге (Туркменистан) // Орнитогеография Палеарктики : современные проблемы и перспективы / под ред. Ю. С. Равкина, Г. С. Джамирзоева, С. А. Букреева. Махачкала : АЛЕФ, 2009. С. 240 – 262.

СЕЗОННАЯ АСПЕКТИВНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ г. ЕЛАБУГА

- Иванов А. И.* Каталог птиц СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 276 с.
- Ивлиев В. Г.* Фауна и население птиц лесов Республики Татарстан // Проблемы био- и медэкологии Республики Татарстан. Казань : Изд-во «Экоцентр», 1998. Вып. 1. С. 149 – 155.
- Козлов Н. А.* Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 156 с.
- Колякина Н. Н.* Пространственно-временная структура и динамика орнитофауны урбанизированных территорий (на примере г. Волгограда) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2009. 17 с.
- Малков В. Н., Малков Н. П., Грабовский М. А.* Сезонная динамика населения птиц степного пояса Юго-Восточного Алтая // Сиб. экол. журн. 1999. № 5. С. 545 – 552.
- Наумов Р. Л.* Птицы в очагах клещевого энцефалита : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
- Носкова О. С.* Динамика населения птиц хвойно-широколиственных лесов Северного Приволжья (многолетняя, сезонная, территориальная) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2007. 24 с.
- Полежанкина П. Г.* Эколого-биологическое состояние орнитофауны зилаирского плато Республики Татарстан : дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 225 с.
- Равкин Е. С.* Пространственно-временная и временная структура населения птиц. Подмосковные смешанные леса // Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 139 – 159.
- Равкин Е. С.* Сезонная динамика населения птиц городских лесопарков и пригородных лесов Москвы // Зоология и ландшафтная зоогеография. М. : Изд-во МОИП, 1993. С. 139 – 157.
- Равкин Ю. С.* Пространственно-типологическая организация животного населения (подведение итогов) // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19, № 1. С. 3 – 25.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г.* Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Лобанов А. В.* Динамика орнитокомплексов г. Саратова // Сиб. экол. журн. 1997. Т. 4, № 6. С. 655 – 661.
- Филонов К. П.* Сезонное развитие природы в Баргузинском заповеднике // Тр. Баргузинского госзаповедника. Вып. Природный комплекс северо-восточного Прибайкалья Улан-Удэ : Бурят. кн. изд-во, 1978. С. 47 – 59.
- Штегман Б. К.* Основы орнитографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1, вып. 2. 156 с.
- Jaccard P.* Etude comparative de la distribution floraledansune portion des Alpes et des Jura // Bull. de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. 1901. Vol. 37. P. 547 – 579.

УДК 574.5(285.2)

**ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПИТАНИЕ КОЛОВРАТОК
РОДА *ASPLANCHNA* (EUROTATORIA, ROTIFERA)
В ПРУДУ (БАССЕЙН р. СУРА)**

Т. Г. Стойко, В. А. Сенкевич (Бурдова), Ю. А. Мазей

*Пензенский государственный университет
Россия, 440062, Пенза, Красная, 40
E-mail: tgstojko@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.09.15 г.

Изменения численности и питание коловраток рода *Asplanchna* (Eurotatoria, Rotifera) в пруду (бассейн р. Сура). – Стойко Т. Г., Сенкевич (Бурдова) В. А., Мазей Ю. А. – В статье приведены данные по численности, частоте встречаемости, спектре питания и размножении трех видов коловраток рода *Asplanchna* (*A. henrietta*, *A. priodonta*, *A. sieboldi*) летом 2014 г. в пруду на р. Урлейка. В начале июня численность видов примерно одинакова. В июле коловраток *A. priodonta* и *A. sieboldi* становится меньше и в августе они исчезают, а численность *A. henrietta* возрастает. Коловратки рода *Asplanchna* всеядные. Рацион *A. sieboldi* и *A. priodonta* одинаков, однако доля животной пищи у первого вида значительно выше. Уменьшение пищи стало причиной падения численности в июле и исчезновения этих аспланхн в августе. Освободившуюся нишу заполнил вид *A. henrietta*, который, используя как растительную, так и более широкий спектр животной пищи, успешно размножился в июле и августе.

Ключевые слова: *Asplanchna*, численность, спектр питания, размножение.

Changes in the abundance and feeding range of rotifers from the genus *Asplanchna* (Eurotatoria, Rotifera) in a pond (the Sura river basin). – Stojko T. G., Senkevich (Burdova) V. A., and Mazei Y. A. – The paper presents data on the abundance, occurrence frequency, feeding range and reproduction of three rotifer species from the *Asplanchna* genus (*A. henrietta*, *A. priodonta*, and *A. sieboldi*) in a pond of the Urleyka river in the summer of 2014. In early June, the abundance of these species was approximately identical. In July, the abundance of *A. priodonta* and *A. sieboldi* became smaller and they disappeared in August, whilst the abundance of *A. henrietta* increased. The rotifers from the *Asplanchna* genus are omnivorous. The ration of *A. sieboldi* and *A. priodonta* is identical, but the proportion of animal food is much higher in the first species. The decrease in the food amount was the cause of falling their abundance in July and the full disappearance in August. The *A. henrietta* species filled the corresponding vacant niche and bred successfully in July and August by using vegetational food and a wide range of animal one.

Key words: *Asplanchna*, abundance, range of feeding, reproduction.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-312-319

ВВЕДЕНИЕ

В Волжском бассейне отмечено присутствие семи видов из рода *Asplanchna* (Чуйков, 2000). Степень изученности этих видов, на его взгляд, невысокая. Значительный вклад в понимание особенностей жизнедеятельности четырех видов хищных аспланхн: *A. girodi* Guerne, 1888, *A. herricki* Guerne, 1888, *A. priodonta* Gosse, 1850,

ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПИТАНИЕ КОЛОВРАТОК

A. henrietta Langhans, 1906 в Рыбинском водохранилище внесли исследования В. И. Лазаревой (2004). Изучены динамика состава пищи и спектров питания этих видов, а также сезонная динамика численности наиболее массовой коловратки *A. priodonta*. Особое внимание было обращено на вид *A. henrietta*, который отмечался в прудах и пойменных водоёмах и впервые найден в Нижней Волге (Чуйков, 1976). В водоёмах дельты Волги изучены его температурный оптимум, динамика численности, установлено, что объектами питания служат планктонные водоросли (Чуйков, 1976, 1981; Косова, 1985). Рядом авторов прослежено распространение вида *A. henrietta* в водоёмах бассейна Средней и Верхней Волги. Например, в Куйбышевском водохранилище его регулярно в небольшом количестве отмечали с 60-х гг. XX в. (Тимохина, 1983). Летом 2001 г. сравнительно высокую численность *A. henrietta* наблюдали в литорали Волжского плёса Рыбинского водохранилища (до 15 тыс. экз./м³), описали сезонную динамику и пищевые предпочтения вида (Лазарева, 2004). В течение последующих двух лет вид был обнаружен в большинстве плёсов водоёма, а также Ивановском и Угличском водохранилищах, в оз. Неро из бассейна Горьковского водохранилища (Лазарева, Смирнова, 2005; Лазарева, 2008).

Цель нашей работы – исследовать сезонную динамику численности и пищевые предпочтения видов р. *Asplanchna* в пруду на р. Урлейке (бассейн р. Сура).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пруд расположен в окрестностях с. Урлейка Кондольского района Пензенской области (координаты 52°52'13" с.ш., 45°09'36" в.д.). Он создан на малой р. Урлейка. Эта река длиной 13 км и водосборной площадью 45.6 км² имеет богатое родниковое питание. Будучи правым притоком р. Вежняньга, она впадает в р. Уза и затем в Пензенское водохранилище.

Материал собирали в течение летнего сезона (июнь, июль, август) 2014 г. в прибрежной части пруда, длина которого 1.2 км, ширина – 400 м. Его берега пологие, заросшие луговой растительностью. Глубина на мелководье составляет 10 – 25 см, на расстоянии 2 – 3 м от берега – более 1.5 м. Детрита на поверхности дна немного. В пруду проводят мероприятия по разведению белого амура, толстолобика. Рядом с прудом расположены чеки для маток. В водоёме также обитают местные виды: карась, сом, щука, лещ, подлещик и жерех. Водоём используется и в качестве рекреационного.

Выбраны три станции, на которых отбирали по три пробы (всего 27) путем процеживания 10 л поверхностной воды через сеть Апштейна. Животных фиксировали 4%-ным формалином. Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли температуру воды. В исследуемый период она изменялась от 22 до 23°C. Организмы зоопланктона идентифицировали до вида. Аспланхн определяли по строению челюстного аппарата, который выделяли с помощью хлорсодержащего средства. Таким же способом выявляли и съеденных аспланхнами коловраток. Число особей каждого вида животных подсчитывали в камере Богорова, просматривая весь взятый объем воды. В ходе анализа определяли некоторые структурные показатели сообщества: состав и видовое богатство (*S*), численность (*N*),

тыс. экз./м³, доминантные виды (доля которых более 10%). Рассчитывали встречаемость трех видов аспланхн как долю (%) проб от их общего количества (27), в которых обнаружен вид.

В каждой пробе определяли не менее десяти особей аспланхн, содержащее их желудков, генеративное состояние (наличие ювенильных самок первой генерации с развитыми челюстными аппаратами). Всего исследовано 287 особей коловраток: *A. priodonta* – 31, *A. sieboldi* – 41 и *A. henrietta* – 215. Для всех станций была определена доля численности отдельных видов аспланхн (%) от общего количества обнаруженных представителей рода *Asplanchna*. При учете спектров питания оценивали долю (%) каждого планктонного организма в исследованных желудках. Также учитывали долю особей *A. henrietta* и *A. sieboldi* с ювенильными самками и потребляющих животную пищу от количества исследованных особей вида. Фотографии сделаны под микроскопом Биомед-6 фотоаппаратом PowerShot A 560. Все полученные данные обрабатывали с помощью программы MS Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В сообществе обнаружено 13 ветвистоусых и 12 веслоногих раков, 58 коловраток, в том числе три вида из рода *Asplanchna*: *A. henrietta*, *A. priodonta*, *A. sieboldi*. В прибрежной акватории встречаемость видов *A. sieboldi* (33%) и *A. priodonta* (37%) ниже, чем *A. henrietta* (самки – 87%, самцы – 23%). В середине лета коловратка *A. henrietta* – один из преобладающих видов в зоопланктонном сообществе пруда. Остальные доминанты в сообществе следующие: *Brachionus calyciflorus amphicerus* Ehrenberg, 1838, *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Keratella cochlearis tecta* (Gosse, 1851), *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *P. major* Burckhardt, 1900, *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1785), *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller, 1776) и копепоиды веслоногих ракообразных.

В начале июня *Asplanchna priodonta*, *A. henrietta*, *A. sieboldi* имели примерно одинаковую численность (8,29, 6,28, 5,18 тыс. экз./м³ соответственно). В июле численность *A. priodonta* снижалась (2,67 тыс. экз./м³), а обилие *A. sieboldi* оставалось почти на том же уровне (5,11 тыс. экз./м³). В то же время численность коловратки *A. henrietta* увеличилась почти в 65 раз (391,46 тыс. экз./м³), благодаря чему она стала преобладающим видом. В августе *A. henrietta* осталась единственным представителем рода в водоёме. Динамика численности аспланхн в течение летнего сезона и относительная доля каждого вида представлены на рис. 1.

В желудках коловраток обнаружены как животные, так и растительные организмы (таблица). При этом в рационе *A. sieboldi* преобладала животная пища и набор потребляемых видов был богаче. У коловратки *A. priodonta* в исследуемый период желудка чаще были пустыми. Состав кормовых объектов *A. henrietta* богаче, чем у *A. sieboldi*. В ее рационе обнаружены коловратка *Trichocerca capucina* (Wierzejski et Zacharias, 1893) и инфузория *Codonella* sp., а в августе еще и яйца какого-то вида зоопланктонных организмов. В это же время почти половина исследованных особей поглощали динофитовую водоросль *Peridinium* sp., их в желудках коловраток можно было обнаружить от 1 до 24.

ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПИТАНИЕ КОЛОВРАТОК

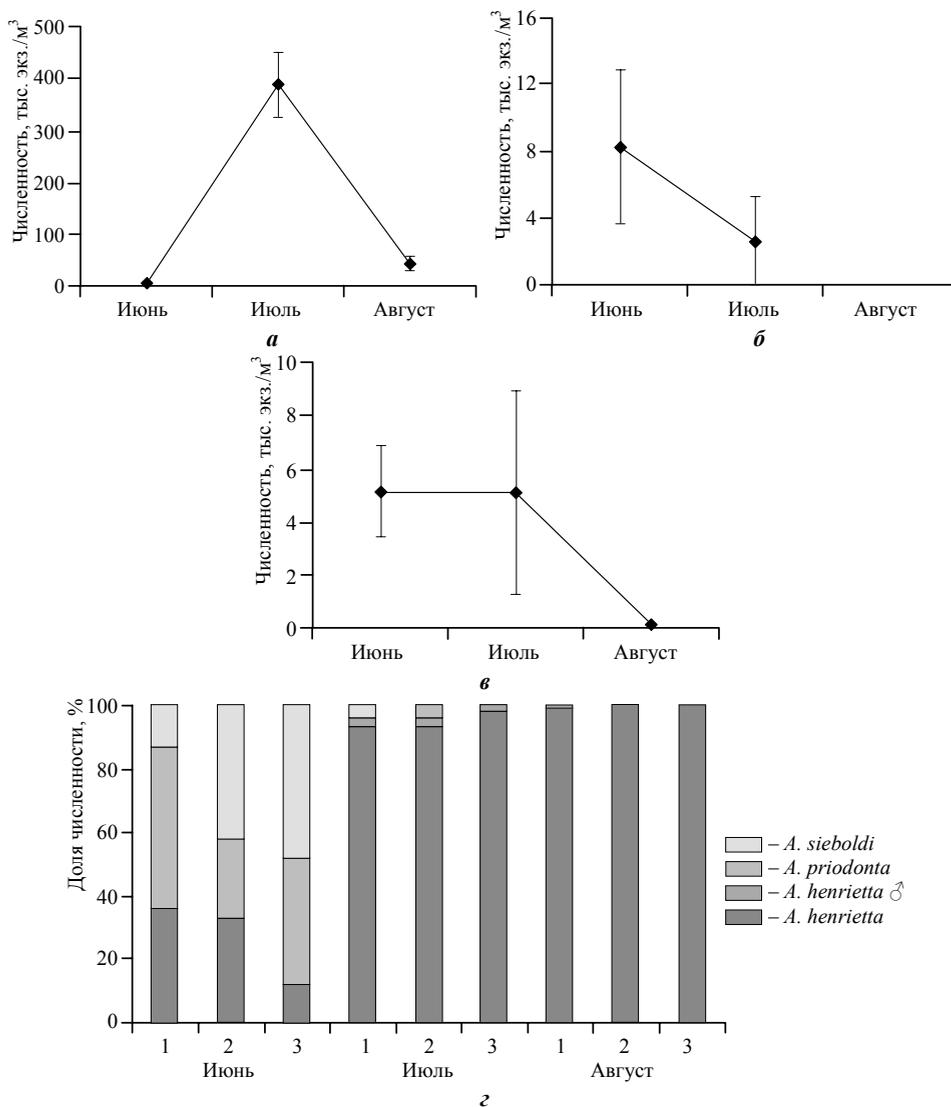


Рис. 1. Динамика численности коловраток р. *Aplanchna*: а – *A. henrietta*, б – *A. priodonta*, в – *A. sieboldi*, г – относительная доля каждого вида на трех станциях (1, 2, 3)

Численность коловраток, которыми питалась *A. sieboldi*, высокая в июне, а в июле снижается. Количество коловраток р. *Keratella* в середине лета (июль) продолжает быть достаточно высоким, а остальных жертв – значительно уменьшаются, и в августе они почти полностью исчезают (рис. 2).

Спектры питания трех видов коловраток рода *Asplanchna*
в пруду на р. Урлейка летом 2014 г.

Состав пищи	Встречаемость, доля, %		
	<i>A. henrietta</i>	<i>A. priodonta</i>	<i>A. sieboldi</i>
Динофитовые: <i>Peridinium</i> sp.	46	19	10
Прочие водоросли	64	26	5
Простейшие: <i>Codonella</i> sp.	2	0	0
Коловратки:			
<i>Brachionus calyciflorus</i>	1	3	12
<i>Synchaeta oblonga</i> , <i>S. pectinata</i>	1	3	17
<i>Keratella cochlearis</i> , <i>K. c. tecta</i>	2	0	32
<i>Filinia longiseta</i>	1	3	7
<i>Trichocerca capucina</i>	4	0	0
Яйца беспозвоночных гидробионтов	10	0	0
Пустой желудок	9	55	20

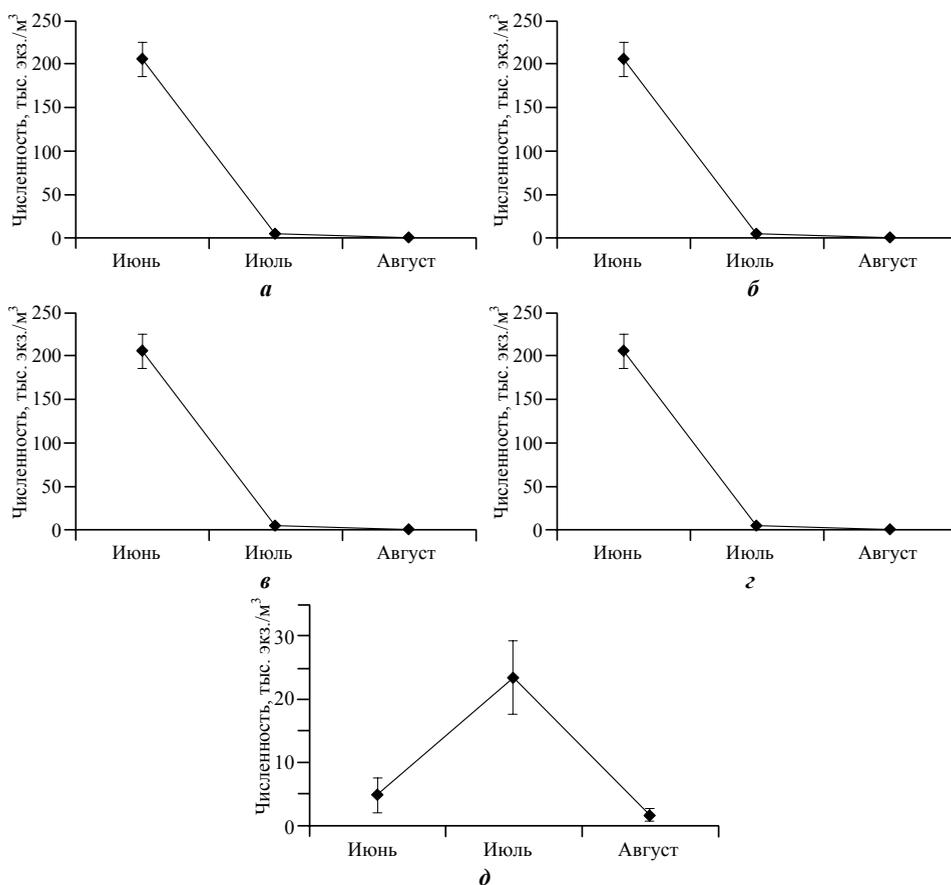


Рис. 2. Динамика численности коловраток, обнаруженных в рационе аспланхн: а – *Brachionus calyciflorus amphiceros*, б – *Keratella cochlearis, K. c. tecta*, в – *Synchaeta oblonga, S. pectinata*, г – *Filinia longiseta*, д – *Trichocerca capucina*

ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПИТАНИЕ КОЛОВРАТОК

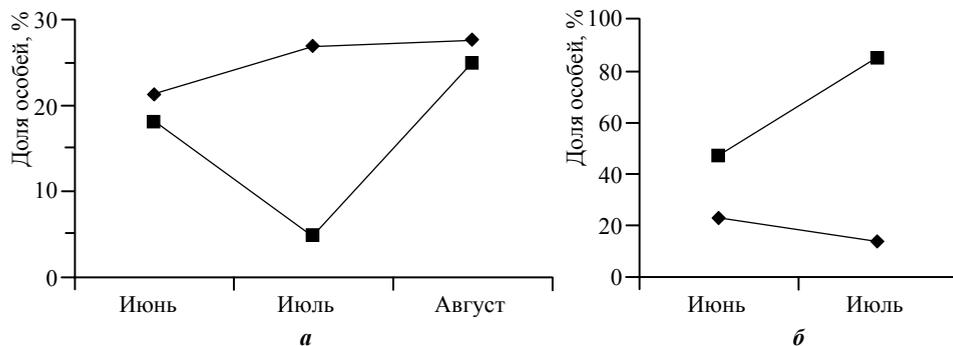


Рис. 3. Доля особей *Asplanchna henrietta* (а) и *A. sieboldi* (б) с ювенильными самками первой генерации (♦) и потребляющих животную пищу (■)

Мы проанализировали, как зависит размножение *A. henrietta* и *A. sieboldi* от потребления животной пищи. Доля размножающихся особей первого вида коловраток возросла с 21% в июне до 28% в августе. В то же время доля особей *A. henrietta*, которые потребляли животную пищу в июле, была низкой, и у 10% коловраток желудки были пустыми (рис. 3, а). Доля особей второго вида – *A. sieboldi* – с ювенильными самками в начале и середине лета, несмотря на питание животной пищей, снизилась (рис. 3, б). В августе в пруду этот вид не был обнаружен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Коловратки рода *Asplanchna*, будучи полифагами (Монаков, 1998), достаточно многочисленны в исследуемом пруду, поскольку сообщество зоопланктона и, по-видимому, фитопланктона хорошо развиты. Все *Asplanchna* – макрофаги, их способность потреблять и утилизировать крупные клетки и целые колонии водорослей позволяет более эффективно использовать первичную продукцию водоёма, недоступную для других фильтраторов (Гиляров, 1977). В челюстном аппарате у *A. henrietta* так же, как и у *A. priodonta* (Эрман, 1962), имеются приспособления для захвата и удержания водорослей (рис. 4, а).

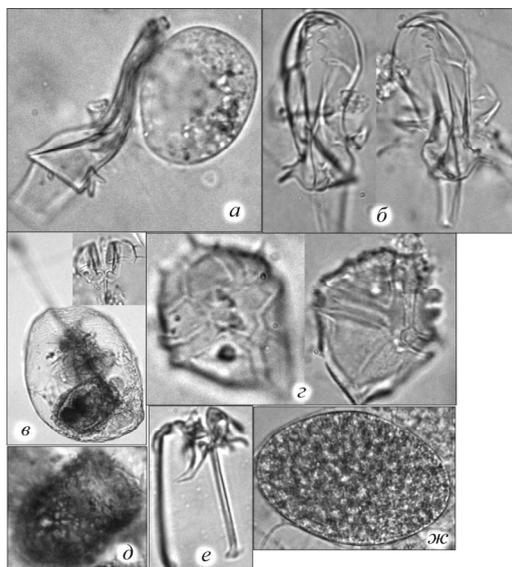


Рис. 4. Челюстной аппарат (а – захваченная водоросль, б) и пища аспланхны *Asplanchna henrietta*: в – со съеденной коловраткой *Filinia longiseta*, сверху ее трофи, г – *Peridinium* sp., д – *Codonella* sp., е – трофи коловратки *Trichocerca* sp., ж – яйцо неопределённого беспозвоночного

Из трех видов аспланхн *A. sieboldi*, будучи более крупной коловраткой, чаще использует в пищу разные виды беспозвоночных. *A. priodonta*, поедая те же виды, в исследуемый период оказывалась чаще всего голодной. Состав пищи *A. henrietta* более разнообразен. В ее рационе обнаружены объекты, которые стали многочисленнее или появились в сообществе в июле – коловратка *Trichocerca* sp. и инфузория *Codonella* sp., а в августе еще и яйца неопределённого вида гидробионтов. В это же время почти половина исследованных особей поглощала динофитовую водоросль *Peridinium* sp., которая в желудке некоторых коловраток была многочисленной (рис. 4).

Динамика видов коловраток, используемых в рационе аспланхнами, может прояснить развитие хищников. Известно, что *Trichocerca capucina* высасывает яйца коловраток рода *Keratella* (Монаков, 1998). Возможно, и в этом пруду она повлияла на снижение численности керателл в июле (см. рис. 2). Мелкие коловратки родов *Keratella* и *Filinia* – бактериофаги, *Synchaeta* и *Trichocerca* – фитофаги, более крупные *Brachionus* – бактериофаги. После значительного снижения численности этих мелких коловраток в сообществе исчезает облигатный хищник *A. sieboldi* и преимущественное развитие получает *A. henrietta* со смешанным типом питания (рис. 5). По литературным данным, в рационе *A. priodonta* преобладают коловратки р. *Keratella* или р. *Polyarthra* (Монаков, 1998). Одним из главных компонентов пищи *A. priodonta* в Рыбинском водохранилище указаны крупные диатомовые и простейшие, а также *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* (Лазарева, 2004). По-видимому, в июне *A. priodonta* конкурировала за пищу с *A. sieboldi*, голодала и, возможно, поэтому исчезла раньше, чем второй вид.

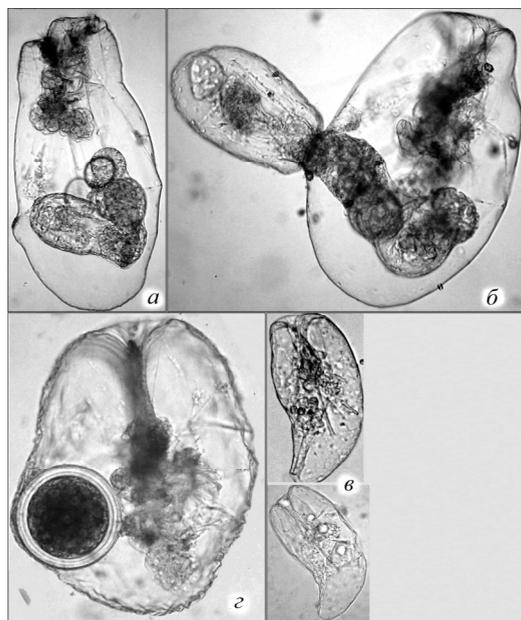


Рис. 5. *Asplanchna henrietta*: а – эмбрионы и молодая ювенильная самка, б – выход самки следующей генерации, в – самцы, г – оплодотворенная самка с покоящимся яйцом

Таким образом, выявлено, что коловратка *A. sieboldi* предпочитает больше животную пищу, чем растительную. Поэтому, возможно, снижение численности пищи привело к исчезновению вида в августе. Этому способствовало развитие нового вида коловраток, нападающего на половые продукты (яйца) ротифер, а также конкуренция с видом *A. priodonta*, который наряду с фитопланктоном не прочь съесть и тех же коловраток, которые служат едой для *A. sieboldi*. Однако отмеченный в литературе р. *Keratella* как один из основных компо-

ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПИТАНИЕ КОЛОВРАТОК

нентов рациона *A. priodonta* в этом пруду им не достался. Освободившуюся нишу заполнил вид *A. henrietta*, который, используя как растительную, так и широкий спектр животной пищи, успешно размножался в июле и августе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гиляров А. М. Наблюдения над составом пищи коловраток рода *Asplanchna* // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 12. С. 1874 – 1876.

Эрман Л. А. Об использовании трофических ресурсов водоемов планктонными коловратками // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 57. С. 32 – 45.

Косова А. А. Экологическая характеристика коловраток водоемов дельты и авандельты Волги // Коловратки : материалы второго Всесоюз. симп. по коловраткам. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. С. 199 – 124.

Лазарева В. И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2004. № 4. С. 59 – 68.

Лазарева В. И. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоемах бассейна верхней Волги в начале XXI века // Биология внутренних вод. 2008. № 1. С. 81– 88.

Лазарева В. И., Смирнова С. М. Значение коловраток в сообществе зоопланктона гипертрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Коловратки (таксономия, биология и экология) : тез. и материалы IV междунар. конф. по коловраткам / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Борок, 2005. С. 160 – 175.

Монаков А. В. Питание пресноводных животных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.

Тимохина А. Ф. Питание коловраток рода *Asplanchna* (Ploimida, Asplanchnidae) // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1983. С. 81 – 83.

Чуйков Ю. С. Распределение и биология коловратки *Asplanchna henrietta* Langhans в Нижней Волге и дельте // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 10. С. 1560 – 1563.

Чуйков Ю. С. Зоопланктон Нижней Волги и ее дельты // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, вып. 3. С. 122 – 123.

Чуйков Ю. С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotifera) / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2000. 196 с.

УДК 574.3:599.323:[504.61:625.7]

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ ДЛЯ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ?

О. В. Толкачёв

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: olt@mail.ru*

Поступила в редакцию 12.05.15 г.

Могут ли крупные дороги быть абсолютным барьером для передвижения мелких млекопитающих? – Толкачёв О. В. – Изучено влияние крупной автотрассы на передвижения мелких млекопитающих. В качестве модельного объекта использованы мышевидные грызуны. По результатам двухлетних наблюдений с применением методики массового неизбирательного самомечения животных тетрациклином установлено, что дорога может быть непреодолимым препятствием для мелких млекопитающих. Крайняя степень выраженности барьерного эффекта была обусловлена конструктивными особенностями магистрали – наличием физически непроходимой разделительной полосы при отсутствии кондуитов, связывающих противоположные стороны дороги и пригодных для передвижения зверьков. Миграционная несвязность населения грызунов на разных сторонах трассы привела к формированию соответствующих демографически отдельных единиц, эквивалентных популяциям.

Ключевые слова: грызуны, дороги, барьерный эффект, фрагментация ландшафта, дробление популяций, изоляция.

Can major roads be absolute barriers to small mammals' movement? – Tolkachev O. V. – The influence of a major road on small mammals' movement was investigated. Muroid rodents were used as the model objects. Two years of our observations using the technique of extensive tetracycline bait marking have shown that the road could be an absolute obstacle to small mammal movements. The extreme barrier effect was determined by some construction features of the road, namely, the presence of a physically impassable median strip along it with the absence of any conduits for rodent movements connecting the road's sides. The migration disconnectedness among animals on the opposite sides of the road has resulted in the formation of demographically distinct units, which are equivalent to separate populations.

Key words: rodents, roads, barrier effect, landscape fragmentation, population subdivision, isolation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-320-329

ВВЕДЕНИЕ

Объекты транспортной инфраструктуры являются одними из наиболее заметных и экологически значимых искусственных элементов современных ландшафтов (Forman, 2000). Очевидно, что такие широко распространенные и протяженные структуры, как, например, автомобильные дороги, должны оказывать заметное влияние на окружающую среду. Экологические исследования, связанные с изучением различных аспектов этой проблемы, можно разделить на три направления.

Первое из них акцентировано на изменениях всевозможных абиотических факторов вблизи дорог (химизм среды, гидрологический режим и др.) и непосредственных результатах их воздействия на биоту (Benedict, Billeter, 2004; Li, Barrett, 2008). Вторым важным направлением являются попытки оценить прямой ущерб животным популяциям от дорожных коллизий и разработка способов его уменьшения (Brockie et al., 2010; Saceres, 2011). Третий вектор исследований составляют работы, касающиеся изучения влияния дорог на пространственную организацию популяций. В последние десятилетия интерес к данной теме неуклонно растет. Явным образом эта тенденция оформилась в работах Ричарда Т. Формана, который сформулировал цель и область применения новой научно-практической дисциплины – экологии дорог или дорожной экологии («Road ecology») (Forman, 1998; Forman, Alexander, 1998).

Дороги и некоторые другие линейные элементы ландшафтов могут как способствовать передвижениям животных, так и препятствовать им (Опарин, Опарина, 2009; Kozakiewicz, Jurasińska, 1989). В последнем случае принято говорить о барьерной функции, действие которой может приводить к дроблению и изоляции популяций (Merriam et al., 1989; Andrews, 1990).

Выявление свойств дорог, определяющих их проницаемость для различных видов животных, остается нерешенной проблемой. К потенциальным детерминантам относят такие факторы, как интенсивность движения транспорта, акустическое загрязнение, освещенность, тип покрытия, ширина покрытия, ширина дороги с учетом обочин, общая ширина расчищенного пространства, наличие и тип разделительной полосы и другие (Andrews, 1990; Richardson et al., 1997; Forman, Alexander, 1998; McGregor et al., 2008; McLaren et al., 2011).

Значительная часть работ по данной тематике была выполнена на примере мелких млекопитающих, являющихся классическим модельным объектом. К настоящему времени установлено, что выраженность барьерного эффекта не одинакова для различных видов этой группы (Burnett, 1992; Brehme et al., 2013). Наличие видовой специфики в сочетании с неопределенностью факторов проницаемости дорог и методическими различиями при изучении вопроса привело к появлению широкого спектра эмпирических результатов. В одних случаях удается показать, что даже грунтовые дороги могут служить препятствием для зверьков (Bakowski, Kozakiewicz, 1988; Merriam et al., 1989), а в других (иногда в рамках одного и того же исследования), напротив, пересечение дорог может не вызывать у мелких млекопитающих каких-либо заметных затруднений (Григоркина, Оленев, 2013; Bakowski, Kozakiewicz, 1988; Merriam et al., 1989).

Большинство исследователей, изучавших барьерное действие дорог, пришли к выводу, что они не являются непреодолимыми для мелких млекопитающих, но могут в той или иной степени препятствовать передвижениям (Richardson et al., 1997; Clark et al., 2001; Rico et al., 2009; McLaren et al., 2011). Предполагается, что барьерный эффект в таких случаях вызывается поведенческими особенностями животных (Burnett, 1992). В связи с этим существует предположение, что объекты транспортной инфраструктуры могут выступать в качестве своеобразных «фильтров», если зверьки, пересекающие препятствие, отличаются от среднего состава

популяции по половозрастным характеристикам (Kozakiewicz, Jurasinśka, 1989; Cesarini, 2007). Реальность этого явления остается спорной, так как в некоторых случаях обнаружить его не удается (Merriam et al., 1989; Richardson et al., 1997).

Существующие попытки обобщений по вопросу барьерной функции дорог, по-видимому, преждевременны (например, Coffin, 2007; Fahrig, Rytwinski, 2009). Необходимо значительно больше результатов эмпирических исследований, проводимых на примере транспортных артерий различных типов с учетом особенностей отдельных видов мелких млекопитающих.

Целью данной работы было изучение барьерного эффекта крупной автострады на примере нескольких видов мышевидных грызунов с учетом конструктивных особенностей дороги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в июле – сентябре 2013 – 2014 гг. в районе автомагистрали Екатеринбург – Кольцово (56°44.155'С; 60°41.161'В). Данная дорога имеет асфальтированное покрытие и восемь полос движения, разделенных на две проезжие части бетонными блоками. Общая ширина твердого покрытия составляет не менее 30 м. Ширина расчищенного пространства, включая зону отчуждения, колеблется от 75 м до 90 м. Ближайшие к дороге части газонов периодически обкашивают. По обеим сторонам магистрали произрастает смешанный лес с преобладанием сосны.

Данные о передвижениях грызунов получали посредством мечения с последующим отловом животных. Использовали методику массового самомечения тетрациклином (Crier, 1970) в варианте, предложенном Г. А. Клевезаль и М. В. Миной (1980), с некоторыми изменениями. На опытной площадке размером 120×120 м раскладывали приманку с гидрохлоридом тетрациклина. Для приготовления приманки использовали ржаной хлеб, порезанный кубиками со стороной ~1 см, который смешивали с нерафинированным подсолнечным маслом и порошком гидрохлорида тетрациклина. Концентрация антибиотика в приманке составляла 833 мг/кг. Поэтому для достижения LD₅₀ (от 2130 до 3000 мг/кг массы тела) особи обычного в данном местообитании вида – малой лесной мыши (*S. uralensis* Pallas, 1811), при собственном весе 20 г пришлось бы съесть 51.1 г приманки в течение суток, т.е. в 2.5 раза больше массы собственного тела.

В 2013 г. мечение провели 5 августа, а в 2014 г. с целью повышения полноты мечения приманку с тетрациклином выкладывали пять раз в период с 28 июля по 16 августа. Отлов грызунов начали через четыре недели после мечения в 2013 г. и через три недели после первого тура мечения в 2014 г.

Животных отлавливали с помощью давилок, выставляемых в линии по 25 штук в каждой с пятиметровыми интервалами между ловушками. Изъятие грызунов проводили на 4 участках в 2013 г. и 9 участках в 2014 г., удалённых на разное расстояние и в разных направлениях от площадки мечения, а также на самой площадке, положение которой было различным в 2013 г. и 2014 г. (рисунок). Размещение учётных линий на местности определяли с помощью систем позиционирования GPS/ГЛОНАСС и шнура известной длины. Орудия лова в каждой точке

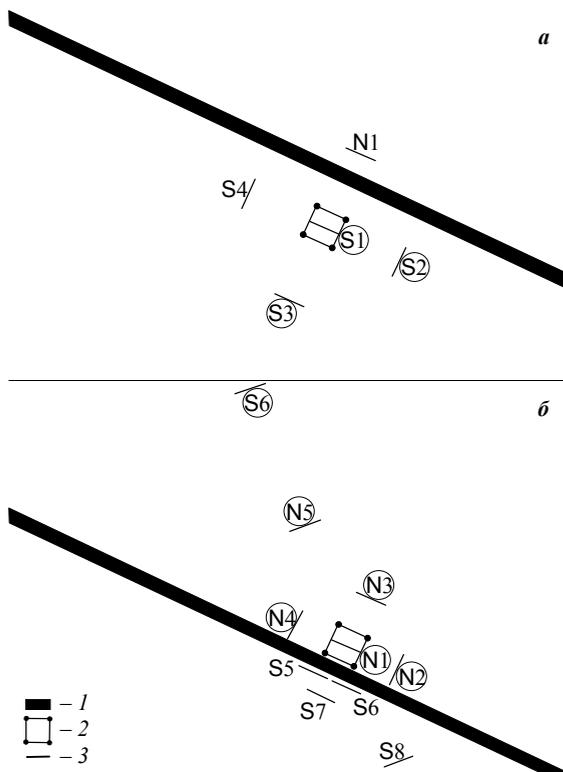
МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

экспонировали в течение десяти суток в 2013 г. и пяти суток в 2014 г. с ежедневной проверкой и сменой приманки, которую готовили так же, как и для мечения, но без тетрациклина. Общий объем промыслового усилия за два года составил 2500 л.-с. Всего поймано 320 мелких млекопитающих. Из них 245 составляли грызуны, а остальные 75 – бурозубки, которых не учитывали при анализе передвижений, так как они не могут быть помечены с помощью тетрациклиновой методики.

Отловленных животных взвешивали, определяли вид, пол и репродуктивный статус. После вываривания и очистки черепов извлекали верхний резец для получения его аншлифа с помощью точильного камня. Образцы просматривали в ультрафиолетовом свете при помощи осветителя ОЛД-41 и бинокля МБС-1.

Поскольку тетрациклиновая методика ранее никогда не использовалась при изучении воздействия транспортной инфраструктуры на передвижения мелких млекопитающих, следует особо остановиться на её сравнении с традиционными методами.

Наиболее распространенным методом в исследованиях барьерного эффекта дорог и других элементов ландшафтов при использовании в качестве объекта мелких млекопитающих является CMR (capture – mark – recapture – отлов – мечение – переотлов), часто в сочетании с выпуском особей на другой стороне препятствия (например, Bakowski, Kozakiewicz, 1988; McGregor et al., 2008). Однако эксперименты, включающие хоминг, завышают частоту пересечений барьера, так как перемещенные зверьки имеют сильную мотивацию к возврату (Clark et al., 2001; McGregor et al., 2008). С другой стороны, использование живоловок приводит к понижению оценок подвижности грызунов вследствие «прикормки» (Andrzejewski et al., 2000), что неизбежно влияет на ре-



Пространственная организация эксперимента по мечению и отлову грызунов на разных сторонах автомагистрали в 2013 г. (а) и 2014 г. (б): 1 – автомагистраль, 2 – площадка мечения, 3 – ловушко-линии (N – северная сторона, S – южная; цифра – порядковый номер ловушко-линии); окружностями выделены те точки, где были обнаружены зверьки с тетрациклиновой меткой

зультаты при анализе частоты спонтанных (не хоминговых) пересечений барьеров. Кроме того, необходимость отлавливать грызунов, чтобы пометить их, предполагает наличие некоторой избирательности, связанной с орудиями лова.

Помимо CMR при изучении барьерного эффекта дорог применяют флуоресцентную пудру и радиотрекинг (Clark et al., 2001). Оба метода подразумевают индивидуальное мечение, поэтому им свойственны те же проблемы, которые возникают при использовании живоловок, как описано выше. Пудра, кроме того, позволяет проследить путь зверька на протяжении лишь нескольких десятков метров, чего может оказаться не достаточно. Применение радиомаячков дает весьма подробные данные о передвижениях грызунов, но из-за большой трудоемкости и стоимости, а также по техническим причинам наблюдения сильно ограничены как по срокам (обычно около недели), так и по числу одновременно отслеживаемых особей (менее десятка). К тому же и использование пудры, и радиотрекинг связаны с вмешательством в нормальную жизнедеятельность животных (в первом случае грызунов ловят и целиком покрывают флуоресцентным составом, а во втором – вырывают шерсть на спине и приклеивают передатчик), что может влиять и на получаемые результаты.

Применение массового неизбирательного самомечения тетрациклином позволяет избежать этих проблем. По результатам виварных экспериментов было установлено, что при соблюдении методических норм для появления метки зверьку достаточно однократного поедания приманки с тетрациклином (Клевезаль, Мина, 1980; Crier, 1970; Lavoie et al., 1971). Наша приманка (ржаной хлеб с нерафинированным подсолнечным маслом) является стандартной и применимой для всех видов мышевидных грызунов, обитающих в районе исследования. Наблюдения за лабораторными мышами показали, что при используемой нами концентрации тетрациклина они одинаково охотно поедают этот вид приманки вне зависимости от присутствия препарата. Аналогичные результаты были получены кандидатом биологических наук Е. Б. Григоркиной на разных видах грызунов (лесных и полевых мышах, красных, серых и водяных полёвках) в виварных опытах, предшествовавших применению тетрациклиновой методики в зоне локального радиоактивного загрязнения (личное сообщение). Высокая полнота мечения в полевых условиях, часто достигающая 100%, также указывает на отсутствие какой-либо избирательности методики (Клевезаль, Мина, 1980; Григоркина, Оленев, 2013; Lavoie et al., 1971).

Применимость выбранного нами способа мечения ко всему локальному населению грызунов одновременно без непосредственного влияния на поведение животных в сочетании с достаточно длительным сохранением метки в полной мере соответствует цели данного исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования в 2013 г. было отловлено 78 грызунов трех видов: малая лесная мышь (*Sylvaeus uralensis* Pallas, 1811), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), красная полёвка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779). Тетрациклиновую метку имели 12 из них (таблица). Среди помеченных зверьков оказались толь-

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

ко лесные и полевые мыши. Все животные с меткой отловлены на той же стороне дороги, где проводилось мечение (см. рисунок).

Количество и относительная численность грызунов,
отловленных на противоположных сторонах автомагистрали в различных точках

Год	Линия	Дистанция от площадки мечения, м	<i>S. uralensis</i>	<i>C. rutilus</i>	<i>A. agrarius</i>	<i>M. arvalis</i>	Всего грызунов на линии	Численность, особ./100 л.-с.
2013	N1	250	23	1	5	–	29	11.6
	S1	0	7 (7)	–	1 (1)	–	8 (8)	3.2
	S2	250	9 (3)	–	–	–	9 (3)	3.6
	S3	250	19 (1)	–	1	–	20 (1)	8
	S4	250	4	–	8	–	12	4.8
2014	N1	0	7 (6)	5 (4)	11 (10)	6 (4)	29 (24)	23.2
	N2	150	3 (1)	2	5 (2)	0	10 (3)	8
	N3	150	12	7 (1)	2 (1)	2	23 (2)	18.4
	N4	150	17 (9)	6	–	1	24 (9)	19.2
	N5	400	8 (1)	10	2	–	20 (1)	16
	N6	1000	12 (2)	18	–	–	30 (2)	24
	S5	80	2	–	1	9	12	9.6
	S6	80	1	–	1	13	15	12
	S7	150	3	–	–	5	8	6.4
S8	400	2	–	–	6	8	6.4	

Примечание. В скобках – число животных с меткой; N, S – северная и южная стороны дороги соответственно. Жирным шрифтом выделены данные с площадок мечения.

Результаты некоторых исследований указывают на высокую скорость обновления населения мелких млекопитающих за счет их большой подвижности (Большаков, Баженов, 1988; Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е., 2002). Однако в нашем случае даже спустя месяц после однократного мечения в 2013 г. доля особей с меткой на опытной площадке составляла 100% (см. таблицу), что говорит об отсутствии или крайне низкой текучести населения грызунов в этом местообитании.

Известно, что дальность передвижений мышевидных грызунов может достигать нескольких километров (Большаков, Баженов, 1988; Щипанов и др., 1997; Григоркина, Оленев, 2013). Дистанция между площадкой мечения и остальными точками отлова в 2013 г. составляла 250 м, тем не менее, меченые особи были отловлены не во всех из них (см. таблицу). Отсутствие меток у зверьков на ловушкочерте N1 может объясняться барьерным эффектом дороги, а в точке S4 – низкой подвижностью грызунов или случайностью.

Крайне низкая численность мелких млекопитающих на участке мечения и вблизи него побудила нас в следующем (2014) году перенести площадку на север-

ную сторону дороги, в район учетной линии N1, где обилие животных было выше (см. рисунок).

Всего в 2014 г. было отловлено 179 грызунов четырех видов: *S. uralensis*, *A. agrarius*, *C. rutilus* и *Microtus arvalis* (Pallas, 1778). Среди меченых зверьков, общее количество которых достигло 41, были представители всех этих видов (см. таблицу). Хотя интенсивность мечения в 2014 г. была повышена, его полнота на опытной площадке составила только 83% (против 100% в 2013 г.). При этом численность грызунов на участке мечения в 2014 г. была выше, чем в 2013 г. По-видимому, большее обилие животных приводит к усилению их миграционной активности, что соответствует существующим теоретическим представлениям (Щипанов, Купцов, 2004; Lidicker, 1962).

Наибольшая численность грызунов на южной стороне дороги отмечена в её зоне отчуждения (линии S5, S6), где доминировала обыкновенная полёвка. Очевидно, густой травянистый покров в этой части местообитания способствует поддержанию здесь самого высокого обилия *M. arvalis* среди всех обследованных точек.

Все грызуны с меткой в 2014 г., как и в предыдущий год, были пойманы только на той стороне дороги, где проводилось мечение. При этом меченых животных удалось отловить на расстояниях 150, 400 и 1000 м от площадки, но они не были обнаружены на противоположной стороне дороги всего в восьмидесяти метрах (см. рисунок). Таким образом, данную магистраль можно считать значительным или даже абсолютным препятствием для передвижений мелких млекопитающих.

Исследуемая дорога является одной из крупнейших в регионе и сочетает в себе сразу несколько черт, каждая из которых потенциально может рассматриваться как основная причина выявленного барьерного эффекта (большая ширина расчищенного под дорогу пространства и самого дорожного полотна, высокая интенсивность трафика, конструктивные особенности). Однако, по нашему мнению, ведущим фактором было наличие сплошной бетонной разделительной полосы при отсутствии каких-либо элементов, соединяющих противоположные стороны дороги и пригодных для передвижений изучаемых животных. Железобетонные конструкции высотой около 1 м без сквозных отверстий или щелей являются физически непреодолимой преградой для мышевидных грызунов. Этот барьер непрерывен на протяжении, как минимум, 1,5 км в каждую сторону от места проведения нашего исследования. В ходе тщательного осмотра на всем этом расстоянии (3 км) нам не удалось выявить каких-либо тоннелей или элементов дренажной системы, связывающих противоположные стороны дороги. На этом участке трассы есть два пешеходных моста из стали и железобетона, но из-за особенностей конструкции они совершенно непригодны для передвижения мышевидных грызунов.

Наличие столь серьезных барьеров, подобных обнаруженному нами, очевидно, должно оказывать какое-то влияние на функционирование популяций. В некоторых источниках утверждается, что наличие линейных элементов ландшафтов, включая дороги, даже при частичном проявлении барьерного эффекта может приводить к возникновению генетических различий в популяциях или их частях, обитающих по разные стороны препятствия (Gerlach, Musolf, 2000; Rico et al., 2009). Мы не проводили специальных исследований, тем не менее, считаем маловероят-

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

ным появлением значительных генетических различий в данном случае. Даже если ближайшая возможность благополучного пересечения дороги мелкими млекопитающими существует на значительном расстоянии от места проведения наших работ, обмен особями может происходить в череде поколений. Например, потенциально пригодный кондуит (обочина дороги, проходящей под рассматриваемой магистралью) расположен в 2.5 км северо-западнее нашей площадки мечения, но мы не знаем, используют ли его мелкие млекопитающие.

Несмотря на то, что мы не склонны предполагать наличие больших генетических различий между грызунами, обитающими на разных сторонах исследуемой трассы, с точки зрения демографии их изоляция является полной. Поскольку нам удалось установить, что прямого обмена особями в течение одного сезона размножения не происходит, население каждого из видов грызунов функционирует независимо на северной и южной сторонах магистрали, представляя собой обособленные демографические единицы. В этом контексте группировки животных одного вида на разных сторонах изучаемой дороги можно считать отдельными популяциями.

Выделение популяций в демографическом ключе может проводиться на основании независимости динамики численности (Shchipanov, 2007). Имея данные лишь за два года, мы, конечно, не можем рассуждать о динамике. Стоит отметить, однако, что относительная численность грызунов, усредненная за два года, значительно различалась на северной и южной сторонах дороги: 16.5 и 6.1 особ. / на 100 л.-с. соответственно. Это более чем двукратное различие по обилию наблюдалось в однотипных местообитаниях, кратчайшее расстояние между которыми составляет всего 80 м. В любом случае несходство динамики численности является лишь косвенной мерой автономности группировок животных, тогда как в нашем исследовании отсутствие их связности посредством миграционных потоков было установлено непосредственно.

Таким образом, некоторые автомобильные дороги вследствие своих конструктивных особенностей могут являться непреодолимой преградой для передвижений мышевидных грызунов, что приводит к дроблению популяций, по крайней мере, в демографическом смысле.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н., Баженов А. В. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 158 с.

Григоркина Е. Б., Оленев Г. В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2013. Т. 53, № 1. С. 76 – 83.

Клевезаль Г. А., Мина М. В. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 6. С. 936 – 941.

Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1107 – 1134.

Опарин М. Л., Опарина О. С. Роль антропогенных и природных факторов в изменении распространения мезофильных грызунов в степях Волго-Уральского междуречья // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2009. № 4. С. 453 – 461.

- Щипанов Н. А., Купцов А. В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и её роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124, № 1. С. 28 – 43.
- Щипанов Н. А., Шилова С. А., Смирин Ю. М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, № 5. С. 624 – 639.
- Andrews A. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors : a review // Australian Zoologist. 1990. Vol. 28. P. 130 – 141.
- Andrzejewski R., Babińska-werka J., Uko A., Owadowska E., Szacki J. Homing and space activity in bank voles *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriologica. 2000. Vol. 45, № 2. P. 155 – 165.
- Bakowski C., Kozakiewicz M. The effect of forest road on bank vole and yellow-necked mouse populations // Acta Theriologica. 1988. Vol. 33, № 25. P. 345 – 353.
- Benedict R. A., Billeter M. C. Discarded bottles as a cause of mortality in small vertebrates // Southeastern Naturalist. 2004. Vol. 3, № 2. P. 371 – 377.
- Brehme C. S., Tracey J. A., McClenaghan L. R., Fisher R. N. Permeability of roads to movement of scrubland lizards and small mammals // Conservation Biology. 2013. Vol. 27, № 4. P. 710 – 720.
- Brockie R. E., Sadleir R. M. F. S., Linklater W. L. Long-term wildlife road-kill counts in New Zealand // New Zealand J. of Zoology. 2010. Vol. 36, № 2. P. 123 – 134.
- Burnett S. E. Effects of a rainforest road on movements of small mammals : mechanisms and implications // Wildlife Research. 1992. Vol. 19. P. 95 – 104.
- Caceres N. C. Biological characteristics influence mammal road kill in an Atlantic Forest – Cerrado interface in south-western Brazil // Italian J. of Zoology. 2011. Vol. 78, № 3. P. 379 – 389.
- Cesarini S. Major roads : a filter to the movement of the squirrel *Glider petaurus norfolcensis* // Proceedings of the 2007 Intern. Conference on Ecology and Transportation / eds. L. Irwin, D. Nelson, K. P. McDermott. Raleigh : North Carolina State University, 2007. P. 545.
- Clark B. K., Clark B. S., Johnson L. A., Haynie M. T. Influence of roads on movements of small mammals // The Southwestern Naturalist. 2001. Vol. 46, № 3. P. 338 – 344.
- Coffin A. W. From roadkill to road ecology : A review of the ecological effects of roads // J. of Transport Geography. 2007. Vol. 15. P. 396 – 406.
- Crier J. K. Tetracyclines as a fluorescent marker in bones and teeth of rodents // The J. of Wildlife Management. 1970. Vol. 34, № 4. P. 829 – 834.
- Fahrig L., Rytwinski T. Effects of roads on animal abundance : an empirical review and synthesis // Ecology and Society. 2009. Vol. 14, № 1. P. 1 – 20.
- Forman R. T. Road ecology : A solution for the giant embracing us // Landscape Ecology. 1998. Vol. 13, iss. 4. P. III – V.
- Forman R. T. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States // Conservation Biology. 2000. Vol. 14, № 1. P. 31 – 35.
- Forman R. T., Alexander L. E. Roads and their major ecological effects // Annual Review of Ecology and Systematics. 1998. Vol. 29. P. 207 – 231.
- Gerlach G., Musolf K. Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles // Conservation Biology. 2000. Vol. 14, № 4. P. 1066 – 1074.
- Kozakiewicz M., Juraszńska E. The role of habitat barriers in woodlot recolonization by small mammals // Holarctic Ecology. 1989. Vol. 12, № 2. P. 106 – 111.
- Lavoie G. K., Atwell G. C., Swink F. N., Sumangil J. P., Libay J. Movement of the ricefield rat, *Rattus rattus mindanensis*, in response to flooding and plowing as shown by fluorescent bone labeling // The Philippine Agriculturist. 1971. Vol. LIV. P. 325 – 330.
- Li M., Barrett M. E. Relationship between antecedent dry period and highway pollutant: conceptual models of buildup and removal processes // Water Environment Research. 2008. Vol. 80, № 8. P. 740 – 747.

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

Lidicker W. Z. J. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity // *The American Naturalist*. 1962. Vol. 96, № 886. P. 29 – 33.

McGregor R. L., Bender D. J., Fahrig L. Do small mammals avoid roads because of the traffic? // *J. of Applied Ecology*. 2008. Vol. 45. P. 117 – 123.

McLaren A. A. D., Fahrig L., Waltho N. Movement of small mammals across divided highways with vegetated medians // *Can. J. Zool.* 2011. Vol. 89. P. 1214 – 1222.

Merriam G., Kozakiewicz M., Tsuchiya E., Hawley K. Barriers as boundaries for metapopulations and demes of *Peromyscus leucopus* in farm landscapes // *Landscape Ecology*. 1989. Vol. 2, № 4. P. 227 – 235.

Richardson J. H., Shore R. F., Treweek J. R. Are major roads a barrier to small mammals? // *J. of Zoology*. 1997. Vol. 243. P. 840 – 846.

Rico A., Kindlmann P., Sedláček F. Can the barrier effect of highways cause genetic subdivision in small mammals? // *Acta Theriologica*. 2009. Vol. 54, № 4. P. 297 – 310.

Shchipanov N. A. Understanding the boundaries between chromosome races of common shrews in terms of restricted movement by individual shrews // *Russ. J. Theriology*. 2007. Vol. 6, № 1. P. 117 – 122.

УДК 631.46(470.64)

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ЕСТЕСТВЕННЫХ СТЕПНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА
(ТЕРСКИЙ ВАРИАНТ ПОЯСНОСТИ, КАБАРДИНО-БАЛКАРИЯ)**

**Т. С. Улигова, О. Н. Горобцова, Н. Л. Цепкова,
И. Б. Рапопорт, Ф. В. Гедгаfoва, Р. Х. Темботов**

*Институт экологии горных территорий им. А. К. Темботова РАН
Россия, 360051, Нальчик, И. Арманд, 37-а
E-mail: him_lab@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.06.15 г.

Эколого-биологическая характеристика естественных степных биогеоценозов Центрального Кавказа (терский вариант поясности, Кабардино-Балкария). – Улигова Т. С., Горобцова О. Н., Цепкова Н. Л., Рапопорт И. Б., Гедгаfoва Ф. В., Темботов Р. Х. – Дана эколого-биологическая характеристика компонентов естественных биогеоценозов степной зоны Кабардино-Балкарии (в пределах терского варианта поясности). Представлены результаты исследования биологических свойств чернозёмов обыкновенных карбонатных (содержание гумуса, ферментативная активность, интенсивность почвенного «дыхания»), их пространственного и профильного распределения в комплексе с основными экологическими факторами. Приведены список часто встречаемых видов растений и их экологические характеристики, исследованы видовой состав и обилие представителей почвенной мезофауны (дождевые черви) в ареале чернозёмов обыкновенных.

Ключевые слова: Центральный Кавказ, чернозёмы обыкновенные карбонатные, степная зона, гумус, ферментативная активность, почвенное «дыхание», растительные сообщества, дождевые черви.

Ecologo-biological characteristic of natural steppe biogeocenoses in the Central Caucasus (the Terskiy variant of vertical zonation, Kabardino-Balkaria). – Uligova T. S., Gorobtsova O. N., Tsepkova N. L., Rapoport I. B., Gedgafova F. V., and Tembotov R. K. – An ecologo-biological characteristic of the natural steppe biogeocenosis components in Kabardino-Balkaria (within the Terskiy variant of vertical zonation) is given. The research results of biological features of common chernozem calcareous soils (humus contents, enzymatic activity, and soil respiration intensity), their spatial and profile distribution combined with basic ecological factors are represented. A list of abundant plant species and their ecological characteristics are given; the specific composition and abundance of mesofauna representatives (earthworms) in the area of common chernozem soils were studied.

Key words: Central Caucasus, common chernozem calcareous soils, steppe zone, humus, enzymatic activity, soil respiration, phytocenoses, earthworms.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-330-340

ВВЕДЕНИЕ

В связи с проблемой сохранения исчезающих степных биомов представляются актуальными комплексные эколого-биологические исследования естественных

степных биогеоценозов Центрального Предкавказья (Кабардино-Балкария). Степная зона Кабардино-Балкарии входит в Предкавказскую степную провинцию мощных чернозёмов южно-европейской фации, основной фон почвенного покрова которой составляют обыкновенные чернозёмы (Керефов, Фиапшев, 1966; Фиапшев и др., 1985). Активное использование в сельскохозяйственном производстве чернозёмных почв Кабардино-Балкарии привело к практически полному исчезновению богатого растительного покрова и сокращению видового разнообразия населяющих почву организмов (Цепкова, 2006; Темботова, Цепкова, 2009; Рапопорт, 2013). Естественная степная растительность сохранилась лишь на небольших по площади нераспаханных участках. Однако в ареале чернозёмов обыкновенных в терском варианте пояности (по типизации В. Е. Соколова, А. К. Темботова, 1989) на склонах хребтов Арик и Терский значительные площади заняты малонарушенными степными биогеоценозами с редкими для флоры республики видами, необходимость охраны которых обоснована в ряде работ (Цепкова, 2006; Темботова, Цепкова, 2009). Эколого-биологические исследования таких сохранившихся участков включают оценку современного состояния почвы, разнообразия степной растительности и населяющих почву живых организмов – основных компонентов, регулирующих биологическую активность почвы и занимающих центральное место в устойчивом функционировании экосистем (Добровольский, Никитин, 1990; Карпачевский, 2005; Роль почвы..., 2011).

До настоящего времени междисциплинарные исследования степных биогеоценозов Кабардино-Балкарии с привлечением биохимических, геоботанических, зоологических методов не проводились. Как объективные и чувствительные индикаторы биологического состояния ферментативная активность, почвенное «дыхание» и видовой состав почвенной мезофауны широко применяются в современных почвенно-экологических исследованиях (Галстян, 1974; Хазиев, 1982; Криволюцкий, 1994; Ананьева, 2003).

В связи с изложенным цель настоящей работы заключалась в комплексном исследовании эколого-биологического состояния компонентов (почва, растительный покров, почвенная мезофауна) естественных биогеоценозов степной зоны Кабардино-Балкарии (в пределах терского варианта пояности).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – компоненты естественных биогеоценозов степной зоны Кабардино-Балкарии – чернозёмы обыкновенные карбонатные, растительные сообщества и представители почвенной мезофауны (дождевые черви). Чернозёмы обыкновенные занимают площадь около 89 тыс. га и относятся к наиболее распространённым почвам степной зоны (Почвы Кабардино-Балкарской АССР..., 1984). Согласно генетической классификации почв чернозёмы обыкновенные представлены двумя родами – карбонатными и карбонатными остаточно-луговатыми (Керефов, Фиапшев, 1966; Вальков и др., 2002). Преимущественное распространение получил род чернозёмов обыкновенных карбонатных, в ареале которого преобладают степные биогеоценозы (Цепкова, 2006), а в комплексе почвенной мезофауны – дождевые черви (Рапопорт, 2013).

Район исследования расположен в северо-восточной части Кабардино-Балкарии на наклонной слабоволнистой Кабардинской равнине, на долю которой приходится около 1/3 территории республики. Исследовались биогеоценозы, сформировавшиеся на чернозёмах обыкновенных карбонатных в пределах терского варианта поясности (по типизации В. Е. Соколова, А. К. Темботова, 1989). Равнинный рельеф данной территории нарушается вклиниванием параллельных боковых хребтов – Терского, Арик и Кабардино-Сунженского (391 – 439 м), разделённых Акбашской долиной. Почвообразующие породы представлены четвертичными отложениями: желто-бурыми карбонатными суглинками и глинами, а также лёссовидными суглинками. Гранулометрический состав преимущественно тяжёлоуглинистый и глинистый.

Исследуемые биогеоценозы сформировались в условиях умеренно континентального теплого, а на хребтах Арик и Терский – сухого жаркого климата с выраженным периодом летнего иссушения. Среднегодовая температура воздуха составляет +11.6°C, а сумма температур за период активной вегетации – 3000 – 3600°C. Количество атмосферных осадков в среднем за год – 533 мм, в летний период – 201 мм (Ашабоков и др., 2008). Гидротермический коэффициент колеблется в пределах 0.3 – 0.6. Благодаря мягкой зиме (средняя температура -1.1°C) с частыми оттепелями значительная толща черноземной почвы в течение зимнего периода пребывает в активном состоянии (Вальков и др., 2002).

Методы исследования. Учитывая сезонную изменчивость, сбор материала для исследований производили в одни и те же сроки (ежегодно, в начале июля) в 2009 – 2013 гг. Почвенные образцы отбирали в 13 точках из верхнего слоя (0 – 20 см) методом конверта. Для профилно-генетических исследований проводили отбор проб почвы по генетическим горизонтам. Геоботанические описания выполняли в ходе полевых исследований в местах отбора почвенных образцов традиционным способом на пробных площадках 100 м². Обилие видов в растительных сообществах оценивали по шкале Браун – Бланке, сходство по видовому составу – по коэффициентам Жаккара (Миркин и др., 1989). Сбор дождевых червей осуществляли из почвенных монолитов 25×25 см² по методике М. С. Гилярова (1975), видовую принадлежность определяли по Т. С. Перель (1979). Точки отбора проб ограничены пределами координат 43°32'33" – 43°63'45" с.ш., 44°19'59" – 44°41'25" в.д., высота 200 – 365 м н. у. м.

Ферментативную активность почвы определяли по Галстяну (1974) колориметрическим (инвертаза, уреазы, фосфатаза, дегидрогеназа) и газометрическим (каталаза) методом, контролем служили стерилизованные почвы (180°, 3 ч). Интенсивность эмиссии CO₂ служащую интегральным индикатором биологической активности почвы, определяли титриметрическим методом после инкубации почвы в течение 24 ч при 30°C и оптимальной влажности (60% полной влагоёмкости) (Казеев и др., 2003). Уровни активности ферментов и интенсивности почвенного «дыхания» оценивали по шкале Э. И. Гапонюк, С. В. Малахова (1985). Содержание гумуса – по методу Тюрина в модификации Никитина, рН_(H₂O) – потенциометрически (Аринушкина, 1970), плотность почвы в естественном сложении – с помощью буре, весовым методом (Добровольский, 2001). Аналитическая повторяемость

определения 3 – 6-кратная. Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программы «Statistica-10» при уровне значимости $\alpha \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биологическая активность в генетических горизонтах чернозёмов обыкновенных карбонатных. Уровень биологической активности чернозёмов обыкновенных, сформировавшихся в условиях теплого континентального климата под степной и лугово-степной травянистой растительностью, обуславливают большие запасы гумуса, обилие почвенной биоты, интенсивность внутрпочвенных биохимических процессов. С применением профильно-генетического метода (Казеев и др., 2004) изучена динамика биохимических свойств на примере разреза чернозёма обыкновенного карбонатного среднемошного (А+АВ = 80 см), заложённого под разнотравно-злаковым сообществом в окрестностях с. Верхний Акбаш (43°49'165" с.ш., 44°30'647" в.д., 318 м н.у.м.). Наиболее типичные морфогенетические черты – бурное вскипание с поверхности, скопления карбонатов (псевдомицелий) на глубине около 50 см, увеличение щелочности почвы вниз по профилю (табл. 1).

Таблица 1

Профильная динамика биохимических свойств чернозёма обыкновенного карбонатного степной зоны Кабардино-Балкарии (окрестности с. В. Акбаш, терский вариант поясности)

Горизонт (глубина, см)	pH _(н.о.)	Гумус, %	Инвертаза, мг глюкозы / 1 г / 24ч.	Фосфатаза, мг P ₂ O ₅ / 100 г / 1 ч	Уреаза, мг NH ₃ / 10 г / 24 ч	Каталаза, мл O ₂ / 1 г / 1 мин	Дегидрогеназа, мг ТФФ / 10 г / 24 ч
Ад 0–6	7.76	5.6	17.6	18.1	57.3	7.9	4.6
А1 6–40	7.78	4.0	5.7	12.3	39.7	7.0	3.4
А2 40–60	7.85	3.1	1.1	11.0	32.8	5.6	2.3
АВ 60–80	7.97	2.4	1.9	9.8	12.0	4.7	1.5
В 180–100	8.04	1.7	1.1	6.0	5.2	3.5	1.4
Вса 100–120	8.09	1.4	1.4	4.1	4.8	3.6	1.0
ВС 120–150	8.23	1.0	0.7	0	2.0	3.0	0.7

Содержание гумуса в верхних горизонтах небольшое, вниз по профилю весьма равномерно снижается, составляя 1% даже в горизонте ВС. Поэтому запас гумуса в метровом слое почвы высокий – около 500 т/га. Профиль пропитан гумусовыми веществами вплоть до материнской породы, определяя биохимическую активность всей почвенной толщи, тесно коррелирующей с распределением содержания органического вещества ($r = 0.87 - 0.99$). Наиболее высокий уровень активности ферментов наблюдается в дерновом горизонте, где отмечены: высокая активность уреазы, средняя – инвертазы, фосфатазы и каталазы, слабая – дегидрогеназы. На глубине 40 – 60 см происходит резкое снижение только активности инвертазы (в 16.8 раз), возможно, связанное с истощением запасов легкогидролизуемых соединений в этом горизонте (Щербакова, 1983). В меньшей степени изменяется деятельность остальных изученных ферментов (в 1.4 – 2.0 раза), что свидетельствует о сохранении их функциональности в средней части профиля. Даже на глубине 150 см заметна каталитическая роль всех ферментов, кроме фосфатазы, а каталаза проявляет средний уровень активности.

Биологические свойства чернозёмов обыкновенных карбонатных в поверхностном слое. Исследования пространственного варьирования биологических свойств чернозёмов обыкновенных проведены в слое 0 – 20 см, проявляющем максимальную биохимическую активность (табл. 2).

Таблица 2

Показатели физико-химических и биологических свойств
чернозёмов обыкновенных карбонатных естественных степных биогеоценозов
Кабардино-Балкарии (в пределах терского варианта пояности)

Показатели в слое 0 – 20 см	$M \pm m$	$C_v, \%$
pH _(H₂O)	7.94±0.06	2.8
Гумус, %	6.2±0.3	18.1
Плотность, г / см ³	1.1±0.06	8.8
СО ₂ , мг / 100 г / 24 ч	88.4±7.7	15.1
Инвертаза, мг глюкозы / 1 г / 24 ч	17.7±1.2	22.7
Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ / 100 г / 1 ч	24.7±2.5	33.4
Уреаза, мг NH ₃ / 10 г / 24 ч	62.7±4.1	20.9
Каталаза, мл О ₂ / 1 г / 1 мин	8.5±0.5	21.4
Дегидрогеназа, мг ТФФ / 10 г / 24 ч	5.8±0.4	20.5

Примечание. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, C_v – коэффициент варьирования.

Средние величины содержания гумуса (пределы варьирования 4.8 – 8.7%) в поверхностном слое характеризуют чернозёмы обыкновенные как среднегумусные, а запасы гумуса (105 – 190 т/га) в слое 0 – 20 см можно оценить в основном как высокие (Вальков и др., 2004). Следует отметить, что наиболее гумусированные чернозёмы (содержание гумуса более 6.0%) расположены на повышенных склонах хребтов Терский и Арик – в большинстве почвенных образцов содержание гумуса в слое 0 – 20 см составляет более 6%, а запасы гумуса превышают 150 т/га.

Величины pH почвенного раствора в поверхностном слое почвы указывают на нейтральную и слабощелочную реакцию (7.5 – 8.18). Наблюдаемые кислотно-щелочные условия благоприятны для проявления активности исследуемых ферментов, за исключением инвертазы, оптимальное действие которой может осуществляться в кислом диапазоне pH 4.5 – 5.0 (Галстян, 1974).

«Дыхание» является важнейшей функцией почвы, в основе которой лежит деятельность гетеротрофных микроорганизмов, участвующих в процессах минерализации органического вещества (Ананьева, 2003). Интенсивность эмиссии СО₂ в исследуемых чернозёмах обыкновенных карбонатных можно охарактеризовать как слабую, тесно коррелирующую с содержанием гумуса ($r = 0.74$), что согласуется и с литературными данными (Казеев и др., 2004).

Оценка активности ферментов класса гидролаз, проведённая согласно применяемой шкалы (Гапонюк, Малахов, 1985), указывает на высокую активность уреазы и среднюю – фосфатазы и инвертазы, что характеризует их потенциальную способность к осуществлению важнейших биохимических процессов азотного, фосфорного и углеводного обмена. Пределы варьирования соответствующих показателей составляют 43.1 – 82.0 мг NH₃, 10.3 – 35.8 мг Р₂О₅, 11.7 – 23.7 мг глюкозы.

Как отмечалось выше, слабощелочные условия чернозёмов обыкновенных являются оптимальными для действия уреазы и фосфатазы, но не способствуют проявлению высокой инвертазной активности. Возможно, подавляющее действие на активность инвертазы оказывает карбонатность, а также адсорбция фермента минералами монтмориллонитовой группы, согласно литературным данным, весьма значительная в чернозёмах обыкновенных (Галстян, 1974; Хазиев, 1982).

Каталаза и дегидрогеназа относятся к ферментам, участвующим в окислительно-восстановительных процессах минерализации органических веществ. Наблюдаемый средний и высокий уровень каталазной активности (пределы колебания 5.5 – 11.1 мл O₂) в значительной степени определяется повышенной карбонатностью исследуемых чернозёмов. Слабая каталитическая активность дегидрогеназы (пределы варьирования 4.5 – 8.4 мг ТФФ) тесно коррелирует с низкими показателями почвенного микробного «дыхания» ($r = 0.71$). По литературным данным (Галстян, 1974; Хазиев, 1982), активность данного фермента определяется метаболической активностью почвенной микрофлоры, количеством микроорганизмов и гумусовых веществ, поддающихся разложению микробами.

Следует отметить, что в наиболее гумусированных чернозёмах обыкновенных на склонах хребтов Терский и Арик зарегистрированы максимальные для степных почв показатели активности ферментов: инвертазы – 43.7 мг глюкозы, уреазы – 124.0 мг NH₃, фосфатазы – 59.8 мг P₂O₅, каталазы – 14.2 мл O₂, дегидрогеназы – 8.4 мг ТФФ. Причем по средним величинам уреазной и каталазной активности исследованные чернозёмы обыкновенные карбонатные превосходят генетически близкие подтипы чернозёмов – выщелоченные, типичные и южные (Хежева и др., 2010; Улигова и др., 2011; Горобцова и др., 2015).

Изученные биохимические показатели характеризуются средней степенью пространственной изменчивости (Дмитриев, 1995), сравнимой с вариабельностью содержания гумуса (18.1%) – стабильным признаком, используемым при диагностике чернозёмов (см. табл. 2). Наибольшей пространственной изменчивостью характеризуется активность фосфатазы, наименьшей – величины рН почвенного раствора, что отмечается и другими авторами (Хазиев, 1982; Вальков и др., 2004). Статистическая оценка варьирования биохимических свойств позволяет рассматривать полученные данные как типичные для чернозёмов обыкновенных естественных биогеоценозов.

Влияние растительного покрова на свойства почвы рассматривалось различными авторами (Добровольский, Никитин, 1990; Карпачевский, 2005; Роль почвы..., 2011). Показано, что растения в сообществах избирательно влияют друг на друга через выделения корневой системы и в зависимости от видового состава могут в значительной степени изменять интенсивность и направленность различных процессов, определяя тем самым неоднородность почвенных свойств.

Растительный покров естественных биогеоценозов в ареале чернозёмов обыкновенных карбонатных представлен злаковыми, злаково-разнотравными, разнотравно-злаковыми, бобово-разнотравно-злаковыми, злаково-бобово-разнотравными фитоценозами, насчитывающими более 60 видов с доминированием видов раз-

нотравья. Наиболее часто встречающиеся виды растений, их принадлежность к экологическим и ценотическим группам приведены в табл. 3.

Таблица 3

Список часто встречающихся видов растений и их экологическая характеристика в естественных фитоценозах ареала чернозёмов обыкновенных карбонатных Кабардино-Балкарии (в пределах терского варианта поясности)

Виды растений	Экологическая группа	Ценотическая группа	Виды растений	Экологическая группа	Ценотическая группа
Сем. Роасеae (мятликовые)			Виды разнотравья		
<i>Aegilops cylindrica</i>	К	С; Р	<i>Achillea millefolium</i>	МК	Л-С
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	К	С	<i>Achillea setacea</i>	К	С
<i>Bromus arvensis</i>	К	С; Р	<i>Agrimonia eupatoria</i>	КМ	Л-С
<i>Bromus japonicus</i>	К	С; Р	<i>Centaurea diffusa</i>	К	Р
<i>Bromus mollis</i>	КМ	Л-С	<i>Convolvulus arvensis</i>	МК	Р
<i>Cynodon dactylon</i>	МК	С	<i>Galium ruthenicum</i>	МК	С
<i>Hordeum leporinum</i>	КМ	Р	<i>Hypericum perforatum</i>	КМ	Л
<i>Phleum phleoides</i>	МК	С	<i>Inula aspera</i>	К	С
<i>Poa angustifolia</i>	МК	С	<i>Linum austriacum</i>	К	С
Сем. Fabaceae (бобовые)			<i>Origanum vulgare</i>	М	Л; Л-С
<i>Lotus corniculatus</i>	КМ	Л-С	<i>Phalacrolooma annuum</i>	КМ	Р
<i>Medicago falcata</i>	КМ	Л-С	<i>Plantago lanceolata</i>	КМ	С; Р
<i>Medicago lupulina</i>	МК	Р	<i>Salvia tesquicola</i>	К	С
<i>Thymus marschallianus</i>	МК	С	<i>Salvia verticillata</i>	МК	Л-С
<i>Trifolium arvense</i>	МК	С	<i>Sisymbrium loeselii</i>	М	Р
<i>Trifolium campestre</i>	К	С	<i>Thalictrum minus</i>	КМ	Л-С
<i>Vicia angustifolia</i>	КМ	Л-С	<i>Torilis arvensis</i>	КМ	Р
<i>Vicia tenuifolia</i>	КМ	Л-С	<i>Xeranthemum cylindricum</i>	К	С

Примечание. Экологические группы: К – ксерофиты, МК – мезоксерофиты, КМ – ксеромезофиты, М – мезофиты. Ценотические группы: С – степная, Л – луговая, Л-С – лугово-степная; Р – рудеральная.

Сходство по видовому составу между фитоценозами либо отсутствует, либо незначительное – в большинстве случаев коэффициенты Жаккара не превышают 10%, что характеризует высокое видовое разнообразие растительности, сформированной на данном подтипе чернозёмов. Преимущественное распространение получили степные фитоценозы: 46% всех видов являются степными, лугово-степными – 26%, луговыми – 16%. При этом ксерофиты (24%) и ксеромезофиты (30%) преобладают над мезофитами (18%) и мезоксерофитами (20%).

Следует отметить, что на отрогах хребтов Арик и Терский нередки бородачево-свинойные (общее проективное покрытие травостоя составляет 95%), свинойно-бородачевые (100%) и пырейные (95%) сообщества с единичными включениями лугово-степных и рудеральных видов. К редким степным видам относятся

жабник полевой (*Filago arvensis*), ковыль-волосатик (*Stipa capillata*), пырей ковылелистный (*Elytrigia stipifolia*) и др.

В составе исследованных фитоценозов отмечены рудеральные виды, их доля в некоторых сообществах достигает 14%. К единичным видам относятся донник лекарственный (*Melilotus officinalis*), гулявник высокий (*Sisymbrium altissimum*), бузина травяная (*Sambucus ebulus*), ясенник простертый (*Asperula humifusa*).

Сопоставление полученных данных по видовому составу фитоценозов и ферментативной активности почвы позволило отметить, что разнообразие растительных сообществ не отражается на уровне активности ферментов в верхнем слое исследуемых чернозёмов. Например, при сравнении показателей ферментативной активности чернозёмной почвы под фитоценозами с разными доминирующими видами – *Bothriochloa ischaemum*, *Cynodon dactylon* и *Elytrigia repens* – выявлены в целом близкие показатели активности ферментов.

Известно, что ризосферы бобовых растений отличаются от злаков более высокой ферментативной активностью (Хазиев, 1982). Однако для чернозёма обыкновенного под злаково-бобово-разнотравным фитоценозом (гумус 5.02%) не отмечено заметного влияния бобовых (*Trifolium campestre*, *Medicago falcata*, *Vicia angustifolia*, *Coronilla varia*, *Melilotus officinalis*, *Lotus corniculatus*) на уровень активности ферментов. Очевидно, равномерному распределению биохимических свойств способствует отмеченное взаимное влияние различных видов растений через корневую систему, оказывающее гомогенизирующий эффект на свойства почвы (Онипченко, 2011).

Дождевые черви, обилие и видовой состав которых оказывают наибольшее влияние на формирование почвенного плодородия, являются одним из приоритетных индикаторов, используемых при мониторинге биологического состояния почв (Перель, 1979; Криволуцкий, 1994; Стриганова, 1999).

В комплексе почвенной мезофауны чернозёмов обыкновенных карбонатных люмбрициды являются доминирующей по биомассе группой. Средние общие показатели обилия дождевых червей – биомасса 4.8 г / м², численность 18.2 экз. / м², что составляет 32.4% от общей численности почвенной мезофауны. Зарегистрированы 4 вида дождевых червей – восточноевропейский вид кавказского происхождения *Dendrobaena tellermanica* Perel, крымско-кавказские субэндемики *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis* (Wyss.) и *Dendrobaena schmidtii* (Mich.) и космополит *Aporrectodea rosea* (Sav.). Преобладают собственно почвенные виды – *Dendrobaena tellermanica* (средняя численность до 10±2.2 экз. / м²) и *A. rosea* (5.4±0.9 экз. / м²). Норник *D. mariupolienis mariupolienis* и слабо пигментированная собственно почвенная форма *D. schmidtii* отмечены спорадически. На наиболее засушливых участках степи найден один вид – *D. tellermanica* средней численностью 3 – 6 экз. / м². Все виды, за исключением *D. schmidtii*, обладают необходимым комплексом морфо-физиологических адаптаций, позволяющих переживать неблагоприятные сезонные условия степной зоны (Перель, 1979). В июле глубина локализации *D. tellermanica* и *A. rosea* – 15 – 25 см, *D. mariupolienis mariupolienis* – более 35 см, у первых двух видов отмечено большое число диапазирующих особей. *D. schmidtii* тяготеет к различного рода западинам, балкам, кустарниковой растительности. В

пределах Центрального Кавказа этот вид, вероятно, к диапаузе не переходит – за период наблюдений не отмечено ни одной диапазирующей особи *D. schmidtii*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований впервые дана эколого-биологическая характеристика компонентов естественных степных биогеоценозов Кабардино-Балкарии (в пределах терского варианта поясности), в основу которой положен комплексный подход с применением биохимических, геоботанических и зоологических методов. Получены данные по основным показателям биологической активности чернозёмов обыкновенных карбонатных, их пространственному и профилному распределению, а также видовому составу растительных сообществ, обилию и видовому разнообразию популяций обитающих в почве дождевых червей.

Средняя гумусированность при значительной мощности гумусовых горизонтов исследованных чернозёмов и запасы гумуса, оцениваемые в основном как высокие, обуславливают наблюдаемый уровень биологической активности. Характерной чертой чернозёмов является постепенное снижение биологической активности вниз по профилю, коррелирующее с плавным уменьшением содержания гумуса, и сохранение каталитической роли практически всех ферментов вплоть до материнской породы. Установленный средний уровень пространственного варьирования изученных биохимических показателей позволяет рассматривать полученные данные как типичные для чернозёмов обыкновенных естественных биогеоценозов.

Растительный покров, сформированный на данном подтипе чернозёмов, характеризуется высоким видовым разнообразием, в котором доминируют степные сообщества (46%), а доля лугово-степной и луговой растительности значительно меньше (23 – 26%). Ксерофиты и ксеромезофиты преобладают над мезофитами и мезоксерофитами. В растительных сообществах отмечены рудеральные виды, их доля в составе фитоценозов в среднем составляет 14%. Фауна дождевых червей чернозёмов обыкновенных имеет «кавказский» облик и представлена видами, хорошо приспособленными к переживанию неблагоприятных гидротермических условий.

Выявленные биологические свойства чернозёмов обыкновенных карбонатных, структура растительного покрова и населяющих их локальных фаун беспозвоночных отражают современное эколого-биологическое состояние, а также историю формирования естественных биогеоценозов степной зоны Кабардино-Балкарии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н. Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М. : Наука, 2003. 223 с.

Ариунушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во МГУ, 1970. 487 с.

Ашабоков Б. А., Бисчиков Р. М., Жеруков Б. Х., Калов Х. М. Анализ и прогноз климатических изменений режима осадков и температуры воздуха в различных климатических зонах Северного Кавказа. Нальчик : Росгидрометиздат, 2008. 182 с.

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

- Вальков В. Ф., Елисеева Н. В., Имгрут И. И., Казеев К. Ш., Колесников С. И.* Справочник по оценке почв. Майкоп : ГУРИПП «Адыгея», 2004. 236 с.
- Вальков В. Ф., Колесников С. И., Казеев К. Ш.* Почвы Юга России : классификация и диагностика. Ростов-н/Д : Изд-во Сев.-Кавказ. науч. центра высш. шк., 2002. 168 с.
- Галстян А. Ш.* Ферментативная активность почв Армении. Ереван : Айастан, 1974. 275 с.
- Гапонюк Э. И., Малахов С. В.* Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах : тр. 4-го Всесоюз. совещ. Л. : Гидрометеиздат, 1985. С. 3 – 10.
- Гиляров М. С.* Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М. : Наука, 1975. С. 12 – 29.
- Горобцова О. Н., Хежева Ф. В., Улигова Т. С., Темботов Р. Х.* Эколого-географические закономерности изменения биологической активности автоморфных почв равнинных и предгорных территорий Северного макросклона Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) // Почвоведение. 2015. № 3. С. 347 – 359.
- Дмитриев Е. А.* Математическая статистика в почвоведении. М. : Изд-во МГУ, 1995. 319 с.
- Добровольский В. В.* Практикум по географии почв. М. : Владос, 2001. 143 с.
- Добровольский Г. В., Никитин Е. Д.* Функции почв в биосфере и экосистемах (Экологическое значение почв). М. : Наука, 1990. 261 с.
- Казеев К. Ш., Колесников С. И., Вальков В. Ф.* Биологическая диагностика и индикация почв : методология и методы исследований. Ростов-н/Д : Изд-во Рост. ун-та, 2003. 204 с.
- Казеев К. Ш., Колесников С. И., Вальков В. Ф.* Биология почв Юга России. Ростов-н/Д : Изд-во «ЦВВР», 2004. 350 с.
- Карпачевский Л. О.* Экологическое почвоведение. М. : ГЕОС, 2005. 334 с.
- Керефов К. Н., Фиатишев Б. Х.* Почвы степной зоны Кабардино-Балкарской АССР. Нальчик : Кабардино-Балкарское кн. изд-во, 1966. 100 с.
- Криволуцкий Д. А.* Почвенная фауна в экологическом мониторинге. М. : Наука, 1994. 270 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. : Наука, 1989. 223 с.
- Онипченко В. Г.* Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / отв. ред. Г. В. Добровольский, И. Ю. Чернов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 86 – 155.
- Перель Т. С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М. : Наука, 1979. 275 с.
- Почвы Кабардино-Балкарской АССР и рекомендации по их использованию. Нальчик / Гос. проектный институт по землеустройству СевКавНИИгипрозем. Нальчик, 1984. 201 с.
- Рапопорт И. Б.* Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) как биоиндикаторы состояния естественных и нарушенных фитоценозов хребта Арик (Центральный Кавказ) // Устойчивое развитие : проблемы, концепции, модели : материалы междунар. симп., посвящ. 20-летию КБНЦ РАН. Нальчик : Изд-во Кабардино-Балкарского науч. центра РАН, 2013. Т. 2. С. 264 – 268.
- Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / отв. ред. Г. В. Добровольский, И. Ю. Чернов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. 273 с.
- Соколов В. Е., Темботов А. К.* Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные. М. : Наука, 1989. 547 с.
- Стриганова Б. Р.* Структура и функции сообществ почвообитающих животных // Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М. : Геос, 1999. С. 135 – 143.

Т. С. Улигова, О. Н. Горобцова, Н. Л. Цепкова и др.

Темботова Ф. А., Цепкова Н. Л. К проблеме сохранения степных экосистем на Центральном Кавказе // Экология. 2009. № 1. С. 70 – 72.

Улигова Т. С., Хежева Ф. В., Темботов Р. Х. Ферментативная активность в генетических горизонтах почв степной зоны терского варианта пояности Кабардино-Балкарии // Тр. Кубанского гос. аграрного ун-та, 2011. Вып. 6 (33). С. 72 – 76.

Фиатиев Б. Х., Трофименко К. И., Кумахов В. И., Куприченков М. Т., Петров Л. Н., Пицуга Н. С., Сикорский М. И. Черноземы Центрального и Восточного Предкавказья // Черноземы СССР (Предкавказье и Кавказ). М. : Агропромиздат, 1985. С. 54 – 146.

Хазиев Ф. Х. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М. : Наука, 1982. 203 с.

Хежева Ф. В., Улигова Т. С., Темботов Р. Х. Оценка ферментативной активности черноземов естественных биоценозов степной зоны и лесостепного пояса Центрального Кавказа // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2010. Т. 12, № 1 (4). С. 1075 – 1078.

Цепкова Н. Л. Разнообразие фитоценозов равнинной территории Кабардино-Балкарской Республики // Проблемы экологии горных территорий : сб. науч. тр. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 151 – 154.

Щербакова Т. А. Ферментативная активность почв и трансформация органического вещества (в естественных и искусственных фитоценозах). Минск : Наука и техника, 1983. 222 с.

УДК 631.46:579.873

**ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ
В РИЗОСФЕРЕ ТРАНСГЕННЫХ ПО ГЕНУ *Fe*-СОД 1 ЛИНИЙ ТОМАТА
(*SOLANUM LYCOPERSICUM* L., SOLANACEAE, SOLANALES)**

И. Г. Широких^{1,2}, Я. И. Назарова¹, С. Ю. Огородникова², Е. Н. Баранова³

¹ *Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства*

Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого

Россия, 610007, Киров, Ленина, 166 а

² *Институт биологии Коми НЦ УрО*

Россия, 610002, Киров, Красноармейская, 26

³ *Всероссийский научно-исследовательский институт*

сельскохозяйственной биотехнологии

Россия, 127550, Москва, Тимирязевская, 42

E-mail: irgenal@mail.ru

Поступила в редакцию 14.09.15 г.

Изменение структуры комплексов актиномицетов в ризосфере трансгенных по гену *Fe*-СОД 1 линий томата (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae, Solanales). – Широких И. Г., Назарова Я. И., Огородникова С. Ю., Баранова Е. Н. – В работе использовали трансформанты томата (*Solanum lycopersicum* L.) с геном *Fe*-супероксиддисмутазы (*Fe*-СОД 1) из *Arabidopsis thaliana* L., придающим устойчивость к повреждающему действию окислительного стресса. Томаты исходного сорта Белый налив и независимых трансгенных линий bn 6 и bn 4 выращивали в условиях искусственного климата. По результатам определения суммарной активности СОД и перекисного окисления липидов линия bn 6 отличалась от исходного генотипа и линии bn 4 большей сбалансированностью перекисного гомеостаза. Под влиянием встройки в геном гетерологичной последовательности в ризосфере растений-трансформантов линии bn 6 произошли перестройки в структуре комплексов актиномицетов, выразившиеся в изменении частоты встречаемости и долевого участия в комплексе представителей отдельных родов, секций и серий, а также видов-антагонистов, целлюлозолитиков и продуцентов ауксинов.

Ключевые слова: томат, растение-трансформант, *Fe*-содержащая супероксиддисмутазы (*Fe*-СОД 1), ризосфера, актиномицеты, структура комплекса, таксономический состав, функциональная активность.

Changes in the structure of the rhizosphere complexes of actinomycetes of transgenic tomato (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae, Solanales) with the gene *Fe*-SOD 1. – Shirokikh I. G., Nazarova Ya. I., Ogorodnikova S. Yu., and Baranova E. N. – Tomato transformants (*Solanum lycopersicum* L.) with the gene of *Fe*-superoxide dismutase (*Fe*-SOD 1) from *Arabidopsis thaliana* L. making the plant resistant to the damaging effect of oxidative stress were used in our work. The original-genotype tomato and independent transgenic lines bn 6 and bn 4 were grown in artificial climate. According to the results of determination of the total SOD activity and lipid peroxidation, line 6 bn differs from both the original genotype and line 4 bn by more balanced lipid homeostasis. Under the influence of gene insertions, realignment occurred in the rhizosphere of the line 6 bn plants, in the structure of their actinomycetes complexes. They were expressed as changes in the occurrence frequency and relative abundance of representatives of individual genera, sections and series in the complex, as well as antagonist species, cellulolytic and auxin producers.

Key words: tomato, transformant plant, Fe-containing superoxide dismutase (Fe-SOD 1), rhizosphere, actinomycetes, structure of complex, taxonomic composition, functional activity.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-341-351

ВВЕДЕНИЕ

Методы генетической инженерии находят все большее распространение в мировой практике растениеводства в связи с возрастающей потребностью человечества в продовольствии. Усиление собственных защитных свойств растений за счёт изменённой экспрессии защитных генов или же перенесение генов из одного растения в другое рассматривают сегодня как один из наиболее перспективных подходов к получению продуктивных и устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам сортов сельскохозяйственных культур (Бабаков, Харченко, 2012). Однако генно-инженерное вмешательство, наряду с формированием новых хозяйственно ценных свойств растений, может привести к нежелательным экологическим последствиям. Для исключения возможности причинения экологического ущерба почве необходима оценка экологических рисков возможного воздействия генетически модифицированных растений на почвенные микроорганизмы, поскольку именно они являются чувкими биоиндикаторами, резко реагирующими на изменения в среде.

Результаты работ по детекции изменений в микробных сообществах, выделенных из почв, на которых выращивали трансгенные растения, довольно противоречивы и свидетельствуют как об отсутствии видимого эффекта (Oliveira et al., 2008; Kapur et al., 2010; Chaudhry et al., 2012), так и о его наличии (Icoz et al., 2008; Aira et al., 2010; Lee et al., 2011). Авторы отмечают сильное варьирование наблюдаемых эффектов в зависимости от конкретного вида и экологических условий выращивания растений, а также от техники трансформации и встраиваемой генетической конструкции.

Поскольку первые промышленные сорта трансгенных культур содержали гены устойчивости к гербициду Раундапу (*RR*-растения) и насекомым-вредителям (*Bt*-защищенные растения), именно они являлись объектом оценки последствий выращивания трансгенных растений для почвенной микробиоты. В дальнейшем спектр целевых генов, применяемых в селекционных программах, значительно расширился, в том числе за счет развития генной инженерии антиоксидантов, ориентированной на создание устойчивых к стрессам форм путем введения гетерологичных генов, связанных с ответом на окислительный стресс. Генетически модифицированные культуры с суперэкспрессией гена супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) – одного из ключевых компонентов системы защиты клеток и тканей от окислительной деструкции – проявляли повышенную в сравнении с обычными растениями устойчивость к воздействию ряда абиотических стрессовых факторов (Серенко и др., 2009; Cartes et al., 2012; Vhoomika et al., 2013). Однако характер воздействия, которое могут оказывать растения с усиленной антиоксидантной защитой на почвенную микробную систему, и прежде всего на ее ризосферный комплекс, остается неизвестным.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

Цель настоящей работы – изучить влияние растений-трансформантов по гену *Fe*-СОД 1 на таксономическую и функциональную структуру комплекса актиномицетов в прикорневой зоне томата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали томат (*Solanum lycopersicum* L.) сорта Белый налив и полученные во ВНИИСХБ (г. Москва) путем агробактериальной трансформации независимые трансгенные линии bn 4 и bn 6 с геном, кодирующим цитоплазматическую *Fe*-содержащую супероксиддисмутазу (*Fe*-СОД1) из *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

Клональное микроразмножение пробирочных растений исходного сорта и полученных на его основе линий, трансгенность которых была доказана методом полимеразной цепной реакции (Серенко и др., 2009), проводили на среде Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962). После формирования у пробирочных растений развитой корневой системы их высаживали в вегетационные сосуды с почвой и выращивали в условиях искусственного климата при освещенности 4000 кЛк, фотопериоде 16 ч, температуре 25/18°C день/ночь. Каждая из сравниваемых линий, включая исходный генотип, была представлена двумя выращенными в почве клонами.

Для проверки функциональной активности встроенного гена в средних пробах листьев определяли суммарную активность СОД методом, основанном на способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление п-нитротетразолиевого синего (NBT) (Beauchamp, Fridovich, 1971), и интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) по содержанию малонового диальдегида (МДА) в реакции с тиобарбитуровой кислотой (Лукацкий, 2002). Отбор проб для анализа проводили в сроки, когда у растений были сформированы: 1) пять настоящих листьев, 2) первая цветочная кисть, 3) в период образования завязи. Временные промежутки между отбором проб составляли две недели.

В качестве модельной группы почвенных микроорганизмов в ризосфере томата были выбраны мицелиальные бактерии – актиномицеты, ввиду их важной роли в метаболических взаимодействиях с растением и более простой в сравнении с другими группами прокариот видовой идентификацией. Актиномицеты учитывали и выделяли из прикорневой зоны растений, используя метод посева из разведений гомогенатов корней на среду с пропионатом натрия (для описания родовой структуры) и казеин-глицериновый агар (для описания видовой структуры комплекса). Дифференцированно учитывали колонии актиномицетов по морфологическим типам. Доминирующие на чашках колонии выделяли в чистую культуру (не менее 15 изолятов с каждого растения) для исследования их таксономической принадлежности, которое проводили в соответствии с определителями (Гаузе и др., 1983; Определитель бактерий Берджи..., 1997). Дополнительно изучали антагонистические (Егоров, 1979) и целлюлозолитические (Teather, Wood, 1982) свойства изолятов. Как важное условие ассоциативного взаимодействия с растениями определяли с использованием реактива Сальковского способность выделенных штаммов продуцировать ауксины (Libbert, Risch, 1969). Культуры выращивали в течение 72 ч в

жидкой среде Чапека с добавлением 200 мкг/мл триптофана в качестве предшественника для синтеза индолил-3-уксусной кислоты (ИУК).

Характеризуя структуру комплексов актиномицетов, ассоциированных с корнями различных линий томата, использовали индекс обилия (долевое участие таксона в комплексе, %), показатели частоты встречаемости стрептомицетов с антагонистической, целлюлозолитической активностью и способных к синтезу ауксинов.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами (Лакин, 1990) с использованием пакета программ EXCEL и STATGRAFICS.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проверка функциональной активности встроенного гена *Fe-SOD 1* у растений томата показала, что суммарная активность СОД у линии bn 6 в начальный период наблюдений (пять настоящих листьев) и у линии bn 4 при появлении первой цветочной кисти достоверно превышали аналогичный показатель исходного сорта Белый налив (рис. 1). При этом величина накопления в листьях МДА, отражающая интенсивность перекисного окисления липидов, в начальный период развития растений в листьях растений исходного сорта была существенно выше, чем у растений, получивших гетерологичный ген *Fe-SOD 1*. Более низкий в сравнении с исходным сортом уровень окислительной деструкции у линии bn 6 сохранялся в течение всего периода наблюдений, а у линии bn 4 – только в начальный период онтогенеза растений, что, очевидно, связано с неустойчивой экспрессией встроенного гена. Нестабильное функционирование встроенного гена может быть обусловлено разнообразными причинами. Например, неудачное место встраивания транслоцируемого участка ДНК, недостаточное число и целостность идентичных копий гена, запуск РНК-сайленсинга, эпигенетические эффекты могут послужить причиной неудачи генно-инженерного вмешательства (Лутова, 2010), а кроме того, вызвать плейотропные эффекты, благодаря которым могут произойти изменения в корневой экскреции трансгенных растений.

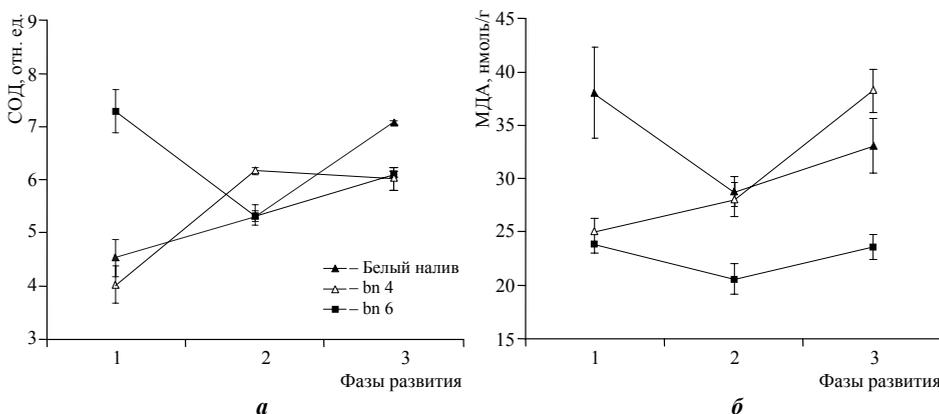


Рис. 1. Динамика общей активности СОД (а) и перекисного окисления липидов (б) в листьях различных генотипов томата по фазам развития: 1 – пятый настоящий лист, 2 – первая цветочная кисть, 3 – образование завязи

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

Известно, что состав корневых экссудатов растений генетически детерминирован, а соотношение индивидуальных компонентов (сахаров и органических кислот) является мощным фактором воздействия на почвенные микроорганизмы, колонизацию корней бактериями и проявление ими функциональных свойств (Кравченко и др., 1993; Gransee, Wittenmayer, 2000; Rengel, 2002). Трансгенное растение может обеспечивать селективное преимущество микроорганизмам, способным утилизировать продукты, синтез которых вызван трансформацией (Devos et al., 2005). В литературе имеются экспериментальные доказательства того, что структура микробных сообществ ризосферы может изменяться в зависимости от состава корневых экзометаболитов (Folman et al., 2001; Broeckling et al., 2008). Перестройки в таксономической и функциональной структуре ризосферных комплексов трансгенных растений могут оказаться безразличными для устойчивости почвенной микробной системы в целом.

Актиномицеты – неотъемлемый компонент почвенного и ризосферного микробного сообщества, выполняют ряд важных экологических функций, благодаря чему выдвинуты сегодня на роль ключевого звена в поддержании микроорганизмами почвенного гомеостаза (Tarkka, Hampp, 2008). Сравнительное изучение структуры комплексов актиномицетов в ризосфере томата выявило у трансформированных по гену *Fe-СОД* 1 линий ряд отличий от исходного сорта. Так, ризосферный комплекс линии bn 6 отличался более низкими значениями абсолютной (266 тыс. КОЕ/г) и относительной (2.8%) численности, но более высоким родовым и видовым разнообразием мицелиальных прокариот (табл. 1). Индекс Шеннона, рассчитанный для линии bn 6 ($H = 0.822$) более чем в 2 раза превысил аналогичный показатель в ризосфере исходного сорта ($H = 0.367$). В составе ризосферного комплекса сорта Белый налив были обнаружены в определенном соотношении представители родов *Streptomyces* (94%), *Micromonospora* (1.2%) и олигоспоровые формы (4.8%) актиномицетов. Долевое соотношение представителей этих родов в ризосфере томатов линии bn 6 существенно изменилось в сторону большей представленности олигоспоровых (7.1%) и микромоноспоровых (5.8%) видов, характеризующихся высокой избирательностью в отношении трофических субстратов, при сокращении долевого участия в комплексе стрептомицетов (84%), традиционно считающихся видами-убиквидами. Актиномицетный комплекс линии bn 6 включал в качестве минорного компонента представителей рода *Streptosporangium* (2.9%), не выявленных в ризосфере исходного сорта.

Таблица 1

Численность и структура комплексов актиномицетов в ризосфере томата в зависимости от генотипа растения

Показатель	Генотип растения		
	Белый налив	bn 6	bn 4
I	2	3	4
Общая численность прокариот, вырастающих на КГА, тыс. КОЕ/г	434	266	372
Доля актиномицетов в прокариотном комплексе, %	3.7	2.8	3.7
Количество секций и серий рода <i>Streptomyces</i>	8	9	9
Количество родов, выделяемых на среде с пропионатом натрия	3	4	3
Индекс Шеннона (H)	0.367	0.822	0.434

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Относительное обилие в комплексе представителей родов, %			
<i>Streptomyces</i>	94	84	91
<i>Micromonospora</i>	1.2	5.8	4.9
олигоспоровые формы	4.8	7.1	4.3
<i>Streptosporangium</i>	0	2.9	0

Исходный сорт и линия томата bn 6 существенно различались между собой по видовой структуре стрептомицетного комплекса. В ризосфере сорта Белый налив по частоте встречаемости ($\geq 80\%$) доминировали виды 6 секций и серий, тогда как на корнях трансгенной линии число доминирующих секций и серий сократилось до 4 (рис. 2). В стрептомицетном комплексе линии bn 6 были ниже по сравнению с исходным сортом показатели частоты встречаемости и долевого участия тривиальных для почвы видов

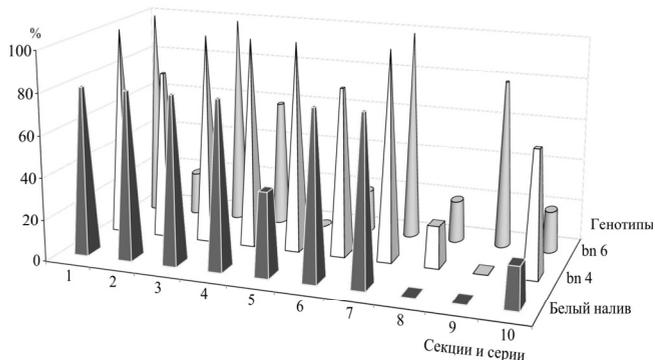


Рис. 2. Частота встречаемости в ризосфере различных генотипов томата видов из секций и серий: 1 – Albus Albus, 2 – Albus Albocoloratus, 3 – Cinereus Achromogenes, 4 – Cinereus Chromogenes, 5 – Cinereus Aureus, 6 – Cinereus Violaceus, 7 – Helvolo-Flavus, 8 – Azureus, 9 – Roseus, 10 – Imperfectus

альных для почвы видов из серий Cinereus Chromogenes, Cinereus Violaceus и Albus Albocoloratus, исчезли виды Cinereus Aureus, но появились не отмеченные в ризосфере исходного сорта виды из секций Azureus и Roseus (рис. 3). Комплекс актиномицетов в ризосфере трансгенной линии bn 4 отличался от комплекса исходного сорта в меньшей степени, чем комплекс линии bn 6. Менее выраженными были изменения в численности и разнообразии актиномицетов, относительном обилии выделяемых родов (см. табл. 1). Однако общие тенденции, заключающиеся в более низкой заселенности актиномицетами ризосферы трансформанта при увеличении их разнообразия, прослеживались и в этом случае. Спектр доминирующих секций и серий в ризосфере линии bn 4 расширился с 6 до 7 за счет видов из серии Cinereus Aureus (см. рис. 2), при этом доленое участие в комплексе видов серии Cinereus Chromogenes сократилось вдвое (см. рис. 3). Других значительных изменений по сравнению с комплексом стрептомицетов исходного сорта в ризосфере линии bn 4 не выявлено.

Наряду с таксономическими различиями в структуре актиномицетных комплексов, колонизирующих корни трансгенных линий томата и исходного сорта, были выявлены различия функциональные.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

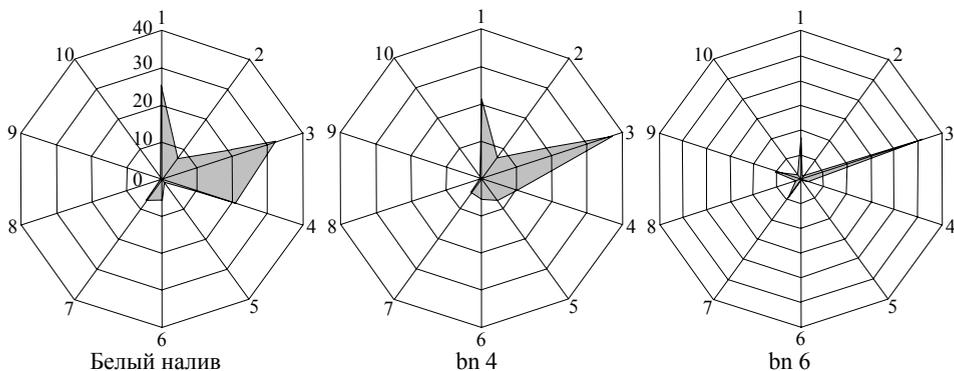


Рис. 3. Долевое участие (%) в ризосферных комплексах различных генотипов томата видов из секций и серий: 1 – Albus Albus, 2 – Albus Albocoloratus, 3 – Cinereus Achromogenes, 4 – Cinereus Chromogenes, 5 – Cinereus Aureus, 6 – Cinereus Violaceus, 7 – Helvolo-Flavus, 8 – Azureus, 9 – Roseus, 10 – Imperfectus

Экологические функции актиномицетов в почве связаны с разложением растительных полимеров, значительная доля которых представлена целлюлозой. Целлюлозолитическую активность природных изолятов определяли на среде с добавлением карбоксиметилцеллюлозы в качестве единственного источника углерода. Все исследуемые штаммы были разделены в зависимости от величины зоны разрушения полимера на группы со слабой (тест-зона не более 20 мм), умеренной (тест-зона изменяется от 21 до 30 мм) и сильной (тест-зона не менее 31 мм) целлюлозолитической активностью. По долевого участию представителей каждой группы в ризосфере линии трансформантов отличались от исходного сорта (рис. 4).

Если в ризосфере томата Белый налив преобладали стрептомицеты с целлюлозолитической активностью от умеренной (50%) до сильной (44%), то в ризосферном комплексе линии bn 6 наряду с активными целлюлозолитиками (47%) значительную долю составили стрептомицеты со слабой активностью разложения целлюлозы (32%). Ризосферный комплекс линии bn 4 отличался от исходного сорта, напротив, более высокой представленностью стрептомицетов с высокой (61%) целлюлозолитической активностью.

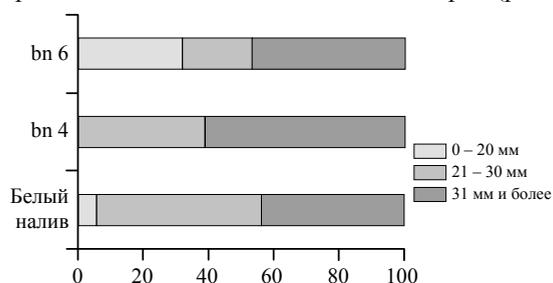


Рис. 4. Долевое участие (%) в ризосферных комплексах томата стрептомицетов с разной целлюлозолитической активностью (пояснения в тексте)

Особенностью вторичного метаболизма многих видов стрептомицетов является продукция антибиотиков, благодаря чему они выступают в роли регуляторов микробных сообществ, ограничивая на корнях растений численность фитопатоген-

нов. Как было показано ранее, ризосфера сельскохозяйственных растений представляет собой локус, откуда антагонистически активные виды мицелиальных прокариот выделяются в большом числе и разнообразии (Широких и др., 2007). В ризосферном комплексе томата Белый налив были обнаружены штаммы стрептомицетов, подавляющие в той или иной степени рост четырех тест-культур грибов и трех тест-культур бактерий (рис. 5). В ризосфере линии томата bn 6 спектр антагонистов расширился за счет появления стрептомицетов, активных против гриба *Alternaria* sp., увеличения частоты встречаемости антагонистов грибов *Fusarium culmorum* и *F. avenaceum* и представителей грам-

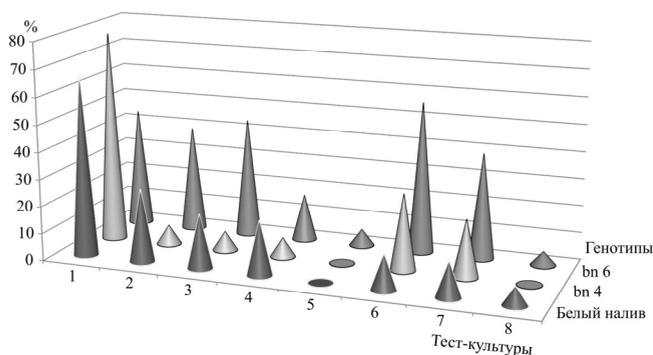


Рис. 5. Частота встречаемости (%) в ризосфере различных генотипов томата стрептомицетов, ингибирующих рост тест-культур грибов: 1 – *Trichoderma* sp., 2 – *Fusarium culmorum*, 3 – *F. avenaceum*, 4 – *F. oxysporum*, 5 – *Alternaria* sp. и бактерий: 6 – *Arthrobacter simplex*, 7 – *Erwinia herbicola*, 8 – *E. rhapontici*

бирующих рост фитопатогенных грибов рода *Fusarium* и отсутствие антагонистов бактерии *E. rhapontici*.

Важным условием ассоциативного взаимодействия стрептомицетов с растениями является синтез соединений с фиторегуляторной активностью, в частности ауксинов, которые влияют на фотосинтез, образование пигментов, биосинтез различных метаболитов и устойчивость растений к стрессовым факторам среды. Определение способности изолятов из ризосферы томата различных генотипов продуцировать ауксины позволило выявить следующее. Накопление ИУК в культуральной жидкости за 72 ч роста стрептомицетов на среде с 200 мкг/мл триптофана изменялось от 11.7 до 22.5 мкг/мл в зависимости от штамма. В среднем для выборки одинакового объема показана достоверно более высокая продуктивность штаммов из ризосферы линии bn 6, чем из ризосферы исходного сорта и линии bn 4 (табл. 2). Штаммы, способные продуцировать ИУК в концентрации 20 мкг/мл и выше, встречались только среди стрептомицетов, ассоциированных с корнями линии bn 6.

Полученные результаты показывают, что генно-инженерное усиление антиоксидантной защиты томата может приводить к изменению сообществ микроорганизмов, ассоциированных с корнями растений-трансформантов. На уровне мицелиальных прокариот в ризосферных комплексах томатов независимых линий bn 4

грам-положительных (*Arthrobacter simplex*) и грам-отрицательных (*Erwinia herbicola*) бактерий. В ризосфере трансформанта bn 4 отмечены по сравнению с исходным сортом, наоборот, более низкая частота встречаемости культур, инги-

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

и bn 6, полученных в результате агробактериальной трансформации, произошли по сравнению с исходным сортом Белый налив изменения структуры, касающиеся как таксономического состава, так и функциональной активности их отдельных представителей. Существенные отличия от исходного генотипа в численности, разнообразии, родовой и видовой структуре актиномицетного комплекса выявлены в ризосфере линии bn 6, характеризующейся более стабильной экспрессией гетерологичного гена *Fe*-СОД 1, чем линия bn 4. Таксономическая структура ризосферного комплекса актиномицетов линии bn 4, напротив, имела по этим показателям значительное сходство с комплексом исходного сорта.

Таблица 2

Образование ауксинов культурами стрептомицетов
из ризосферы томата различных генотипов

Показатель	Генотип растения		
	Белый налив	bn-4	bn-6
Средняя продукция ИУК, мкг/мл	13.7±1.3	14.5±1.3	18.9±2.0
Пределы колебаний (<i>min</i> – <i>max</i> ИУК), мкг/мл	11.7–15.9	13.4–18.1	16.6–22.5
Доля активных продуцентов ИУК (≥ 20 мкг/мл·72 ч), %	Нет	Нет	38

Определение в ризосферных комплексах частоты встречаемости антагонистически активных стрептомицетов и долевого участия представителей с целлюлозолитической активностью и способностью продуцировать ауксины продемонстрировало различия в функциональной структуре комплексов актиномицетов, ассоциированных с корнями генотипически различных растений томата. Перестройки в функциональной структуре актиномицетных комплексов растений-трансформантов независимо от уровня функциональной активности и стабильности экспрессии встроенного гена вызывают особую озабоченность, поскольку их следствием могут стать нарушения таких процессов, как биодеструкция в почве растительных полимеров, биоконтроль фитопатогенов в ризосфере растений и фитогормональная регуляция их роста и продуктивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабак* А. В., *Харченко* П. Н. Стрессоустойчивость растений // Проблемы агробиотехнологии / под ред. П. Н. Харченко. М. : ВНИИСХБ, 2012. С. 23 – 48.
- Гаузе* Г. Ф., *Преображенская* Т. П., *Свешиникова* М. А., *Терехова* Л. П., *Максимова* Т. С. Определитель актиномицетов. Роды *Sreptomycetes*, *Streptoverticillium*, *Chainia*. М. : Наука, 1983. 248 с.
- Егоров* Н. С. Основы учения об антибиотиках. М. : Высш. шк., 1979. 485 с.
- Кравченко* Л. В., *Азарова* Т. С., *Достанко* О. Ю. Влияние корневых экзометаболитов пшеницы с различной плоидностью генома на рост *Azospirillum brasilence* // Микробиология. 1993. Т. 62, № 3. С. 524 – 529.
- Лакин* Г. Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лукацкий* А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск : Изд-во Морд. гос. ун-та, 2002. 208 с.

- Лутова Л. А.* Биотехнология высших растений. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2010. 238 с.
- Определитель бактерий Берджи : в 2 т./ ред. Дж. Хоулт, Н. Криг, П. Снит, Дж. Стейли, С. С. Уилльямс. М. : Мир, 1997. Т. 2. 800 с.
- Серенко Е. К., Овчинникова В. Н., Куренина Л. В., Баранова Е. Н., Гулевич А. А., Майсурян А. Н., Харченко П. Н.* Получение трансгенных растений томата с геном *Fe*-зависимой супероксиддисмутазы // Докл. РАСХН. 2009. № 4. С. 12 – 14.
- Широких И. Г., Широких А. А., Ашихмина Т. Я.* Изучение микробного потенциала агроценозов для повышения продуктивности и стрессоустойчивости растений методами биотехнологии // Научные доклады / Коми науч. центр УрО РАН. Сыктывкар, 2007. Вып. 490. 28 с.
- Aira M., Brandón M. G., Lazcano C., Baath E., Dominguez J.* Plant genotype strongly modifies the structure and growth of maize rhizosphere microbial communities // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. Vol. 42, iss. 12. P. 2276 – 2281.
- Beauchamp C., Fridovich J.* Superoxide Dismutase : Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels // *Analytical Biochemistry*. 1971. Vol. 44, № 1. P. 276 – 287.
- Bhoomika K., Pyngrope S., Dubey R. S.* Differential responses of antioxidant enzymes to aluminum toxicity in two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with marked presence and elevated activity of Fe SOD and enhanced activities of Mn SOD and catalase in aluminum tolerant cultivar // *Plant Growth Regulation*. 2013. Vol. 71. P. 235 – 252.
- Broeckling C. D., Broz A. K., Bergelson J., Manter D. K., Vivanco J. M.* Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity // *Applied and Environmental Microbiology*. 2008. Vol. 74, № 33. P. 738 – 744.
- Cartes P., McManus M., Wulff-Zottele C., Leung S., Gutiérrez-Moraga A., Mora M. L.* Differential superoxide dismutase expression in ryegrass cultivars in response to short term aluminum stress // *Plant Soil*. 2012. Vol. 350, № 1 – 2. P. 353 – 363.
- Chaudhry V., Dang H. Q., Tran N. Q., Mishra A., Chauhan P. S., Gill S. S., Nautiyal C. S., Tuteja N.* Impact of salinity-tolerant MCM6 transgenic tobacco on soil enzymatic activities and the functional diversity of rhizosphere microbial communities // *Research in Microbiology*. 2012. Vol. 163, № 8. P. 511 – 517.
- Devos Y., Reheul D., Schrijver A. D.* The co-existence between transgenic and non-transgenic maize in the European Union : a focus on pollen flow and cross-fertilization // *Environmental Biosafety Research*. 2005. Vol. 4, № 2. P. 71 – 87.
- Folman L. B., Postma J., Van Veen J. A.* Ecophysiological characterization of rhizosphere bacterial communities at different root locations and plant developmental stages of cucumber grown on rockwool // *Microbial Ecology*. 2001. Vol. 42, № 4. P. 586 – 597.
- Gransee A., Wittenmayer L.* Qualitative and quantitative analysis of water-soluble root exudates in relation to plant species and development // *Plant Nutrition and Soil Science*. 2000. Vol. 163, № 4. P. 381 – 385.
- Icoz I., Saxena D., Andow D. A., Zwahlen C., Stotzky G.* Microbial populations and enzyme activities in soil in situ under transgenic corn expressing Cry proteins from *Bacillus thuringiensis* // *J. Environmental Quality*. 2008. Vol. 37, № 2. P. 647 – 662.
- Kapur M., Bhatia R., Pandey G., Pandey J., Paul D., Jain R. K.* A case study for assessment of microbial community dynamics in genetically modified Bt cotton crop fields // *Current Microbiology*. 2010. Vol. 61, № 2. P. 118 – 124.
- Lee Y. E., Yang S. H., Bae T. W., Kang H. G., Lim P. O., Lee H. Y.* Effects of field-grown genetically modified *Zoysia grass* on bacterial community structure // *J. Microbiology and Biotechnology*. 2011. Vol. 21, № 4. P. 333 – 340.
- Libbert E., Risch H.* Interactions between plants and epiphytic bacteria regarding their auxin metabolism // *Physiologia Plantarum*. 1969. Vol. 22. P. 51 – 58.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture // *Physiologia Plantarum*. 1962. Vol. 15. P. 473 – 497.

Oliveira A. P., Pampulha M. E., Bennett J. P. A two-year field study with transgenic *Bacillus thuringiensis* maize : effects on soil microorganisms // *Science of the Total Environment*. 2008. Vol. 405. P. 351 – 357.

Rengel Z. Genetic control of root exudation // *Plant and Soil*. 2002. Vol. 245, iss. 1. P. 59 – 70.

Tarkka M., Hampp R. Secondary Metabolites of Soil Streptomyces in Biotic Interactions // *Secondary Metabolites in Soil Ecology. Soil Biology 14* / ed. P. Karlovsky. Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2008. P. 107 – 126.

Teather R. M., Wood P. J. Use of Congo red-polysaccharide interaction in enumeration and characterization of cellulolytic bacteria the bovine rumen // *Applied and Environmental Microbiology*. 1982. Vol. 43, № 4. P. 777 – 780.

УДК [504.43+504.73].054: 547.912

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПОЛИЦИКЛИЧЕСКИМИ АРОМАТИЧЕСКИМИ УГЛЕВОДОРОДАМИ

Е. В. Яковлева, В. А. Безносиков

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28
E-mail: kaleeva@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 20.05.15 г.

Оценка показателей загрязнения тундровых фитоценозов полициклическими ароматическими углеводородами. – Яковлева Е. В., Безносиков В. А. – В органогенном горизонте почв и растениях южной кустарниковой тундры, на фоновом участке и в районе действия угольной шахты было идентифицировано 14 структур полициклических ароматических углеводородов (ПАУ). Полиарены в почвах и растениях были представлены в основном легкими структурами. На фоновом и загрязненном участке наибольшее содержание ПАУ было отмечено во мхах *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и травянистых растениях *Deschampsia caespitosa*, *Festuca ovina*. Установлено, что биоаккумуляция ПАУ в растениях во многом связана с их физиологическими особенностями. На основании расчета коэффициента биологического поглощения выделено 4 группы растений с разной способностью к биоаккумуляции ПАУ. Установлено, что токсикологическая активность полиаренов как для почв, так и для растений фонового и загрязненного участка определялась тяжелыми ПАУ. Максимальные значения токсикологической активности ПАУ выявлены для мхов и травянистых растений, минимальные – для кустарниковых форм. Выявлено, что ПАУ на исследуемых участках имеют главным образом петрогенное происхождение.

Ключевые слова: показатели загрязнения, полициклические ароматические углеводороды, почвы, растения.

Assessment of indices of tundra phytocoenosis pollution with polycyclic aromatic hydrocarbons. – Yakovleva E. V. and Beznosikov V. A. – 14 structures of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) were identified in the organogenic soil horizon and plants of the south shrub tundra belt, at a background plot and at a coal mine. The polyarenes in soils and plants were mainly represented by light structures. On the background and polluted areas, mosses of *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* and grasses of *Deschampsia caespitosa*, *Festuca ovina* contained the highest PAH amounts. PAH bioaccumulation in plants is mainly dependent on their physiological features. 4 plant groups with different PAH bioaccumulation capabilities were identified on the basis of the calculated biological absorption coefficient. The toxicological activity of polyarenes for both soils and plants at the background and polluted areas was determined by heavy PAHs. The highest values of toxicological activity were observed for mosses and grassy plants whilst the lowest values were for shrubs. PAHs at the plots under study are mainly of petrogenic origin.

Key words: pollution indices, polycyclic aromatic hydrocarbons, soils, plants.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-352-366

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время существует множество показателей, позволяющих оценить загрязнение природных экосистем различного рода поллютантами, в том числе и полиаренами. ПАУ внесены в список приоритетных загрязнителей Европейского

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

сообщества (Jian et al., 2004) и представляют собой соединения, основным элементом структуры которых является бензольное кольцо. Выделяют легкие 2 – 4 – ядерные структуры ПАУ и тяжелые 5–6 – ядерные структуры. По отношению к живым организмам полиарены, в большей степени тяжелые, проявляют канцерогенные, мутагенные и другие токсичные свойства (Nielsen et al., 1996; Bispo et al., 1999).

В последние десятилетия в связи с быстрым развитием промышленности во всем мире усиливается загрязнение окружающей среды ПАУ. В настоящее время все больше внимания уделяется оценке состояния арктических регионов. Экосистемы Арктики наряду с высоким ресурсным потенциалом характеризуются низкой устойчивостью к разного рода антропогенным воздействиям. В тундровой зоне европейского северо-востока России широко распространена добыча каменного угля. Установлено, что развитие угольной промышленности оказывает негативное влияние на здоровье населения, что во многом связано с повышенным содержанием полиаренов в каменном угле (Li et al., 2012). В связи с вышесказанным исследование накопления полиаренов в фитоценозах тундровой зоны становится актуальной задачей современных экологических исследований. Необходима комплексная оценка загрязнения окружающей среды в зонах действия угольных шахт с применением различных подходов и показателей уровня загрязнения. В настоящее время подобные исследования единичны для различных регионов России, а для тундровой зоны отсутствуют.

При комплексных исследованиях состояния окружающей среды ряда районов Южного Прибайкалья установлено значительное накопление ПАУ в растительном покрове вблизи алюминиевого завода (Белых, 2005). В качестве основного исследованного показателя автором был выбран коэффициент биологического поглощения (КБП), на основании которого выделено 3 группы растений по шкале интенсивности накопления химических элементов. Группа сильного захвата – наземные растения, группа слабого захвата – зерновые культуры и очень слабого захвата – корнеклубнеплоды. В дальнейшем Л. И. Белых (2009) были разработаны стандартизированные КБП ПАУ для злаков и ботвы картофеля, основанные на том, что накопление ПАУ в растениях зависит от концентрации полиаренов в почве. По данным этого автора, с увеличением концентрации вещества в почве наблюдается экспоненциальное уменьшение КБП.

Другой показатель, характеризующий уровень загрязнения среды полиаренами, – использование индикаторных соотношений индивидуальных ПАУ – позволяет идентифицировать генезис обнаруженных полиаренов. Разработкой таких критериев активно занимаются А. П. Хаустов и М. М. Редина (2012). Как наиболее адекватный критерий авторами был выделен расчет соотношений антрацен/(антрацен+фенантрен) и флуорантен/(флуорантен+пирен). Данный критерий позволяет более точно идентифицировать источники ПАУ по их генезису. Авторами отмечено, что проблема идентификации природы загрязнений усложняется тем, что ПАУ формируются во многих природных и техногенных процессах. С точки зрения генезиса условно ПАУ подразделяют на пирогенные, образовавшиеся в результате различных процессов горения, биогенные – петрогенные, не связанные с горением, образующиеся в результате долгих геохимических процессов.

В связи с повышенной токсичностью полиаренов одним из важнейших критериев оценки воздействия ПАУ на окружающую среду является суммарная токсикологическая активность – ТΣПАУ (Nisbet et al., 1992). В модельном эксперименте по выращиванию *Tradescantia (clon 02)* на почве, загрязненной бенз[а]пиреном, ТΣПАУ в почвах и растениях определялась в основном тяжелыми углеводородами. Для растений отмечали более высокие значения ТΣПАУ, чем для почвы, на которой они выращивались. ТΣПАУ в растениях и почве увеличивалась с повышением уровня загрязнения почвы бенз[а]пиреном, что приводило к различному рода нарушениям: на морфологическом, физиологическом и генетическом уровнях (Яковлева и др., 2011). Данным критерием пользуются и зарубежные коллеги. Так, оценка уровня ТΣПАУ в донных отложениях в заливе Чуанчжоу (Китай) не позволила выявить значительного загрязнения в данном районе (Yang et al., 2013).

Исследования накопления полиаренов в различных объектах окружающей среды в тундровой зоне ограничены. Имеются данные о содержании бенз[а]пирена в городских почвах г. Воркута (Дымов и др., 2013). Существует ряд работ, посвященных накоплению ПАУ в почвах южной кустарниковой подзоны (Габов, Безносовых, 2014). Авторами выявлено, что основное количество ПАУ сосредоточено в органогенных горизонтах, с максимумом их содержания в наиболее разложившейся нижней части гумусового горизонта. Данный факт обуславливает наш выбор органогенного горизонта почвы в качестве объекта исследования. Некоторые особенности накопления полиаренов растениями нижнего яруса южной кустарниковой тундры под воздействием шахты закрытого типа освещены в работе Е. В. Яковлевой с соавторами (2014).

Целью данной работы является исследование процессов аккумуляции полиаренов в растениях тундровой зоны под влиянием угледобывающего предприятия открытого типа и оценка уровня загрязнения тундровых экосистем полиаренами с использованием различных показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проведены исследования содержания ПАУ в органогенных горизонтах тундровых поверхностно-глеевых почв и разных видах растений южной кустарниковой тундры. Исследования были проведены в Большеземельской тундре (Воркутинский район Республики Коми) с распространением массивно-островной многолетней мерзлоты. Растения отбирали на фоновом участке (урочище Нерусовой-мусюр) и в районе действия угольной шахты «Юнь-Яга», работа которой основана на открытом способе добычи угля. Для отбора растений на каждом участке были заложены 3 пробных площадки (Родин и др., 1968). На каждой площадке (100×50 см) проводили пробоотбор почв органогенного горизонта и основных видов растений. Для кустарников отдельно анализировали корни, стебли, листья, кору и ветви растений, для кустарничков – корни, стебли и листья, для трав – наземную и подземную часть. Образцы почв и растений высушивали при комнатной температуре, измельчали и проводили химический анализ на содержание полиаренов.

В ходе проведения исследований на фоновом и загрязненном участках было отобрано по 9 видов растений следующих групп: кустарники – *Salix lanata* Lin-

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

naeus (ива шерстистая) и *Betula nana* Linnaeus (карликовая березка); травянистые растения – *Festuca ovina* Linnaeus (овсяница овечья), *Deschampsia caespitosa* Linnaeus (щучка дернистая), *Pyrola rotundifolia* Linnaeus (грушанка круглолистная); кустарнички – *Vaccinium vitis-idaea* Linnaeus (брусника), *Vaccinium uliginosum* Linnaeus (голубика), мхи – *Pleurozium schreberi* Bridel-Brideri и *Polytrichum commune* Linnaeus.

В основу определения ПАУ в угле и почвах положены методики US EPA 8310, ПНД Ф 16.1:2.2. 2:3. 39-03 (2003), и работа Д. Н. Габова с соавторами (2008). Для контроля точности использовали Standard Reference Material 1944 «New York/New Jersey Waterway Sediment» (National Institute of Standards & Technology, USA). Определение содержания ПАУ в растениях проводили с помощью «Методики выделения углеводородных компонентов нефти из растений» (Яковлева и др., 2008) с использованием стандартного образца Certified reference material BCR-683 (European commission community bureau of reference). Определение содержания ПАУ в почвах и растениях осуществляли методом обращенно-фазовой ВЭЖХ в градиентном режиме и спектрофлуориметрическим детектированием («Люма-хром», фирма «Люмэкс», Россия). Идентификацию ПАУ проводили по времени удерживания и сравнения спектров флуоресценции, выходящих из колонки компонентов, со спектрами стандартных ПАУ. Количественный анализ ПАУ определяли методом внешнего стандарта.

На основе полученных данных была рассчитана суммарная токсикологическая активность ПАУ для исследуемых почв и растений. Т Σ ПАУ рассчитывали по формуле:

$$T\Sigma \text{ ПАУ} = \sum_{i=1}^n \text{КТПАУ}_i \times \omega(\text{ПАУ})_i, \quad (1)$$

где $\Sigma \text{КТПАУ}_i$ – коэффициент токсичности i -того ПАУ относительно бенз[а]пирена (Nisbet et al., 1992), $\omega(\text{ПАУ})_i$ – массовая доля i -того ПАУ в объекте, мг/г.

Коэффициенты токсичности ПАУ относительно бенз[а]пирена: фенантрен (0.001), антрацен (0.01), флуорантен (0.001), пирен (0.001), хризен (0.01), бенз[б]флуорантен (0.1), бенз[к]флуорантен (0.1), бенз[а]пирен (1), дибенз[а, h]антрацен (1), бенз[g, h, i]перилен (0.01). Для расчета коэффициентов токсичности использовали показатели ЛД₅₀, характеризующие основную токсичность.

Суммарный показатель химического загрязнения характеризует степень химического загрязнения почв обследуемых территорий различных классов опасности (табл. 1). Показатель определяется как сумма коэффициентов концентраций отдельных компонентов загрязнения по формуле

$$Z_c = Kc_i + \dots + Kc_n - (n - 1), \quad (2)$$

где n – число определяемых элементов; Kc_i – коэффициент концентрации i -того загрязняющего компонента, равный частному от деления массовой доли i -того вещества в загрязненной и «фоновой» почве (Критерии оценки..., 1992).

Оценка КБП ПАУ проводилась по существующей шкале интенсивности поглощения химических элементов Б. Б. Польшова и А. И. Перельмана (Белых, 2005), в которой выделены 4 уровня накопления отдельных компонентов: при зна-

чениях КБП от 0.6 и более – сильное накопление, 0.35 – 0.6 – среднее накопление, 0.1 – 0.35 – слабое накопление и 0.0007 – 0.1 – очень слабое накопление.

Таблица 1

Критерии экологического состояния почв территорий

Экологическое состояние почв селитебных территорий	Экологическое бедствие	Чрезвычайная экологическая ситуация	Сильное загрязнение территорий	Удовлетворительная ситуация
Суммарный показатель химического загрязнения почв (Z_c)	> 128	32–128	16–32	< 16

Для оценки техногенности ПАУ использовали показатели, представленные А. П. Хаустовым и М. М. Рединой (2012). Пиролитическое происхождение загрязнения идентифицируется по соотношениям Фенантрен/антрацен < 10, Флуорантен/пирен > 1, Флуорантен/(флуорантен+пирен) > 0.5, Антрацен/(антрацен+фенантрен) > 0.1, (Пирен+флуорантен)/(хризен+фенантрен) > 0.5. При значениях соотношений Фенантрен/антрацен > 10, Флуорантен/пирен < 1, Флуорантен/(флуорантен+пирен) < 0.4, Антрацен/(антрацен+фенантрен) < 0.1, (Пирен+флуорантен)/(хризен+фенантрен) < 0.5 можно говорить о петрогенном происхождении загрязнения.

Статистическую обработку для оценки достоверности расхождений средних данных проводили при помощи *t*-критерия Стьюдента для $P = 0.95$. Для проведения кластерного анализа использовали программу Statistica-6. При построении дендрограммы сходства для объединения данных применяли метод Варда, в качестве способа определения сходства использовали Евклидово расстояние.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В угле шахты «Юнь-яга», почвах и растениях исследованных участков были идентифицированы 14 структур ПАУ: нафталин, флуорен, фенантрен, антрацен, флуорантен, пирен, хризен, бенз[а]антрацен, бензо[к]флуорантен, бенз[а]пирен, бенз[ghi]перилен, бензо[b]флуорантен, дибенз[a,h]антрацен и инденопирен (рис. 1). Уголь шахты Юнь-яга содержал значительные количества полиаренов, представленных в основном легкими структурами: нафталином, флуорантеном и фенантреном. Поступление угольной пыли в природные биоценозы приводило к загрязнению их компонентов (почв, растений и др.).

В составе ПАУ почв фоновых и загрязненных участков значительную часть представляли легкие полиарены, их доля составляла 83 – 91% от общей суммы ПАУ в почвах (рис. 2). На загрязненном участке 70% от суммарного содержания ПАУ приходилось на нафталин, флуорен и фенантрен (преобладавшие в выбросах). Для почв фонового участка это значение составляло 48%. Общее содержание полиаренов в почвах на загрязненном участке превышало фоновые значения в 4 раза. Наибольшие кратности превышения были отмечены как для легких полиаренов: нафталина, флуорена, фенантрена – в 4 – 8 раз, так и для тяжелых ПАУ: дибенз[a,h]антрацена и инденопирена – в 4 – 9 раз. Кратности превышения для

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

остальных ПАУ составляли 2 – 3 раза. Повышенные содержания легких полиаренов в угле не приводили к резкому увеличению их содержания в почвах загрязненного участка. Такое явление может быть обусловлено высокой скоростью разложения легких полиаренов в почве. Рядом авторов установлено, что культуры различных микроорганизмов могут эффективно трансформировать исключительно низкомолекулярные ПАУ, в то время как высокомолекулярные полиарены окисляют слабо или не окисляют совсем (Coulon et al., 2005). Легкие ПАУ, поступившие с угольной пылью в почву, подвергались частичной или полной трансформации, что снижало их содержание в почве.

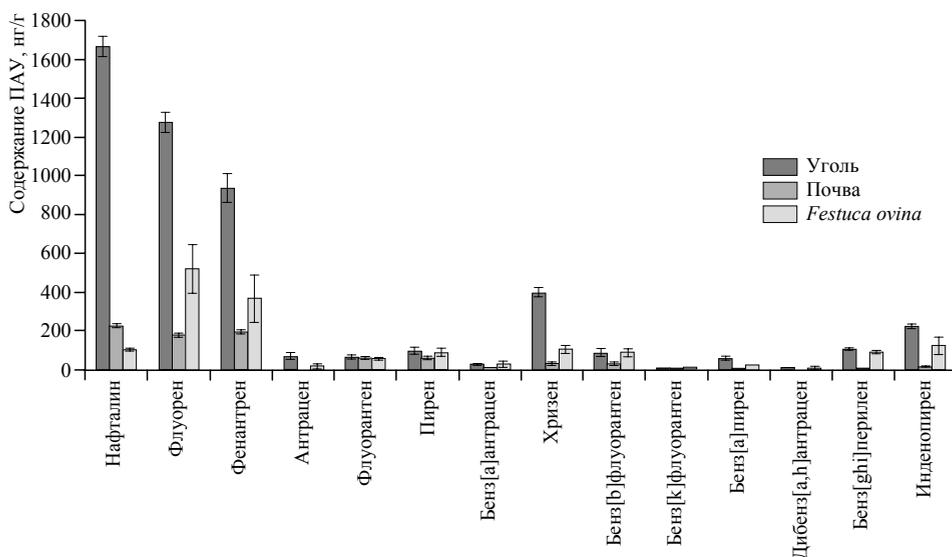


Рис. 1. Содержание индивидуальных ПАУ в угле шахты Юнь-яга, органогенном горизонте почв и *F. ovina* на загрязненном участке, нг/г

В растениях фонового и техногенного участков ПАУ также были представлены преимущественно легкими структурами, такими как нафталин, флуорен и фенантрен – их доля от общей суммы ПАУ в растениях составляло 76 – 99% (табл. 2). Это согласуется с данными, полученными С. Bryselbout с соавторами (2000) при исследовании накопления полиаренов в мятлике обыкновенном вдоль шоссе.

Вследствие повышенной растворимости низкомолекулярные ПАУ имеют более легкий доступ в клетку. В растениях фоновых участков содержатся значительные количества легких полиаренов. Высокое содержание ПАУ в растениях, вероятно, связано с тем, что легкие ПАУ являются необходимыми компонентами растений, участвующими в процессах обмена веществ (Ровинский и др., 1988). На фоновом и загрязненном участках наибольшее содержание ПАУ было отмечено во мхах *P. schreberi*, *P. commune* и травянистых растениях: *D. caespitosa*, *F. ovina*. Наименьшим содержанием ПАУ отличались растения верхнего яруса *B. nana* и *S. lanata*. Для загрязненного участка характерно повышение содержания полиаре-

нов в растениях по сравнению с фоновыми значениями. Максимальные кратности превышения фоновых значений в 3 – 4 раза характерны для *P. rotundifolia* и *P. schreberi*. Для остальных растений кратности превышения составляют приблизительно 2 раза. Следует отметить, что наибольшие кратности превышения содержания ПАУ в растениях загрязненного участка характерны для тяжелых ПАУ (бенз[а]пирена, бенз[ghi]перилена, дибенз[а,h]антрацена, инденопирена, бензо[б]флуорантена, бензо[к]флуорантена). Для этих соединений, за исключением бенз[а]пирена и бенз[ghi]перилена, наблюдали значительное повышение содержания и в почве. Бенз[а]пирен и бенз[ghi]перилен могли попадать в растения с атмосферными аэрозолями, так как в значительных количествах содержались в угле. Легкие полиарены могут образовываться в процессе жизнедеятельности растений. Тяжелые ПАУ в естественных условиях при отсутствии загрязнения содержатся в растениях в минимальных количествах.

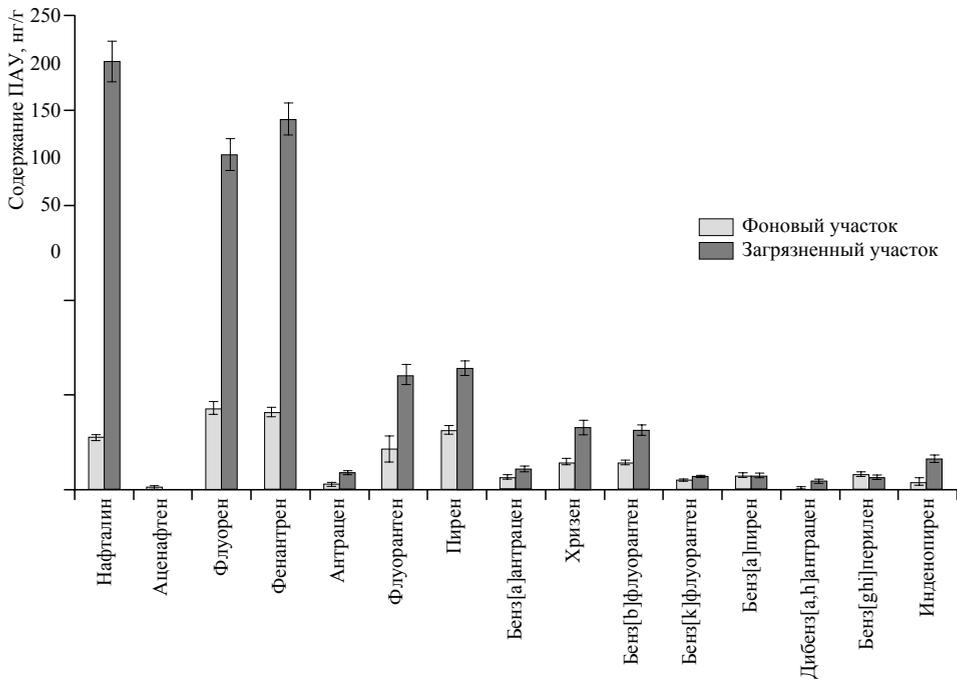


Рис. 2. Содержание индивидуальных ПАУ в органическом горизонте почв фонового и загрязненного участков, нг/г

Биоаккумуляция ПАУ в растениях во многом связана с их физиологическими особенностями, что подтверждается результатами кластерного анализа (рис. 3). Наибольшее сходство в поглощении ПАУ было характерно для кустарниковых видов (*B. nana* и *S. lanata*), которые могли накапливать незначительное количество

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Таблица 2
Содержание полиаренов в растениях разных видов на фоновом и загрязненном участках, нг/г ($n = 3, P = 0.95$)

ПАУ	<i>Pleurozium schreberi</i>		<i>Polytrichum commune</i>		<i>Festuca ovina</i>		<i>Deschampsia caespitosa</i>		<i>Pyrola rotundifolia</i>		<i>Vaccinium uliginosum</i>		<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		<i>Salix lamata</i>		<i>Betula nana</i>	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Нафталин	131.2	139.4	97.6	100.7	152.2	106.2	54.9	168.9	48.9	195.6	40.3	32.7	49.0	31.8	40.2	41.8	59.2	40.6
	44.4	17.8	24.6	4.8	6.1	3.3	19.7	21.4	16.4	31.3	10.2	8.2	15.3	11.2	14.9	11.8	8.0	12.4
Флуорен	2.7	634.7	9.0	347.0	8.1	518.9	1.6	489.2	0.0	398.5	3.8	217.2	7.0	309.0	0.8	48.6	0.8	84.9
	1.2	124.7	3.4	80.8	2.5	155.8	0.5	38.3	0.0	63.8	0.4	54.3	1.3	109.2	0.2	16.1	1.5	19.9
Фенагртен	175.7	515.1	221.6	247.4	390.6	367.2	993.0	385.6	144.2	263.3	84.5	56.6	373.5	174.9	95.2	21.1	82.7	31.8
	11.0	77.5	41.9	59.5	53.9	87.1	180.4	38.0	43.3	42.1	14.5	14.1	123.5	21.8	25.6	2.7	21.2	1.6
Антрацен	113.9	45.6	103.6	18.2	121.6	16.5	50.7	53.5	82.5	8.6	43.1	2.8	152.3	0.5	24.5	1.9	25.0	1.4
	19.8	16.2	12.2	7.7	22.9	5.9	7.7	0.7	17.4	1.4	11.0	0.7	49.8	0.2	3.4	0.3	10.2	0.4
Флуорантен	3.1	164.2	7.2	44.5	5.3	53.0	7.1	175.1	1.6	41.5	2.2	9.7	7.6	30.7	2.0	3.8	2.0	5.9
	0.1	44.4	3.0	11.5	0.9	5.3	1.6	6.7	1.1	6.6	0.4	2.4	1.5	10.9	0.4	1.0	0.6	1.2
Пирен	30.6	203.0	23.8	75.2	19.6	91.4	9.4	157.8	14.5	0.0	10.6	6.3	44.6	1.0	0.6	3.5	4.6	5.7
	9.3	62.9	4.1	1.9	2.2	28.7	1.1	7.9	6.1	0.0	0.6	1.6	13.9	0.4	0.3	0.5	1.2	0.7
Бенз[а]антрацен	17.8	55.0	21.9	21.0	23.1	27.7	21.1	42.8	15.0	19.4	12.9	4.2	22.2	1.6	7.4	1.7	9.3	1.7
	4.8	12.7	3.6	1.1	8.8	10.6	6.7	3.9	4.7	3.1	2.3	1.1	6.4	0.6	2.3	0.2	1.1	0.3
Хризен	6.0	177.0	4.5	88.3	20.9	105.4	21.8	130.3	1.6	59.5	1.3	11.7	2.3	33.6	0.3	3.2	1.1	5.0
	1.8	29.9	0.9	19.7	5.9	13.2	3.2	17.6	0.5	9.5	0.5	2.9	0.2	11.9	0.0	0.9	0.1	2.7
Бенз[б]флуорантен	40.0	152.5	19.0	58.8	19.5	89.4	7.5	83.1	11.1	0.0	5.9	14.9	13.2	67.2	3.4	1.9	4.2	2.8
	6.9	10.9	1.8	2.8	4.5	27.3	2.4	15.8	3.6	0.0	1.4	3.7	3.4	23.8	0.2	0.5	0.6	1.2
Бенз[к]флуорантен	18.9	11.8	22.2	6.5	10.6	8.3	0.0	11.1	5.9	8.6	5.3	1.6	14.0	0.9	0.4	1.0	5.6	0.7
	4.7	2.4	6.2	0.8	1.2	0.3	0.0	2.1	1.1	1.4	1.6	0.4	3.7	0.3	0.2	0.2	1.9	0.3
Бенз[а]пирен	3.1	54.9	2.7	13.8	1.9	23.8	8.9	45.8	1.4	15.1	0.6	6.3	2.9	3.5	1.0	0.7	0.6	0.6
	1.3	4.4	0.7	0.7	0.4	0.7	2.2	1.4	0.5	2.4	0.2	1.6	1.1	1.2	0.1	0.1	0.1	0.2
Дибенз[а,h]антрацен	10.0	24.1	8.0	14.0	6.8	6.6	2.4	10.4	1.3	0.0	1.9	7.0	3.9	0.0	0.4	0.0	0.5	1.2
	2.2	7.3	0.8	1.4	1.3	3.6	0.6	2.0	0.6	0.0	0.4	1.8	1.3	0.0	0.0	0.0	0.3	0.8
Бенз[ghi]перилен	4.1	204.1	0.4	90.1	2.5	90.1	0.0	159.6	4.0	0.0	0.0	26.3	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0	2.7
	2.0	77.0	0.2	19.0	1.3	7.6	0.0	17.2	1.1	0.0	0.0	6.6	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.6
Инденопирен	4.8	147.0	13.4	82.8	3.4	127.4	12.4	126.8	12.2	0.0	0.0	38.5	0.0	0.0	1.9	0.0	1.3	
	1.4	31.3	5.8	18.2	1.3	28.4	3.2	17.5	2.7	0.0	0.0	9.6	0.0	0.0	1.0	0.0	0.5	

Примечание. А – фоновый участок, Б – загрязненный участок; в числителе – среднее значение, в знаменателе – стандартное отклонение среднего.

полиаренов из атмосферы и характеризовались наименьшим накоплением полиаренов по сравнению с другими исследованными растениями. Высокая степень сходства выявлена для кустарничков (*V. vitis-idaea* и *V. uliginosum*) и для травянистых растений с мощной

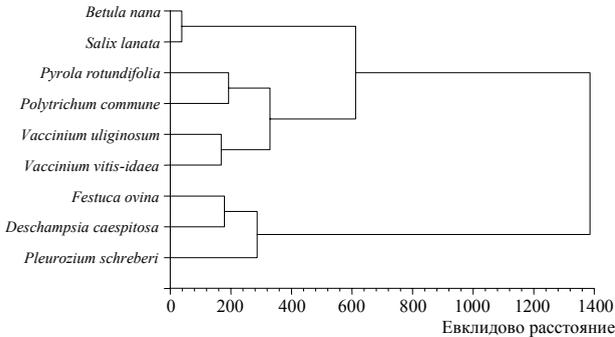


Рис. 3. Диаграмма сходства в накоплении полиаренов разными видами растений в зоне действия шахты «Юнь-яга», метод Варда

Довольно высокая степень сходства в поглощении ПАУ выявлена у *P. commune* и *P. rotundifolia*. Оба растения низкорослые с маломощной подземной частью, характеризуются повышенным накоплением полиаренов, вероятно, поглощают ПАУ в равной степени из почвы и атмосферы. Дендрограмма отражает некоторую степень сходства в накоплении ПАУ *P. commune* и *P. rotundifolia* с накоплением полиаренов растениями кустарничковых форм.

Закономерности накопления полиаренов в *P. schreberi* близки к таковым у травянистых растений. По-видимому, большой вклад в содержание ПАУ в *P. schreberi* вносит их поступление из почвы.

Для оценки эффективности поглощения ПАУ растениями из почвы нами был использован КБП, представляющий собой частное от деления содержания индивидуальных ПАУ в растительной пробе на содержание в органогенном горизонте почвы. На основании расчета КБП все исследованные виды растений можно разделить на группы. Первая группа – мхи *P. schreberi*, *P. commune* и *F. ovina*, для них характерно сильное накопление ПАУ как на фоновых, так и на загрязненных участках (табл. 3). Вторая группа – травянистые растения *P. rotundifolia* и *D. caespitosa*, для них на фоновых участках характерно сильное накопление некоторых ПАУ, относительно ряда полиаренов данные растения отличаются средним и даже слабым накоплением. При повышении содержания ПАУ на загрязненных участках накопление полиаренов данными видами растений усиливается, и уровень накопления всех ПАУ может быть оценен как сильное накопление. Кустарники *V. uliginosum* и *V. vitis-idaea* отличаются сильным накоплением в основном легких полиаренов на фоновом и загрязненном участках.

Такое явление во многом связано с проницаемостью мембран растительных клеток, тяжелые ПАУ менее растворимы в воде и поэтому при низких концентрациях в почве в небольшом количестве транспортируются в растения через корневую

растений с мощной корневой системой (*F. ovina* и *D. caespitosa*). Для травянистых растений характерно накопление значительных количеств полиаренов из почвы, что доказывает повышенное содержание ПАУ в корнях (Яковлева и др., 2014). Для кустарничков характерно как корневое поглощение ПАУ, так и накопление из атмосферы через листовую поверхность.

Таблица 3
Коэффициенты биологического поглощения растений разных видов на фоновом и загрязненном участке ($n = 3, P = 0.95$)

ПАУ	<i>Pleurozium schreberi</i>		<i>Polytrichum commune</i>		<i>Festuca ovina</i>		<i>Deschampsia caespitosa</i>		<i>Pyrola rotundifolia</i>		<i>Vaccinium uliginosum</i>		<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		<i>Saxi lanata</i>		<i>Betula nana</i>	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Нафталин	4.8	0.6	3.5	0.4	5.5	0.5	2.0	0.7	1.8	0.9	1.5	0.1	1.8	0.1	1.5	0.2	2.1	0.4
Флуорен	4.1	3.6	5.1	2.0	9.1	2.9	23.1	2.8	3.4	2.3	2.0	1.2	8.7	1.7	2.2	0.3	1.9	1.0
Фенантрен	2.8	2.6	2.5	1.3	3.0	1.9	1.2	2.0	2.0	1.3	1.1	0.3	3.7	0.9	0.6	0.1	0.6	0.3
Антрацен	1.1	5.2	2.5	2.1	1.8	1.9	2.4	6.1	0.5	1.0	0.8	0.3	2.6	0.1	0.7	0.2	0.7	0.3
Флуорантен	1.4	2.7	1.1	0.7	0.9	0.9	0.4	2.9	0.7	0.7	0.5	0.2	2.1	0.5	0.0	0.1	0.2	0.2
Пирен	0.6	3.2	0.7	1.2	0.7	1.4	0.7	2.5	0.5	0.0	0.4	0.1	0.7	0.0	0.2	0.1	0.3	0.2
Бенз[а]антрацен	0.9	5.0	0.7	1.9	3.1	2.5	3.2	3.9	0.2	1.7	0.2	0.4	0.3	0.1	0.0	0.2	0.2	0.3
Хризен	2.7	5.3	1.3	2.7	1.3	3.2	0.5	3.9	0.8	1.8	0.4	0.4	0.9	1.0	0.2	0.1	0.3	0.3
Бенз[б]флуорантен	1.3	4.8	1.5	1.9	0.7	2.8	0.0	2.6	0.4	0.0	0.4	0.5	1.0	2.1	0.0	0.1	0.4	0.2
Бенз[к]флуорантен	0.6	1.7	0.5	0.9	0.4	1.2	1.7	1.6	0.3	1.2	0.1	0.2	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2
Бенз[а]пирен	1.3	7.3	1.0	1.8	0.9	3.2	0.3	6.1	0.2	2.0	0.2	0.8	0.5	0.5	0.1	0.1	0.1	0.2
Дибенз[а,h]антрацен	8.7	5.6	0.8	3.3	5.4	1.5	0.0	2.4	8.7	0.0	2.2	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5
Бенз[ghi]перилен	0.6	31.6	1.7	14.0	0.4	14.0	1.6	24.7	1.5	0.0	0.1	4.1	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.8
Инденопирен	1.1	9.0	1.4	5.1	0.0	7.8	0.3	7.8	0.0	0.0	0.3	2.4	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.2

Примечание. А – фоновый участок, Б – загрязненный участок; 0.6 и более – сильное накопление, 0.35 – 0.6 – среднее накопление, 0.1 – 0.35 – слабое накопление, 0.0007 – 0.1 – очень слабое накопление.

систему. Отмечали снижение КБП некоторых легких ПАУ на загрязненных участках по сравнению с фоновыми. На загрязненных участках выявлено повышенное накопление тяжелых полиаренов.

Наименьшими КБП ПАУ отличались растения верхнего яруса *S. lanata* и *B. nana*, для них на фоновом участке характерно сильное поглощение легких ПАУ: нафталина, аценафтена, флуорена, фенантрена, антрацена. Для остальных ПАУ поглощение можно оценить как среднее и слабое – для *B. nana*, слабое или очень слабое – для *S. lanata*. На загрязненных участках кустарники отличались слабым и очень слабым поглощением всех ПАУ.

Возможно, снижение накопления полиаренов растениями объясняется включением защитных функций растений в ответ на повышенные концентрации загрязнителей в окружающей среде. Известно, что при повышенных концентрациях ПАУ в почве они могут обволакивать корень растения, что препятствует дальнейшему поглощению полиаренов из почвы.

Согласно средним значениям КБП наибольшей способностью к накоплению ПАУ из почвы отличались *P. schreberi*, *P. commune*, *F. ovina* и *D. caespitosa*, значения КБП для которых составили 2 – 6 единиц, именно эти растения характеризовались максимальным содержанием полиаренов на фоновом и загрязненном участке (рис. 4).

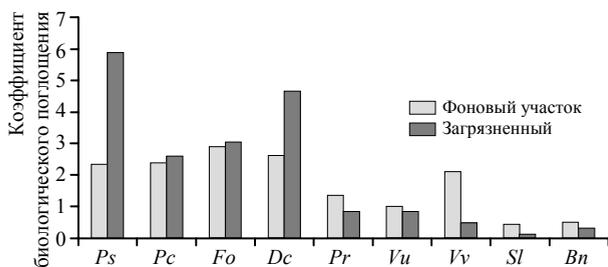


Рис. 4. Средние значения коэффициентов биологического поглощения: *Ps* – *Pleurozium schreberi*, *Pc* – *Polytrichum commune*, *Fo* – *Festuca ovina*, *Dc* – *Deschampsia caespitosa*, *Pr* – *Pyrola rotundifolia*, *Vu* – *Vaccinium uliginosum*, *Vv* – *Vaccinium vitis-idaea*, *Sl* – *Salix lanata*, *Bn* – *Betula nana*

степени загрязнения объектов природной среды (рис. 5). $T_{\Sigma} \text{ПАУ}$ почв и таких растений, как *P. schreberi*, *P. commune*, *F. ovina* на фоновом участке была практически одинакова и достигала значений 17 – 18. Для *D. caespitosa*, которая также отличалась высокой поглотительной способностью относительно ПАУ, $T_{\Sigma} \text{ПАУ}$ не столь велика, что, вероятно, связано с менее активной биоаккумуляцией тяжелых ПАУ по сравнению с *P. schreberi*, *P. commune*, *F. ovina*. В целом почвы и растения фонового участка характеризовались близкими и относительно невысокими значениями $T_{\Sigma} \text{ПАУ}$.

Установлено, что $T_{\Sigma} \text{ПАУ}$ как для почв, так и для растений определялась тяжелыми ПАУ. Вклад 5,6-ядерных полиаренов в $T_{\Sigma} \text{ПАУ}$ составлял 59 – 94% для почв и растений фонового участка и 84 – 96% – для загрязненного. На долю

Расчет суммарного показателя загрязнения почв зоны действия угольной шахты «Юнь-яга» полиаренами ($Z_c = 48$) позволяет характеризовать данный участок как территорию с чрезвычайной экологической ситуацией относительно ПАУ.

На основании полученных результатов была рассчитана $T_{\Sigma} \text{ПАУ}$ – чувствительная экологическая характеристика для анализа

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

бенз[а]пирена в первом случае приходилось 20 – 67%, во втором – 29 – 80%, при этом его массовая доля в сумме ПАУ не превышала для растений 2,2%, а для почвы – 3,5%. Значительное увеличение в содержания тяжелых ПАУ в почвах и растениях на загрязненном участке приводило к повышению уровня их ТΣПАУ в 2 раза для почв, в 3 – 14 раз для растений.

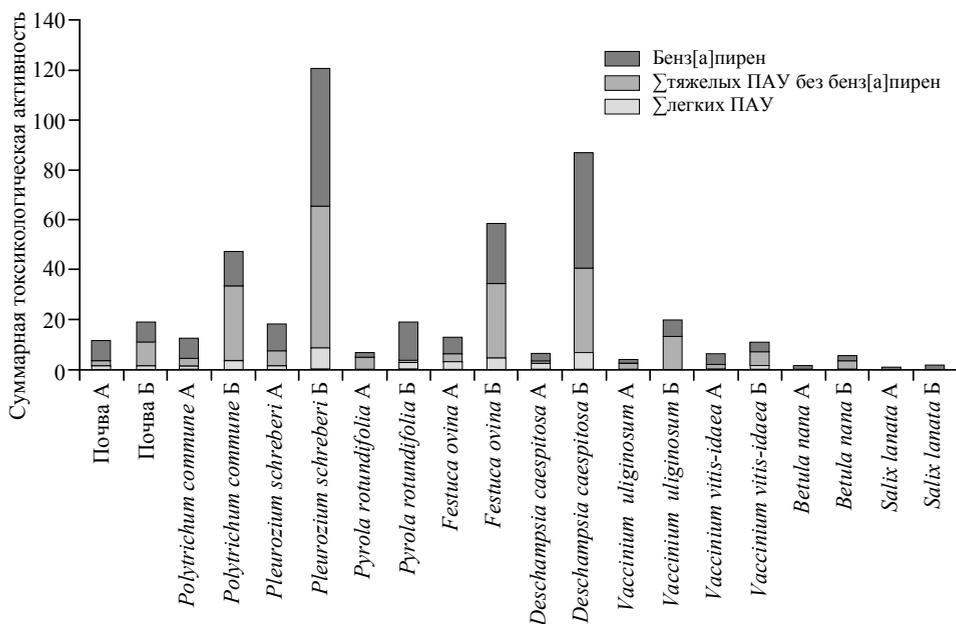


Рис. 5. Суммарная токсикологическая активность почв и растений фонового (А) и загрязненного (Б) участка

Следует отметить, что ТΣПАУ кустарниковых форм была минимальна и почти не отличалась от фоновых значений, что объясняется их низкой аккумулятивной способностью. Наибольшие значения ТΣПАУ отмечены для *P. schreberi*, *P. commune*, *F. ovina* и *D. caespitosa*, отличавшихся наибольшим накоплением ПАУ. *D. caespitosa* в условиях загрязнения активно накапливала тяжелые полиарены, их вклад в ТΣПАУ вырос на 20% по сравнению с фоновым участком.

Повышение содержания тяжелых ПАУ в районе действия угольной шахты ведет к активному накоплению их растениями. Значительные количества тяжелых ПАУ не свойственны живой природе, поэтому активное накопление таких высокотоксичных соединений может приводить к различным тератогенным, токсичным и мутагенным эффектам у растений. Показано, что уже при значениях ТΣПАУ 15 – 25 в растениях *Tradescantia* (clon 02) проявляются различного рода изменения (Яковлева и др., 2011). Токсичность легких ПАУ невелика, но в больших количествах они также могут быть опасны для растений.

Для почв и растений фоновых и антропогенно нарушенных участков были проанализированы критерии оценки техногенности исследуемых ПАУ (табл. 4). Полученные соотношения позволяют констатировать, что ПАУ на исследуемых участках имеют петрогенное происхождение. В фитоценозах зоны воздействия угледобывающей шахты «Юнь-яга» основной источник ПАУ – угольная пыль. В почве и растениях фонового участка ПАУ могли образоваться в результате педогенных процессов и процессов жизнедеятельности растений, а также за счет дальнего переноса частиц угольной пыли из районов расположения угольных шахт. Дополнительного привноса ПАУ от процессов сжигания разного вида топлива на исследуемых участках согласно используемым соотношениям не выявлено.

Таблица 4

Соотношения отдельных ПАУ для почв и растений фонового и аэротехногенно загрязненного участка

Соотношения ПАУ	Почва		<i>Pyrola rotundifolia</i>		<i>Vaccinium uliginosum</i>		<i>Polytrichum commune</i>		<i>Festuca ovina</i>		<i>Pleurozium schreberi</i>	
	Фон	Шахта	Фон	Шахта	Фон	Шахта	Фон	Шахта	Фон	Шахта	Фон	Шахта
А	13.79	22.25	51.17	30.60	19.28	20.01	23.01	22.26	14.32	13.56	36.75	11.29
Б	0.07	0.04	0.02	0.03	0.05	0.05	0.04	0.04	0.07	0.07	0.03	0.08
В	0.68	0.95	0.96	0.00	0.82	1.53	0.85	0.58	1.09	0.59	1.71	0.81
Г	0.96	0.54	0.32	0.13	0.48	0.23	0.30	0.31	0.37	0.36	0.31	0.53
Д	0.41	0.49	0.49	1.00	0.45	0.60	0.46	0.37	0.52	0.37	0.63	0.45

Примечание. А – соотношение Фенантрен/антрацен, Б – Флуорантен/пирен, В – флуорантен/(флуорантен+пирен), Г – антрацен/(антрацен+фенантрен), Д – (пирен+флуорантен)/(хризен+фенантрен).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии в органогенных горизонтах почв и растений южной кустарниковой тундры на фоновом участке и в районе действия угольной шахты «Юнь-яга» было идентифицировано 14 структур ПАУ: нафталин, флуорен, фенантрен, антрацен, флуорантен, пирен, хризен, бенз[а]антрацен, бензо[к]флуорантен, бенз[а]пирен, бенз[ghi]перилен, бензо[b]флуорантен, дибенз[а,h]антрацен и инденопирен. ПАУ в почвах и растениях были представлены в основном легкими структурами. Содержание полиаренов в органогенных горизонтах почв загрязненного участков превышало фоновые значения в 4 раза. Среди растений максимальные кратности превышения фоновых значений в 3 – 4 раза выявлены для *P. rotundifolia* и *P. schreberi*. На фоновом и загрязненном участке наибольшее содержание ПАУ было отмечено во мхах *P. schreberi*, *P. commune* и травянистых растениях: *D. caespitosa* и *F. ovina*. Наименьшим содержанием ПАУ отличались растения верхнего яруса *B. nana* и *S. lanata*. Результаты кластерного анализа свидетельствуют о том, что биоаккумуляция ПАУ в растениях во многом связана с их физиологическими особенностями, наибольшая степень сходства обнаружена у видов одинаковых жизненных форм. На основании расчета коэффициента биологического поглощения выделено 4 группы растений с разной способностью к биоаккумуляции ПАУ: 1 – виды, способные к активной аккумуляции всех ПАУ в условиях загрязнения и при его

ОЦЕНКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

отсутствию; 2 – виды, активно накапливающие полиарены лишь в условиях загрязнения; 3 – виды с повышенной способностью к биоаккумуляции легких полиаренов и 4 – виды с низкой способностью к биоаккумуляции. Установлено, что токсикологическая активность полиаренов почв и растений исследуемых участков определялась высокомолекулярными ПАУ. Их токсикологическая активность в зоне действия шахты «Юнь-яга» по сравнению с фоновыми участками возрастает в 2 раза для почв и в 3 – 14 раз – для растений. Максимальные значения токсикологической активности этих ПАУ выявлены для мхов и травянистых растений, минимальные – для кустарниковых форм. ПАУ на исследуемых участках имеют петрогенное происхождение. Основной источник ПАУ на загрязненном участке – угольная пыль. В почве и растениях фонового участка ПАУ могли образовываться как в результате педогенных процессов, так и за счет дальнего переноса частиц угольной пыли из районов расположения угольных шахт.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы УрО РАН (проект № 15-2-4-5, № гос. рег. 115082010009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белых Л. И. Полициклические ароматические углеводороды в природно-техногенных средах Южного Прибайкалья // *Геоэкология. Инженерная геология, Гидрогеология. Геокриология.* 2005. № 6. С. 539 – 551.

Белых Л. И. Распределение полициклических ароматических углеводородов в системе почва – растение // *Почвоведение.* 2009. № 9. С. 1083 – 1089.

Габов Д. Н., Безносиков В. А., Кондратенко Б. М., Яковлева Е. В. Закономерности формирования полициклических ароматических углеводородов в почвах северной и средней тайги // *Почвоведение.* 2008. № 11. С. 1134 – 1143.

Габов Д. Н., Безносиков В. А. Полициклические ароматические углеводороды в тундровых почвах республики коми // *Почвоведение.* 2014. № 1. С. 30 – 38.

Дымов А. А., Каверин Д. А., Габов Д. Н. Свойства почв и почвоподобных тел г. Воркута // *Почвоведение.* 2013. № 2. С. 240 – 248.

Критерии оценки экологической обстановки территорий для выявления зон чрезвычайной экологической ситуации и зон экологического бедствия / Министерство природных ресурсов РФ. М., 1992. 68 с.

ПНД Ф 16.1:2.2. 2:3. 39-03. МВИ массовой доли бенз(а)пирена в пробах почв, грунтов, донных отложений и твердых отходов методом ВЭЖХ с использованием жидкостного хроматографа «Люмахром». М., 2003. 27 с.

Ровинский Ф. Я., Теплицкая Т. А., Алексеева Т. А. Фоновый мониторинг полициклических ароматических углеводородов. Л. : Гидрометеиздат, 1988. 224 с.

Родин Л. Е., Ремцов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. 143 с.

Хаустов А. П., Редина М. М. Трансформация нефтепродуктов как источник токсичных загрязнений природных сред // *Экология и промышленность России.* 2012. № 12. С. 38 – 44.

Яковлева Е. В., Безносиков В. А., Кондратенко Б. М., Габов Д. Н., Василевич М. И. Биоаккумуляция полициклических ароматических углеводородов в системе почва – растение // *Агрехимия.* 2008. № 9. С. 66 – 74.

Яковлева Е. В., Безносиков В. А., Кондратенко Б. М., Хомиченко А. А. Генотоксические эффекты в растениях *Tradescantia (clon 02)* индуцированные бенз[а]пиреном // *Сиб. экол. журн.* 2011. № 6. С. 805 – 812.

Яковлева Е. В., Габов Д. Н., Безносиков В. А., Кондратенко Б. М. Полициклические ароматические углеводороды в почвах и растениях нижнего яруса южной кустарниковой тундры в условиях техногенеза // Почвоведение. 2014. № 6. С. 685 – 696.

Bispo A., Jourdain M. J., Jauzein M. Toxicity and genotoxicity of industrial soils polluted by polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) // Organic Geochemistry. 1999. Vol. 30, № 8. P. 947 – 952.

Bryselbout C., Henner P., Carsignol J., Lichtfouse E. Polycyclic aromatic hydrocarbons in highway plants and soils. Evidence for a local distillation effect // Analusis. 2000. Vol. 28, № 4. P. 290 – 293.

Coulon F., Pelletier E., Gourhant L., Delille D. Effects of nutrient and temperature on degradation of petroleum hydrocarbons in contaminated sub-Antarctic soil // Chemosphere. 2005. Vol. 58, № 10. P. 1439 – 1448.

Jian Y., Wang L., Peter P. F., Yu H. T. Photomutagenicity of 16 polycyclic aromatic hydrocarbons from the US EPA priority pollutant list // Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis. 2004. Vol. 557, № 1. P. 99 – 108.

Li W., Chen B., Ding X. Environment and Reproductive Health in China : Challenges and Opportunities // Environmental Health Perspectives. 2012. Vol. 120, № 5. P. A184 – A185.

Nielsen T., Jorgensen H. E., Larsen J. C., Poulsen M. City air pollution of polycyclic aromatic hydrocarbons and other mutagens : occurrence, sources and health effects // The Science of the Total Environment. 1996. Vol. 189 – 190. P. 41 – 49.

Nisbet I. S., La Goy P. K. Toxic equivalency factors (TEFs) for polycyclic aromatic hydrocarbon(PAH) // Regulatory toxicology and Pharmacology. 1992. Vol. 16, № 3. P. 290 – 300.

Yang D., Qi S., Zhang Y., Xing X., Liu H., Qu C., Liu J., Li F. Levels, sources and potential risks of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in multimedia environment along the Jinjiang River mainstream to Quanzhou Bay, China // Marine Pollution Bull. 2013. Vol. 76, № 1 – 2. P. 298 – 306.