



## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Ахмеденов К. М.</b> Анализ состояния лесонасаждений в аридных условиях Западного Казахстана .....	107
<b>Кириллова И. А., Пестов С. В., Кириллов Д. В.</b> Репродуктивная биология <i>Cypripedium guttatum</i> Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) на северной границе ареала .....	117
<b>Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Заботкина Е. А.</b> Вирусная инфекция пикоцианобактерий Рыбинского водохранилища в период ледостава .....	128
<b>Лазарева В. И., Соколова Е. А.</b> Состав и обилие зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище .....	136
<b>Лебедев С. В., Сизова Е. А., Гавриш И. А.</b> Трофометаболический потенциал <i>Eisenia fetida</i> Savigny, 1826 (Oligochata, Lumbricidae), обусловленный присутствием в почве наночастиц меди и её оксида .....	147
<b>Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Опарина О. С., Мамаев А. Б.</b> Численность стрепета ( <i>Tetrax tetrax</i> L. 1758) (Otidae, Aves) в Саратовской области .....	157
<b>Плешакова Е. В., Беляков А. Ю., Деев Д. В.</b> Особенности деградации углеводов бактериями, выделенными из буровых шламов .....	170
<b>Феоктистова Н. Ю., Кротова М. В., Кузнецова Е. В.</b> Химические сигналы конспецификов и их роль в сезонных взаимоотношениях у монгольского хомячка ( <i>Allocricetulus curtatus</i> ) (Cricetinae, Rodentia) .....	183

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

<b>Филинова Е. И., Колозин В. А., Малинина Ю. А.</b> Закономерности соотношения длины раковины и индивидуальной массы моллюсков рода <i>Dreissena</i> (Dreissenidae, Bivalvia) в Волгоградском водохранилище .....	192
--	-----

## ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Беллы Рафаиловны Стригановой (25.03.1932 – 06.03.2017) .....	199
---	-----



## CONTENTS

<b>Akhmedenov K. M.</b> Analysis of the afforestation status in the arid conditions of Western Kazakhstan .....	107
<b>Kirillova I. A., Pestov S. V., and Kirillov D. V.</b> Reproductive biology of <i>Cypripedium guttatum</i> Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) at the northern border of its habitat .....	117
<b>Kopylov A. I., Kosolapov D. B., and Zobotkina E. A.</b> Viral infection of picocyanobacteria in the Rybinsk reservoir during the freeze-up period .....	128
<b>Lazareva V. I. and Sokolova E. A.</b> Specific composition and abundance of the winter zooplankton in the Rybinsk reservoir .....	136
<b>Lebedev S. V., Sizova E. A., and Gavrish I. A.</b> Trophometabolic potential of <i>Esenia fetida</i> Savigny, 1826 (Oligochata, Lumbricidae) caused by copper nanoparticles and copper oxide in the soil .....	147
<b>Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Oparina O. S., and Mamayev A. B.</b> Abundance of <i>Tetrax tetrax</i> L. 1758 (Otididae, Aves) in the Saratov region .....	157
<b>Pleshakova Ye. V., Belyakov A. Yu., and Deev D. V.</b> Peculiarities of hydrocarbon degradation by bacteria isolated from drill sludge .....	170
<b>Feoktistova N. Yu., Kropotkina M. V., and Kuznetsova E. V.</b> Chemical signals of conspecifics and their role in the seasonal relationships in the Mongolian hamster ( <i>Allocricetulus curtatus</i> ) (Cricetinae, Rodentia) .....	183

## SHORT COMMUNICATIONS

<b>Filinoва E. I., Kolozin V. A., and Malinina Y. A.</b> Regularities of the ratio of the shell length to the individual weight of mollusks from the <i>Dreissena</i> genus ( <i>Dreissenidae</i> , <i>Bivalvia</i> ) in the Volgograd reservoir .....	192
--	-----

## LOSSES OF SCIENCE

In memory of Bella R. Striganova (25.03.1932 – 06.03.2017) .....	199
--	-----

УДК 630\*12(574.1)

## АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ В АРИДНЫХ УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

**К. М. Ахмеденов**

*Западно-Казахстанский аграрно-технический университет имени Жангир хана  
Республика Казахстан, 090009, Уральск, Жангир хана, 51  
E-mail: kazhmurat78@mail.ru*

Поступила в редакцию 23.01.17 г.

**Анализ состояния лесонасаждений в аридных условиях Западного Казахстана.** – Ахмеденов К. М. – Рассматривается современное состояние лесного фонда, проводится оценка агролесомелиоративного потенциала Западно-Казахстанской области. Описан современный этап лесокультурных работ на исследуемой территории. Отмечается обеднение биоразнообразия, оцениваются возможности сохранения имеющихся естественных и искусственных защитных насаждений в экстремальных условиях Западно-Казахстанской области. Пойменные леса, колки песчаных массивов и понижений лиманного типа, байрачные леса рассмотрены как ключевые ботанические и ландшафтные территории региона исследования. Дана характеристика трех ключевых участков: опытные посадки Джаныбекского стационара, осинник на горе Большая Ичка и Першинский лес. Обосновывается необходимость применения новых агролесомелиоративных способов землепользования.

*Ключевые слова:* лесной фонд, лесистость, лесные форпосты, байрачные леса, агролесомелиорация, пойменные леса, деградация.

**Analysis of the afforestation status in the arid conditions of Western Kazakhstan.** – Akhmedenov K. M. – The current status of the forest fund is considered, the agroforestry melioration potential of the Western Kazakhstan region is assessed. The modern silviculture stage on the area studied is described. The biodiversity depletion is noted, the possibilities of conservation of the existing natural and artificial protective plantings in the extreme conditions of the Western Kazakhstan region are assessed. Floodplain forests, chopping sand massifs and estuary-type depressions, gully and ravine forests are considered as key botanical and landscape territories of the surveyed area. Three key areas, namely: the experimental planting at the Dzhanybek research station, the aspen on the Bolshaya Ichka Mountain, and the Pershinsky forest are characterized. The necessity of applying new agroforestry land uses and practices is justified.

*Key words:* forest fund, forest cover, forest outposts, gully and ravine forests, agroforestry melioration, floodplain forest, degradation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-107-116

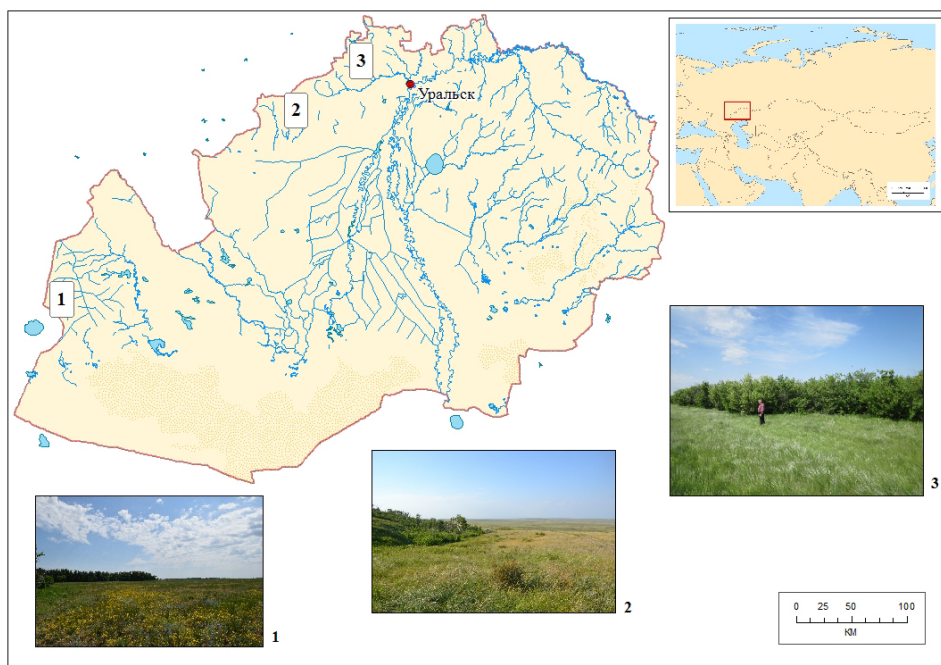
### ВВЕДЕНИЕ

Сейчас в Казахстане реализуются различные проекты по облесению территории. Казахстан относится к малолесным государствам. По состоянию на 01.01.2015 г. лесистость Казахстана – 4.6% или 12593.9 тыс. га, и это с учетом саксауловых насаждений, на долю которых приходится практически половина лесопокрытой площади. Ставится задача по увеличению лесистости территории республики к 2020 г. – до 4.7%, к 2030 г. – до 5%, в том числе площадь покрытых лесом площадей увеличивается на 878.4 тыс. га. Лесистость Западно-Казахстанской

области (ЗКО) составляет 0.66%, к 2020 г. планируется увеличить данный показатель до 0.68% или 103.3 тыс. га. Леса ЗКО являются одним из главных элементов экологического каркаса территории, выполняют водоохранные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и другие функции. Лесной фонд области располагается в различных лесорастительных условиях – от степей до пустыни, отличается большим древесно-кустарниковым разнообразием. Резко-континентальный климат, преобладающий на большей части территории области, обуславливает жесткие лесорастительные условия, затрудняющие воспроизводство лесов и лесоразведение. В этой связи изучение и пропаганда положительного опыта лесовосстановления и сохранения существующих лесов являются весьма актуальными.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В полевой период 2015 – 2016 гг. исследовано полустационарным способом три ключевых объекта в ЗКО, из них два объекта представляют собой уникальный по научной ценности исторический опыт XIX – XX вв. по искусственному воспроизводству лесов в жестких сухостепных и полупустынных условиях (рисунок).



Карта-схема Западно-Казахстанской области с ключевыми участками: 1 – опытные посадки Джаныбекского стационара, 2 – осинник на горе Большая Ичка, 3 – Першинский лес

## АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ В АРИДНЫХ УСЛОВИЯХ

Проанализированы литературные источники, обобщены результаты собственных исследований. Анализ лесного фонда ЗКО проводили по материалам учёта лесного фонда. Пробные площади закладывали по отраслевому стандарту 56-69-83 (1984). Конструкции насаждений, их ажурность в различных частях вертикального профиля определяли глазомерно, исходя из рекомендаций М. А. Дудорева (1984) по строению лесных полос. Возраст насаждений определялся с помощью возрастного бурава Haglof. Высота деревьев определялась с помощью лазерного высотомера Nikon Foresrty Pro. Диаметр деревьев измерялся лесной мерной вилкой. Были учтены основные положения и принципы методик, широко применяемых в лесоводственных исследованиях, а также при изучении естественного возобновления (Сукачев, Зонн, 1961; Анучин, 1982).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные государственного учёта лесного фонда на 01.01.2016 г. показывают, что общая площадь лесного фонда ЗКО составляет 216.7 тыс. га (1.4% территории области), в том числе покрытая лесом 100.8 тыс. га, процент лесистости области составляет 0.66%, по мировой классификации область является безлесной. Площадь государственного лесного фонда за последние годы изменений не претерпела (на 01.01.2013 г. – 215.5 тыс. га, на 01.01.2014 г. – 215.5 тыс. га, на 01.01.2015 г. – 215.3 тыс. га). Площадь, покрытая лесом, составляет 47% от площади государственного лесного фонда или уменьшилась на 2.1 тыс. га по сравнению с уровнем 2014 г. из-за лесных пожаров, произошедших на ее территории (на 01.01.2013 г. – 102.9 тыс. га, на 01.01.2014 г. – 103.0 тыс. га, на 01.01.2015 г. – 102.9 тыс. га).

Лесные насаждения в основном расположены в поймах рек Жайык (Урал) и Елек (Илек), небольшими колками по балкам и понижениям Чингирлауского района, в межбарханных понижениях Бокейординского района, а также представлены защитными насаждениями железнодорожных и автомобильных дорог, по берегам каналов и водохранилищ, в песках. Ежегодно силами лесной охраны проводятся лесокультурные работы в целях увеличения покрытой лесом площади, приживаемостью 49.8 – 67.5%. На 01.01.2016 г. по категориям земель лесной фонд области представлен равнинными лесами, включая запретные лесные полосы по берегам рек, озёр, водохранилищ, каналов и других водных объектов – 92007 га. Далее следуют поле-почвозащитные леса – 67341 га; противозерозийные леса – 23639 га; защитные лесные полосы вдоль автомобильных дорог общего пользования, международного и республиканского значения – 14440 га; государственные защитные лесные полосы – 9857 га; городские леса – 7039 га; зеленые зоны населенных пунктов и лечебно-оздоровительных учреждений – 2383 га. Покрытая лесом площадь представлена следующими главными породами: тополем чёрным (осокорем) (*Populus nigra* L., 1753) и тополем белым (*Populus alba* L., 1753) – 41.9%, ильмовыми (*Ulmus laevis* Pall., *Ulmus pumila* L.) – 22.6%, ветлой (ива белая) (*Salix alba* L., 1753) – 12.0%, берёзой бородавчатой (*Betula pendula* Roth) и осинкой (*Populus tremula* L., 1753) – 1.8%, дубом (*Quercus robur* L., 1753) – 2.4%, кустарниками и тальниками (*Rhamnus cathartica* L. 1753, *Lonicera tatarica* L., *Rosa canina* L., 1753, *Crataegus sanguinea* Pall. 1784, *Euonymus verrucosus* Scop. 1771) – 14%. В области

имеются 615 га хвойных пород (сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris* L., 1753). В подлеске встречаются тёрн (*Prunus spinosa* L., 1753), бересклет, боярышник, крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill., 1768), бузина чёрная (*Sambucus nigra* L., 1753), клён татарский (*Acer tataricum* L., 1753), таволги (*Spiraea crenata* L., *Spiraea hypericifolia* L.), раkitник русский (*Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Wolf., 1824) и некоторые другие кустарники. В целях увеличения лесопокрытых лесом площадей в 2015 г. проведена посадка лесных культур на площади 250 га и созданы придорожные лесные полосы вдоль автомобильных дорог республиканского и местного значения на 100 га, а также проведено закрепление песков посадкой леса на площади 150 га в Бокейординском и Зеленовском районах.

Современное состояние лесов – результат многовекового воздействия человека. В исторической ретроспективе территория ЗКО была почти безлесной, и лесистость колебалась в пределах 0.5%. Имеются данные ученых описательного характера без площадных характеристик, где указывается, что на исследуемой территории лесистость была значительно большей в сравнительно недавнее историческое время (последние два-три столетия) (Иванов, 1960; Петренко и др., 2001). Однако при широком распространении лесов в прошлом говорить о сплошной облесенности всей территории нет оснований. Быстрое сокращение лесопокрытой площади шло на протяжении последних двух-трех веков в связи с хищническим уничтожением лесов человеком. В конце XX в. – начале XXI в. наблюдается некоторый рост воспроизводства лесов и лесоразведения в рамках реализации природоохранных мероприятий по различным государственным программам. Уже в 2007 г. площадь государственного лесного фонда ЗКО составила 206.1 тыс. га, в том числе покрытая лесом 95.5 тыс. га. Лесистость области составила около 0.6%. В 2007 г. проведены посадки придорожных лесных полос на площади 200 га, также осуществлено закрепление песков в объеме 150 га, предусмотренных Планом мероприятий по реализации Программы «Жасыл ел». За годы земельной реформы площади земель лесного фонда выросли на 7.3 тыс. га, в основном в связи с передачей в его состав земель, находившихся ранее во временном землепользовании сельскохозяйственных предприятий. В структуре земельных угодий лесного фонда ЗКО на 1 ноября 2015 г. из 216 тыс. га сельскохозяйственные угодья составили 37.8 тыс. га (17.5%), лесные площади и древесно-кустарниковые насаждения – 155.6 тыс. га (72.0%) и прочие земли – 22.6 тыс. га (10.5%). В 2016 г. земли лесного фонда в целом по ЗКО увеличились на 0.7 тыс. га за счет других категорий земель. Несмотря на проведение противопожарных мероприятий, более 200 тыс. га государственного лесного фонда подвержены угрозе возникновения лесных пожаров, высока вероятность возникновения пожаров в степных массивах и на сельскохозяйственных угодьях. За период с 2013 по 2015 г. зарегистрировано 75 лесных пожаров. В 2015 г. на территории государственного лесного фонда допущено 50 случаев пожаров на лесопокрытой площади 2.8 тыс.га. Для безлесной территории, где леса являются природным достоянием, этот показатель является достаточно высоким. Наибольшую площадь составляют лесные пожары, возникшие по причине перехода степных пожаров на территорию государственного лесного фонда.

## АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ В АРИДНЫХ УСЛОВИЯХ

По состоянию на 1 января 2014 г., основные очаги вредителей и болезней леса находятся в ЗКО на площади 11.2 тыс. га. По видовому составу вредителей очаги представлены звездчатым пилильщиком-ткачом (*Acantholyda posticalis* Matsumura, 1912) на площади – 277 га, непарным шелкопрядом (*Lymantria dispar* Linnaeus, 1758), ильмовым ногохвостом (*Uropus ulmi* Schiff.), листоверткой (*Steganoptycha aceriana* Dp.) осиновой златкой (*Poecilnota variolosa* Paykull, 1799) и другими. В связи с этим необходима организация системы мониторинга за состоянием лесных ресурсов. Искусственные насаждения в ЗКО представлены в основном посадками вяза приземистого (*U. pumila* L.), он в засушливых условиях региона оказался все же неустойчивым. Хотя в области отмечается рост лесистости территории, состояние полезащитных лесных насаждений вызывает серьезную тревогу. Лесополосы, находящиеся на грани гибели и погибшие, занимают свыше 90% насаждений. Большинство придорожных насаждений шириной около 60 м состоят из вяза приземистого, созданных рядовым способом, а полосы вдоль железных дорог представлены кулисно-коридорными посадками. Культуры вяза приземистого растут плохо и в большей части суховершинят. В целом многие оставленные без ухода лесные культуры, не обеспеченные достаточной площадью питания, снизили приросты, суховершинят и находятся в расстроенном состоянии. Кроме того, выявлено, что вяз приземистый проявляет свойство агрессивного внедренца по отношению к близлежащей молодой залежи. Он способен вытеснять травянистую растительность и превращать бывшие поля в густые заросли. Большинство лесопосадок не имеют признаков систематического лесохозяйственного ухода, в основном захламливаются сухостоем, что, в свою очередь, в значительной степени повышает их пожароопасность. Картина состояния лесополос в разных природных зонах области примерно одинаковая, за исключением песчаных полупустынь, где насаждения более устойчивы.

Несколько обособленно стоят леса на Нарын-песках ЗКО. Они находятся в междуречье рек Волги и Жайык, и, по существу, являются как бы оазисом среди сухих степей Прикаспия.

Общая площадь Урдинского государственного учреждения по охране лесов и животного мира – 104 тыс. га. Расположен он на песках различного рельефа, которые можно подразделить на следующие категории: высокобугристые пески – 26.8 тыс. га, пологобугристые пески – 42.9 тыс. га, мелкобугристые пески – 11.6 тыс. га, плоскоравнинный, равнинный, равнинно-волнистый и волнисто-равнинный рельеф – 22.7 тыс. га. Лесопокрываемая площадь Урдинского государственного учреждения по охране лесов и животного мира занимает всего 415 га, в том числе естественного происхождения 228 га (тополь нарынский, *Populus hybrida* М. В. и лох узколистный, *Elaeagnus angustifolia* L., 1753) и искусственного происхождения – 187 га (главным образом сосна обыкновенная, *P. sylvestris*). К прогалинам отнесены 81 тыс. га. Из них 15% – это котловины выдувания между высоко- и пологобугристыми песками, которые могут быть облесены. Площадь прогалин с равнинным рельефом – 15 тыс. га, на 2 тыс. га из них могут быть созданы полезащитные полосы. В ЗКО последнее лесоустройство государственного лесного фонда было проведено в 1992 г. За прошедший период в государственном лесном фонде произошли существенные изменения по многим таксационным показателям.

Одной из многих проблем лесного хозяйства ЗКО является усыхание пойменных лесов р. Жайык, состоящих из главных лесообразующих пород – тополей. Специалисты Управления природных ресурсов и регулирования природопользования ЗКО считают, что одной из причин массового усыхания тополей является снижение уровня грунтовых вод, а также маловодье р. Жайык. Еще в 1938 г. в пойме реки наблюдался резко выраженный процесс гибели древесных пород, главным образом ветлы и осокоря (Фурсаев, Хвалина, 1946). В верховьях реки этот процесс был почти не заметен, в низовьях же он был обычен. Авторы связывали это с ксерофитизацией поймы, наблюдававшейся в те годы. Ими было отмечено, что ксерофитизация пойм имеет место и в других реках Юго-Востока России, где констатировалось усыхание лесов. Основная причина – пониженный подъем вод, свойственным тем годам. В 30-е гг. XX в. наблюдалось резкое падение как подъема полых вод, так и уровня вод в меженное время, что связывалось с общеклиматическими условиями тех лет. Учеными Западно-Казахстанского государственного университета имени М. Утемисова в 1998 – 2016 гг. были проведены исследования состояния пойменных сообществ р. Жайык в пределах ЗКО (Петренко и др., 2001; Мамышева, Дарбаева, 2014). Они показали, что наблюдается ухудшение их экологического состояния, площадь коренных пойменных сообществ сократилась на 40%, повсеместно наблюдается суховершинность и уменьшение густоты крон. Дубравы подвержены усыханию на 70%, подрост дуба почти отсутствует. Тополевые сообщества сократились на 30 – 50%, сокращается ареал распространения ветловников (*S. alba*). На протяжении 100 км по пойме р. Жайык кленовые (*Acer negundo* L., 1753) и ясеневые (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) сообщества занимают большинство ниш пойменного леса, являясь антропогенными, чужеродными, вторичными сообществами.

Естественная лесная растительность ЗКО представлена следующими группами: пойменные леса, колки песчаных массивов и понижений лиманного типа, байрачные леса (Иванов, 1960; Воронкова, 2012). Характерной особенностью этих лесорастительных условий является близкое расположение пресных грунтовых вод или же дополнительное увлажнение речными, дождевыми и талыми водами. К пойменным лесам относятся осинник ежевичный в долинах рек Жайык и Куагаш, березняк хвощевой в пойме р. Куагаш. К колкам песчаных массивов относятся березняки и осинники в урочищах Караагаш, Каратал, Кандыкты, «Петровские пески». К колкам понижений лиманного типа относятся осинники у пос. Жемшин, в овраге Абышсай. К байрачным лесам относятся осинники на склонах гор Большая Ичка, Цыган, Актау, в урочищах Сегизсай, Каинжар, Еменжар. Многие из них входят в состав фонда государственного учреждения по охране лесов и животного мира (например, урочище Караагаш), либо находятся в составе особо охраняемых природных территорий (например, осинник на горе Большая Ичка), но в то же время имеются лесные оазисы, находящиеся на землях сельскохозяйственного назначения и оставшиеся без надлежащей охраны (например, осинник на горе Цыган). Эти леса, расположенные на землях крестьянско-фермерских хозяйств и других сельскохозяйственных формирований, подвергаются выпасу скота, беспорядочным рубкам и пирогенному воздействию.



## АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ В АРИДНЫХ УСЛОВИЯХ

В целях определения экологического состояния лесов ЗКО были проведены исследования и заложены пробные площади на базе Джаныбекского стационара, в Першинском лесном колке, на территории особо охраняемой природной территории «Гора Большая Ичка».

*Опытные посадки Джаныбекского стационара (ранее принадлежали Институту лесоведения Российской академии наук).* Казахстанская часть стационара занимает 884 га и представляет собой натурную модель адаптивного научно обоснованного природообустройства в аридных регионах с комплексным почвенным и растительным покровом. В составе насаждений выявлено 43 вида деревьев и кустарников из 27 родов и 18 семейств. В целом ситуацию, в которой находится казахстанская часть стационара, нельзя признать критической. Массовой гибели древесных растений не наблюдается. На многих участках отмечается наличие молодого подроста деревьев и кустарников, что свидетельствует о потенциальной возможности самовозобновления лесозащитных посадок. 65-летний опыт Джаныбекского стационара показывает возможность долговременного произрастания лесных культур различного функционального назначения на всех типах почв (Сапанов, 2003). При недоступных грунтовых водах (на солончаковых солонцах и светло-каштановых почвах) лесные культуры создавались в основном из вяза приземистого в виде лесных полос с различным количеством рядов. К настоящему времени 56 – 65-летние деревья вяза в культурах находятся в различной степени сохранности в зависимости от лесоводственных и агротехнических уходов. Вяз повсеместно суховершинит. Максимальная высота деревьев 5 – 12 м. Наилучшая сохранность вязовых культур отмечается при периодических посадках их на пень с последующим воспитанием порослевых генераций. На стационаре имеются культуры 3–4-й генерации, которые при прижизненных агротехнических уходах в междурядьях будут еще сохраняться достаточно долго. Этот опыт лесовыращивания применим для распространения на любые зональные автоморфные типы почв сухой степи и полупустыни. Иное дело – выращивание лесных культур на больших падинах. Здесь возможно выращивание многих лесных пород из-за возможности десукции из пресной линзы грунтовых вод. В дендрарии стационара с 1951 г. богарной акклиматизации подверглось более 200 видов деревьев и кустарников. К 1970-м гг. сохранилось около 120 видов, к 1990-м гг. – менее 100 видов. Причиной гибели многих пород является увеличивающееся засоление пресной линзы. Особенно ярко это проявляется в массивных культурах дуба черешчатого (Сапанов, 2003, 2005). В этой связи нами были проведены лесотаксационные работы на наиболее характерных участках. Внизу приведено описание одной из заложённых пробных площадей.

*Пробная площадь № 1.* Культуры дуба черешчатого с яблоней лесной 1952 г. посадки. В 1994 г. были проведены сплошнолесосечные рубки на порослевое возобновление. В 21-летнем возрасте на каждом пне в процессе самоизреживания сохранилось по 2-3 порослевинны отличного состояния. Средняя высота дуба 8.6 м при диаметре 8.7 см. Во втором ярусе – яблони высотой 6.1 м. В процессе порослевого возобновления на участок внедрили жимолость татарская (высота 1.6 м), смородина золотая (1.7 м), ирга круглолистная (3 м). Общая вертикальная сомкну-

тость около 95%, насаждение мертвопокровное, лишь в окнах встречается овсяница валлисская, полынь австрийская, лапчатка серебристая (*Potentilla argentea* L., 1753), ромашник тысячелистниковый (*Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Schultz- Bip.). Резкое уменьшение десукции деревьев из почвогрунта за счет сплошных рубок намного улучшило общее состояние порослевого дуба. Однако и здесь вскоре произойдет увеличение минерализации до критического уровня (4 г/л), и дуб начнет усыхать (Сапанов, 2003). Представленный материал указывает, с одной стороны, на неизбежность гибели и распада лесонасаждений из дуба в 40 – 63-летнем возрасте, а с другой – на возможность продления его жизни воспитанием порослевого поколения.

*Першинский лес* – это искусственные насаждения на территории Зеленовского района ЗКО площадью 33 га. Першинский лес, по данным местных старожилов, был создан как охотничье угодье в конце XIX в. местным состоятельным уральским казаком по фамилии Першин (Кучеров, Ахмеденов, 2011). В годы Великой Отечественной войны Першинский лес был вырублен. В дальнейшем шло восстановление данного лесного массива. Местное население и администрация бережно относятся к Першинскому лесу. В настоящее время местное население использует его в рекреационных целях. При самой примитивной охране восстановление леса идет быстрыми темпами. Вокруг данного массива лежат пашни и залежи, а не пастбища, что является одной из причин его лучшей сохранности. Першинский лес представлен кустарниковым насаждением акации жёлтой (*Caragana arborescens* Lam., 1785) со средней высотой 1.3 м, среднее количество стеблей в кустарнике 12 шт. Древесный ярус представлен немногочисленными деревьями, среди которых *U. laevis*, *U. pumila*, на опушке изредка в единичных экземплярах встречается *P.tremula*. Доминирующим видом среди кустарников является акация, образующая густые заросли высотой до трёх метров, с проективным покрытием 90%. Среди кустарников *R. canina*, *R. majalis*, *L. tatarica*, *S. hypericifolia*. В подлеске отмечены *Fritillaria meleagroides* Patrín ex Schult. et Schult. fil., *F. ruthenica* Wikstr., *Adonis wolgensis* Stev., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Galium aparine* L., *Inula britannica* L. и другие виды. Состояние леса можно оценить как отличное, с незначительным количеством усыхающих кустарников. Встречаются единично семенное возобновление вяза шершавого (*Ulmus glabra* Huds.) высотой 2.2– 3.0 м и небольшое присутствие клёна татарского высотой 1.2 – 2.3 м. Была заложена пробная площадка размером 20×20 м, где зарегистрирован 81 куст акации жёлтой. Вертикальное проективное покрытие 100%. Участок насаждений мертвопокровный, по опушке растут липучка обыкновенная высотой 10 – 15 см и овсяница валлисская высотой 25 – 30 см. Очень низка степень их проективного покрытия – около 10%. На прилегающей к лесу залежи в качестве доминанта в растительном покрове выступает *Stipa capillata* L. С меньшим обилием встречается *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr. Субдоминантами являются *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin и *Artemisia lerchiana* Web.ex Stechm. Среди злаков на залежи довольно обильны и участвуют в формировании мозаичной структуры растительных сообществ *Apropyrum pectiniforme* Roem. et Schult., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Poa bulbosa* L., *P. angustifolia* L., *Elytrigia repens* L., Nevski. Отдельными небольшими фрагментами на залежи также

## АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ В АРИДНЫХ УСЛОВИЯХ

отмечены житняковые (*Apropyrum pectiniforme* Roem. et Schult.) сообщества с субдоминантом полынью австрийской и типчаково-грудницевые сообщества *Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin.

Осинник горы Большая Ичка со своеобразными ветвящимися снизу осинами (*P. tremula*) произрастает на средней части склона. Осинник многократно выгорал, однако всегда восстанавливался порослевым путем. Таксация насаждений проводилась в древостое шириной 50 – 100 м. Здесь кроме осины встречаются *U. laevis*, *S. alba*, *Salix triandra* L. На одном участке средний диаметр осины 9.9 см, средняя высота 5.6 м. Возраст 23 года. На другом – средний диаметр 25.2 см, средняя высота 5.8 м. Сомкнутость крон 0.7 – 0.8. Северные и восточные склоны заняты разнообразными кустарниками из родов *Spirea*, *Amigdalus*, *Cerasus*. В составе травостоя заросли крапивы жгучей (*Urtica urens* L.), подмаренника цепкого, конопля сорной (*Cannabis sativa* var. *ruderalis* Janisch. S. Z. Liou). Многие деревья обвиты лианой – паслёном сладко-горьким (*Solanum dulcamara* L.) и хмелем (*Humulus lupulus* L.). Под пологом леса сохранились редкие лесные виды: ветреница лесная (*Anemone sylvestris* L.), шпажник черепитчатый (*Gladiolus imbricatus* L.), Melissa (*Melissa officinalis* L., 1753), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), ежевика сизая (*Rubus caesius* L., 1753), норичник шишковатый (*Scrophularia nodosa* L., 1753), гравилат городской (*Geum urbanum* L.), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.), чистец лесной (*Stachys sylvatica* L.) и др. На щебнистых склонах встречаются выходцы с юга, северного лугового разнотравья и меловые эндемики. Из кальцефилов обычны: *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng. Syst., 1825, *Silene cretacea* Fisch. in Spreng. Syst. Veg. II., 1825, *Anthemis trotziana* Claus ex Bge. Delect. sem. Dorpat. 1847, *Matthiola fragrans* (Fisch.) Bunge, 1839, *Anabasis cretacea* Pall. It. I. 1771 и др.

Как видим, необходимо продолжение исследования на выделенных нами ключевых участках для получения полноценных научных данных о состоянии и механизмах выживания естественных и искусственных насаждений в столь суровых климатических условиях.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено комплексное исследование условий местопроизрастания искусственных и естественных лесных экосистем в Западном Казахстане. Отмечено некоторое уменьшение лесопокрытой площади за счет гибели лесных культур и уничтожения древостоев лесными пожарами. Выявлено, что в пойменных лесах р. Жайык происходит повсеместное внедрение чужеродных видов деревьев и кустарников, состояние естественных дубрав и тополельников неуклонно ухудшается.

Предлагается восстановление видового разнообразия нарушенных лесных экосистем проведением мероприятий по улучшению естественного возобновления в них, а вместо уничтоженных массивов – создание лесных культур куртиноколкового типа с акцентом на аборигенных представителей древесно-кустарниковой растительности.

Установлена необходимость комплексного мониторинга уникальных лесных оазисов и проведение инвентаризации полезащитных лесонасаждений с оценкой их состояния и правового статуса. В наиболее ценных старовозрастных лесных

массивах необходимо определить механизмы их длительного существования для выработки новых методов создания устойчивых лесонасаждений. Также необходима подготовка предложений по их включению в реестр особо охраняемых природных территорий.

В целях формирования устойчивого агролесомелиоративного каркаса необходимо проводить облесение оврагов, пойм малых рек, склонов сыртов, участков с почвами легкого механического состава с близким залеганием пресных грунтовых вод. Также необходимо усилить охрану лесных форпостов и способствовать их экологической реабилитации после пожаров, незаконных рубок и выпаса скота.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке МОН РК (проект № 4037/ГФ4 «Изучение аридных экосистем в условиях изменения климата и антропогенного воздействия с целью адаптации способов землепользования»).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н. П.* Лесная таксация. М. : Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
- Воронкова Е. В.* Байрачные дубравы бассейна среднего течения р. Урал как ключевые ботанические территории Западно-Казахстанской области // Поволж. экол. журн. 2012. № 4. С. 459 – 463.
- Дудоров М. А.* Лес и поле. Саратов : Приволж. кн. изд-во, 1984. 166 с.
- Иванов В. В.* Рощи и колки Северного Прикаспия // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1960. Т. 92, № 2. С. 136 – 144.
- Кучеров В. С., Ахмеденов К. М.* Першинский лес – как объект мониторинга плодородия почв степной зоны Западно-Казахстанской области // Почвоведение и агрохимия. 2011. № 1. С. 78 – 82.
- Мамышева М. В., Дарбаева Т. Е.* Экологическая оценка состояния дубрав среднего течения реки Урал // Вестн. Казахстан. нац. ун-та. Сер. биологическая. 2014. № 1. С. 85 – 89.
- ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки / Гос. комитет СССР по лесному хозяйству. М., 1984. 59 с.
- Петренко А. З., Джубанов А. А., Фартушина М. М., Чернышев Д. М., Тубетов Ж. М.* Зеленая книга Западно-Казахстанской области. Кадастр объектов природного наследия. Уральск : Изд-во Зап.-Казахстан. гос. ун-та, 2001. 194 с.
- Сапанов М. К.* Экология лесных насаждений в аридных регионах. Тула : Гриф и К, 2003. 248 с.
- Сапанов М. К.* Причины усыхания культур дуба черешчатого на гидроморфных лугово-каштановых почвах Северного Прикаспия // Лесоведение. 2005. № 5. С. 10 – 17.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. 104 с.
- Фурсаев А. Д., Хвалина Н. Я.* Характер растительности долины р. Урала от Уральского до Каспия // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1946. Т. 16, вып. 1. С. 123 – 145.

УДК 582.594:581.16(470.13)

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW.  
(ORCHIDACEAE, MONOCOTYLEDONES)  
НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА**

**И. А. Кириллова<sup>1</sup>, С. В. Пестов<sup>1,2</sup>, Д. В. Кириллов<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН  
Россия, 167982, Республика Коми, Сыктывкар, Коммунистическая, 28*

<sup>2</sup> *Вятский государственный университет  
Россия, 610000, Киров, Московская, 36  
E-mail: kirillova\_orchid@mail.ru*

Поступила в редакцию 05.05.16 г.

**Репродуктивная биология *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) на северной границе ареала.** – Кириллова И. А., Пестов С. В., Кириллов Д. В. – Приводятся данные по изучению репродуктивной биологии *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae) в Республике Коми, где вид находится на северной границе ареала. Опылителями *C. guttatum* в регионе являются пчелы *Lasioglossum calceatum* и *L. brevicorne*. Эффективность опыления составляет 21%. Семена *C. guttatum* – одни из наиболее крупных среди семян орхидных региона (1.11×0.22 мм). Размеры семян зависят от условий произрастания материнских растений. Семенная продуктивность особей этого вида довольно высокая: одна коробочка содержит в среднем 5 тыс. семян, причем более 88% семян – полноценные. Урожай семян составляет 2 – 22.6 тыс. шт./м<sup>2</sup>.

*Ключевые слова:* *Cypripedium guttatum*, Orchidaceae, плод, опыление, семена, ценопопуляции.

**Reproductive biology of *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) at the northern border of its habitat.** – Kirillova I. A., Pestov S. V., and Kirillov D. V. – The paper presents data on the reproductive biology of *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae) in the Komi Republic, at the northern border of its habitat. Bees (*Lasioglossum calceatum* and *L. brevicorne*) are pollinators of *C. guttatum* in the region. The pollination efficiency is 21%. *C. guttatum* seeds are the largest ones among those of other orchid species in the region (1.11×0.22 mm). The size of seeds depends on the growing conditions of mother plants. The seed productivity of *C. guttatum* is rather high: every fruit contains 5 thousand seeds on the average, and more than 88% of them are of high quality. The seed crop is 2 – 22.6 thousand seeds per square meter.

*Key words:* *Cypripedium guttatum*, Orchidaceae, fruit, pollination, seeds, coenopopulation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-117-127

## **ВВЕДЕНИЕ**

Семейство Orchidaceae – одно из интереснейших с точки зрения биологии и экологии семейств покрытосеменных растений, но наши знания об орхидных северных территорий до сих пор остаются неполными, особенно это касается некоторых аспектов их репродуктивной биологии. Существует дефицит информации о семенной продуктивности отдельных видов орхидных из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке

(Блинова, 2008; Arditti, Ghani, 2000), об опылителях определенных видов, а для большинства орхидных умеренных широт вообще отсутствуют сведения об их репродуктивных характеристиках (Блинова, 2009).

Объектом нашего исследования стал *Cypripedium guttatum* Sw. (башмачок пятнистый) – многолетнее длиннокорневищное растение. Голарктический бореальный вид. Общий ареал его охватывает Восточную Европу, Азию и Северную Америку. В России встречается в центральных, восточных и северо-восточных районах европейской части, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке, Камчатке и Сахалине (Аверьянов, 1999). В Республике Коми проходит северо-западная граница его ареала, он встречается в южных районах региона, на Тимане и Урале (Мартыненко, 1976). Кальцефил, растет в хвойных и смешанных лесах, часто заболоченных, по низинным и переходным болотам, на облесенных и осыпных известняковых склонах. *C. guttatum* включен в Красную книгу Республики Коми (2009) и других 42 регионов России (Вахрамеева и др., 2014). Вид размножается в основном вегетативным способом (Татаренко, 1996), но способен и к семенному размножению.

Целью нашей работы стало изучение репродуктивных характеристик вида на северной границе его ареала (Республика Коми), где до этого подобных работ не проводилось.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Республика Коми расположена на северо-востоке европейской части России. Протяженность ее с юга на север составляет 785 км, с запада на восток – 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина).

Исследования проводили в 2004 – 2015 гг. в разных частях региона. Изучено 25 ценопопуляций (ЦП) *C. guttatum*, часть из них – в течение ряда лет. За счетную единицу принимали парциальный побег. Условные онтогенетические состояния побегов выделяли по ранее разработанным для данного вида ключам (Тетерюк, 2003).

Состав опылителей изучали на выходах известняков Южного Тимана в 2009 – 2010 гг. Для сбора насекомых в период активного цветения применяли метод ручного сбора. Помимо отлова активных опылителей, учитывали насекомых, обнаруженных в губе-ловушке цветков *C. guttatum*.

Процент плодообразования, семенную продуктивность и морфометрию семян изучали в 7 ЦП вида: ЦП 1 – заболоченный сосново-берёзовый хвощово-осоково-сфагновый лес на притеррасном участке поймы р. Сысола (Вычегодско-Мезенская равнина (ВМР)); ЦП 2 – облесенная крайка хвощово-вахтovo-сфагнового болота в пойме р. Дырнос (ВМР); ЦП 3 – край ельника разнотравного и болота хвощово-вахтovo-сфагнового в пойме р. Тылаю (ВМР); ЦП 4 – сосняк разнотравно-зеленомошный в окрестностях д. Коччойяг (ВМР); ЦП 5 – выходы известняков по левому берегу р. Сойва, еловое редколесье разнотравно-зеленомошное на склоне юго-западной экспозиции (Южный Тиман); ЦП 6 – выходы известняков по право-

му берегу р. Омра, травяно-моховые сообщества на северо-западном склоне (Южный Тиман); ЦП 7 – выходы известняков на левому берегу р. Печора, напротив устья р. Большой Шежим, еловое разнотравно-зеленомошное редколесье (Северный Урал).

Для изучения морфометрии семян был использован световой микроскоп МСП-2 с цифровой видеокамерой ТС-500 («ЛОМО», Россия). Измерения проводили в программе TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени (VS) и зародыша (VE), долю воздушного пространства в семени (AS), как было предложено ранее (Arditti et al., 1979; Nealey et al., 1980), цвет и форму семенной кожуры у 40 – 50 выполненных семян из каждой выборки. Для определения качества семян была взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП) и произведена оценка на предмет наличия (отсутствия) зародыша. Неполноценными считали семена без зародыша. Подсчет количества семян в коробочках проводили с применением оригинальной методики (Кириллова, Кириллов, 2015). В каждой ЦП подсчитаны семена в 5 – 10 коробочках. В работе использовали такие показатели, как реальная семенная продуктивность (Вайнагий, 1974; Левина, 1981) и урожай семян (Работнов, 1960).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*C. guttatum* представлен в Республике Коми ЦП с разной численностью побегов – от нескольких десятков до нескольких тысяч. Вид размножается в основном вегетативно, за счет интенсивного ветвления корневища формируются обширные клоны-куртины, насчитывающие десятки или сотни побегов, которые могут достигать размера нескольких десятков квадратных метров. Средняя плотность таких скоплений в регионе составляет от 12 до 100 побегов на 1 м<sup>2</sup>.

Начало вегетации *C. guttatum* в Республике Коми приходится на конец мая. Разворачивание листьев происходит в начале июня, цветение приходится на конец июня. *C. guttatum* цветет позднее *Cypripedium calceolus* L., поэтому поздние весенние заморозки, которые оказывают основное отрицательное воздействие на семенную репродукцию *C. calceolus* в регионе, повреждая бутоны или уже раскрытые цветы (Кириллова и др., 2012), не оказывают такого влияния на *C. guttatum*.

Цветки *C. guttatum* одиночные. Прицветники (брактеи) листовидные или продолговато-ланцетные, в Республике Коми их длина составляет 3 (1.0 – 6.0) см, ширина – 1 (0.3 – 2.3) см. Губа – розовая, 2 (0.8 – 2.5) см длиной, 1.3 (0.8 – 2.5) см шириной и 1.5 (1.0 – 2.8) см высотой. Наружный верхний листочек околоцветника яйцевидный, заостренный, в среднем 2.5 (1.6 – 3.8) см длиной и 2 (0.8 – 2.5) см шириной, с фиолетово-розовыми пятнами. Два листочка внутреннего круга околоцветника продолговатые, голые, белые, с крупными фиолетово-розовыми крапинками, 1.8 (1.1 – 2.5) см длиной и 0.7 (0.4 – 1.3) см шириной. Синсепалум 1.5 (1.0 – 2.2) см длиной и 0.7 (0.4 – 1.1) см шириной. Морфометрические признаки цветка практически не меняются в разных частях региона. Цветки *C. guttatum* относятся к типу гомогамных полулушшек с обманной аттракцией (Фегри, Пейл, 1982). Развитие такого типа цветков сопровождалось размерным отбором наиболее эффек-

тивных опылителей, так как попавшие в цветок-ловушку насекомые должны выбраться через боковые отверстия определенного размера.

Сведения о составе опылителей *C. guttatum* носят противоречивый характер. В Китае и Северной Америке его опыляют мелкие пчелы семейства Halictidae рода *Lasioglossum* и мухи-журчалки (Bänzinger et al., 2005; Argue, 2012). Однако исследователи на Южном Урале отмечают преобладание настоящих мух (Ишмуратова и др., 2005) и мошек (Кривошеев, Ишмуратова, 2012). К второстепенным посетителям цветков *C. guttatum* отнесены листоеды без указания вида, что не позволяет определить их роль в жизни растения. Вполне вероятно это могли быть случайные посетители, потому что питание листоедов орхидными не отмечено (Беньковский, 2011).

Наиболее частыми посетителями *C. guttatum* на Южном Тимане по материалам наших наблюдений в 2009 – 2010 гг. являлись мухи-журчалки из семи видов (табл. 1). Изредка в цветках встречались пчелы-галикты *Lasioglossum calceatum* и *L. brevicorne*. Однако именно представители этого рода, вероятно, являются специализированным опылителем башмачков в таёжной зоне Республики Коми. На цветках *C. calceolus* в регионе отмечены еще *Andrena lapponica* (Кириллова и др., 2012), однако они крупнее по размерам и вряд ли могут проникать внутрь цветка *C. guttatum*. Журчалки являются второстепенными опылителями, поскольку отмечено большое число случаев обнаружения мертвых особей в губе цветка, что указывает на трудности в ориентации мух в замкнутом пространстве (Кириллова и др., 2012; Bänzinger et al., 2005). Комплекс опылителей *C. guttatum* в Республике Коми существенно отличается от состава посетителей, выявленных в Башкирии (Кривошеев, Ишмуратова, 2012), и сходен с данными по Китаю и Северной Америке (Bänzinger et al., 2005; Argue, 2012). Можно отметить, что размер особей насекомых посетителей *C. guttatum* меньше, чем у *C. calceolus*, что связано с размерами входного отверстия цветка (рис. 1).

Таблица 1

Видовой состав посетителей цветков *Cypripedium guttatum*

Виды опылителей	Длина тела, мм	Ширина тела, мм
Hymenoptera		
<i>Lasioglossum calceatum</i> Scopoli, 1763	8.5–10	1.75
<i>Lasioglossum brevicorne</i> Schenck, 1870	5–6	1.5
Diptera		
<i>Dasysyrphus venustus</i> Meigen, 1822	8–10	2
<i>Epistrophe nitidicollis</i> Meigen, 1822	8–10	2.5
<i>Eupeodes luniger</i> Meigen, 1822	8	2.5
<i>Melanostoma mellinum</i> Linnaeus, 1758	5–7	1.75
<i>Parasyrphus annulatus</i> Zetterstedt, 1838	6–8	1.5
<i>Pipizella varipes</i> Meigen, 1822	5.5	1.25
<i>Sphaerophoria scripta</i> Linnaeus, 1758	7.25	2

Процент завязавшихся плодов *C. guttatum* в регионе составляет от 3.0 до 60.5% (в среднем 21.0%) (рис. 2). В целом по ареалу вида отмечены следующие



показатели: на Южном Урале – 5.0 – 8.5% (Ишмуратова и др., 2005), в Приморском крае – 26% (Татаренко, 1996), в Якутии – 0 – 44% (Афанасьева и др., 2013), в Прибайкалье – 1 – 7% (Быченко, 2009). Самая высокая доля завязавшихся плодов отмечена на выходах известняков южной экспозиции Южного Тимана в 2010 г. Вероятно, там сложились наиболее благоприятные условия для опыления растений. Иногда наблюдается повреждение уже завязавшихся коробочек ранними осенними заморозками. Такой случай был отмечен на самом севере региона (скалы по р. Уса) (Тетерюк, Паршукова, 2011), коробочки успели завязаться, но не успели созреть.

Плод *C. guttatum* – трехгранная коробочка, с многочисленными мельчайшими семенами. Длина коробочки варьирует в регионе от 15.3 до 27.6 мм, составляя в среднем по популяциям от 18.9 до 22.5 мм; ширина – 3.8 – 10.8 мм (в среднем 5.4 – 8.4 мм). Самые маленькие коробочки отмечены в ЦП 7 с Северного Урала, где условия для произрастания растений более суровые. Величина коробочек изменяется и по годам, так, в 2014 г. их размер был больше, чем в 2015 г. (табл. 2). Это может быть связано с тем, что август 2014 г. был очень теплым. В юго-западной Якутии длина коробочек этого вида варьирует от 16 до 30 мм, ширина – от 3.0 до 17.0 мм (Пестерова, Мыреева, 2011), в Центральной Якутии – длина коробочек составляет в среднем 18.6 мм, ширина – 8.26 мм (Хомутовский, Галкина, 2015).

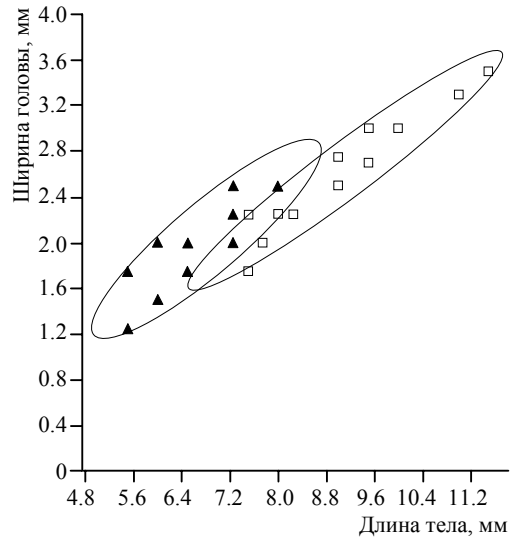


Рис. 1. Размеры тела насекомых посетителей цветков *Cypripedium guttatum* (▲) и *Cypripedium calceolus* (□) на Южном Тимане

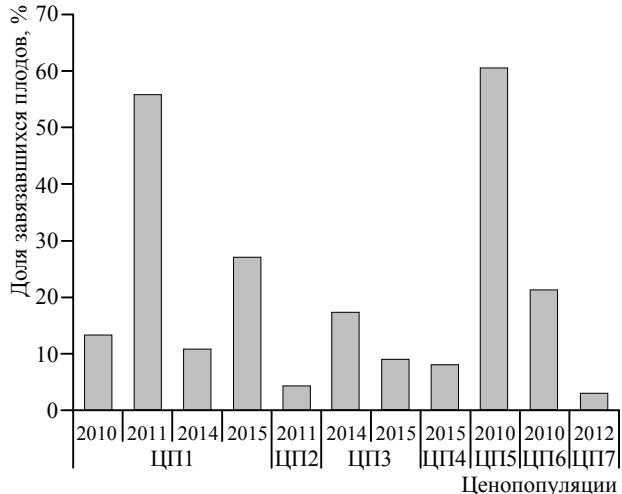


Рис. 2. Плодообразование *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

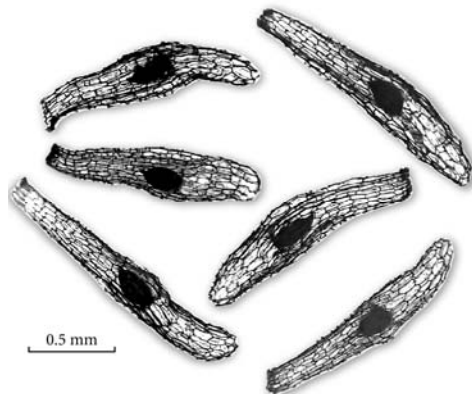
Таблица 2

Размеры плодов *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

ЦП	Год	Длина коробочки, мм	Ширина коробочки, мм
1	2011	21.3±0.3 (20.5–21.7)	6.1±0.3 (5.2–6.7)
	2014	22.5±0.5 (17.4–27.6)	8.2±0.3 (5.2–10.8)
	2015	19.6±0.73 (15.3–22.8)	7.0±0.36 (5.1–8.6)
3	2014	21.4±0.8 (17.4–25.5)	6.6±0.4 (5.2–8.3)
	2015	20.8±0.74 (17.6–24.8)	7.3±0.33 (5.1–8.3)
4	2014	22.3±0.6 (19.4–26.1)	8.4±0.2 (6.9–9.9)
	2015	19.1±0.34 (17.9–20.7)	6.7±0.16 (5.8–7.3)
6	2010	20.0±0.10 (16.0–22.0)	–
7	2012	18.9±0.86 (16.6–21.5)	5.4±0.61 (3.8–7.6)

*Примечание.* Приведены среднее значение, стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения признаков.

Семена *C. guttatum* темно-коричневого цвета, одни из самых крупных среди семян орхидных Республики Коми (Kirillova, 2012). Форма семян – сильно вытянутая удлинённая веретеновидная (индекс семени 5.15). По классификации R. L. Dressler (1993) они относятся к *Limodogum*-типу. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 3). Длина семян в регионе составляет в среднем 1.11 мм (от 0.75 до 1.43 мм), ширина – 0.22 мм (0.14 – 0.31 мм). Для

Рис. 3. Семена *Cypripedium guttatum*

Якутии приведены подобные параметры семян (Хомутовский, Галкина, 2015), в Предуралье они такой же ширины, но более короткие – 0.68 мм (Шибанова, Долгих, 2010). Зародыш семян *C. guttatum* удлинённой формы (индекс зародыша – 1.84), в регионе его размеры составляют в среднем 0.20×0.11 мм. В семени содержится в среднем 91% пустого воздушного пространства.

Размеры семян отличаются в разных частях региона (табл. 3). Наиболее крупные семена (объем семени 16.6 – 17.9×10<sup>-3</sup>) отмечены в ЦП 6 и 7, находящихся на выходах известняков северной экспозиции Южного Тимана и

Северном Урале. Размер зародыша при этом не увеличился, а увеличилась лишь доля пустого воздушного пространства в семени. Такая же закономерность, когда при ухудшении условий для произрастания растений в семени увеличивалась доля пустого воздушного пространства, была обнаружена нами и для семян другой орхидеи – *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. в Республике Коми (Кириллова, Кириллов, 2015). Можно предположить, что пустое воздушное пространство как своеобразная термостатическая прослойка защищает зародыш от низких температур. Кроме того, чем выше этот показатель, тем больше у семян парусность и плавучесть.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW.

часть, тем на более дальние расстояния они могут распространяться с помощью воды и ветра (Arditti et al., 1980).

Таблица 3

Характеристика семян *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

ЦП	Год	Семя		Зародыш		ИС	ИЗ	VS, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	VE, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	AS, %
		Длина, мм	Ширина, мм	Длина, мм	Ширина, мм					
1	2010	1.21±0.02	0.22±0.01	0.21±0.01	0.11±0.01	5.5	1.9	15.33	1.33	91.3
		1.02–1.39	0.15–0.27	0.17–0.25	0.09–0.15					
	2011	1.19±0.01	0.19±0.01	0.20±0.01	0.10±0.01	6.5	2.0	11.24	1.05	90.7
		1.07–1.31	0.14–0.23	0.15–0.26	0.08–0.13					
	C <sub>St</sub>	0.9	5.8*	2.4*	5.0*	4.7*	2.6*	–	–	–
	2014	1.05±0.01	0.23±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	4.6	1.8	14.54	1.27	91.3
0.83–1.20		0.16–0.30	0.17–0.23	0.08–0.16						
C <sub>St</sub>	8.1*	6.9*	0.1	3.8*	9.4*	3.6*	–	–	–	
2015	1.00±0.02	0.21±0.01	0.18±0.01	0.10±0.01	4.8	1.7	11.54	0.94	91.8	
	0.81–1.21	0.18–0.26	0.13–0.23	0.08–0.13						
C <sub>St</sub>	2.3*	3.3*	6.4*	3.1*	0.9	1.6				
3	2014	1.12±0.01	0.23±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	5.0	1.8	15.51	1.27	91.8
		0.83–1.28	0.18–0.29	0.17–0.23	0.09–0.14					
	C <sub>St</sub>	5.5*	3.1*	6.1*	4.4*	1.5	0.7	–	–	–
2015	1.11±0.02	0.21±0.01	0.17±0.01	0.10±0.01	5.3	1.7	12.81	0.89	93.1	
	0.85–1.26	0.13–0.23	0.13–0.23	0.08–0.13						
C <sub>St</sub>	0.22	2.7*	8.3*	5.3*	1.9	0.9	–	–	–	
4	2014	1.08±0.01	0.22±0.01	0.21±0.01	0.11±0.01	5.0	1.9	13.36	1.34	90.0
		0.92–1.25	0.18–0.28	0.18–0.25	0.09–0.14					
	C <sub>St</sub>	1.4	0.9	9.3*	3.9*	1.7	3.0*	–	–	–
	2015	0.99±0.02	0.21±0.01	0.19±0.01	0.11±0.01	4.9	1.7	11.42	1.20	89.5
0.75–1.27		0.15–0.27	0.12–0.24	0.07–0.13						
C <sub>St</sub>	3.8*	1.9	4.6*	0.9	0.9	3.1*	–	–	–	
5	2010	1.07±0.01	0.22±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	4.9	1.7	13.55	1.27	90.6
		0.90–1.20	0.18–0.28	0.16–0.23	0.09–0.14					
	C <sub>St</sub>	3.6*	2.4*	1.9	2.0	0.3	0.1	–	–	–
6	2010	1.19±0.01	0.24±0.01	0.20±0.01	0.11±0.01	4.9	1.9	17.94	1.27	92.9
		0.88–1.37	0.19–0.29	0.15–0.25	0.06–0.13					
	C <sub>St</sub>	6.7*	5.2*	1.7	1.5	0.1	2.8*	–	–	–
7	2012	1.20±0.02	0.23±0.01	0.21±0.01	0.10±0.01	5.2	2.0	16.62	1.10	93.4
		0.96–1.43	0.19–0.31	0.17–0.25	0.07–0.12					
C <sub>St</sub>	0.1	2.1*	0.7	2.5*	1.9	2.9*	–	–	–	

Примечание. В числителе – среднее значение и стандартная ошибка, в знаменателе – минимальное и максимальное значения признаков; ИС – индекс семени (отношение длины семени к ширине), ИЗ – индекс зародыша, VS – объем семени, VE – объем зародыша, AS – доля пустого воздушного пространства в семени; \* – значения критерия Стьюдента, достоверные при 95%-ном доверительном интервале.

Размеры семян отличаются и по годам. Семена в трех ЦП с Вычегодско-Мезенской равнины были изучены в 2014 – 2015 гг. В 2015 г. размер семян и зародышей несколько уменьшился.

Коробочка *C. guttatum* в Республике Коми содержит в среднем 5000 семян (минимально 178 шт., максимально 15963 шт.). В Прибайкалье (Быченко, 2009) и

Якутии (Хомутовский, Галкина, 2015) отмечено сходное количество семян в коробочке этого вида – 5636 и 4885 шт. соответственно. На Южном Урале этот показатель выше – 7728 шт. (от 3904 до 11154 шт.) (Кривошеев и др., 2014). Данный показатель меняется в зависимости от типа местообитания и погодных условий вегетационного периода (табл. 4). Так, в ЦП 1 в 2010 г. было в среднем 7.3 тыс. семян в коробочке, а в 2014 – 2015 г. – почти в три раза меньше.

Таблица 4

Семенная продуктивность *Cypripedium guttatum* в Республике Коми

ЦП	Год	Число семян в одном плоде, шт.			Доля неполноценных семян, %	Реальная семенная продуктивность, шт.		Урожай семян, шт./м <sup>2</sup>
		Среднее	min	max		Плода	Генеративного побега	
1	2010	7373.7	3751	10789	4.2	7064.3	946.6	5490.3
	2011	4316.4	2789	5388	0.9	4277.2	2378.1	18311.4
	2014	2269.6	335	5298	12.4	1988.5	216.7	1972.0
	2015	2303.3	437	3777	8.6	2104.9	568.3	3523.5
3	2014	2959.2	469	4988	1.8	2905.7	502.7	4675.1
	2015	4482.0	178	7416	2	4392.4	395.3	–
4	2014	9698.2	4637	15963	5.3	9184.0	–	–
	2015	5107.8	1070	12219	3	4954.8	396.4	2180.2
5	2010	5097.5	1629	9822	2.2	4985.8	3016.4	22623.0
6	2010	5489.5	4856	6493	3.6	5292.4	1116.7	5806.8
7	2012	–	–	–	4.7	–	–	–

Доля неполноценных семян в коробочках *C. guttatum* в Республике Коми невелика – в среднем 4.4% (от 0.9 до 12.4%) (см. табл. 4). Неполноценность семян у орхидных связывают с недостаточностью опыления, нехваткой ресурсов, повреждением фитофагами и болезнями и аномалиями в строении и развитии зародыша (Андропова, 2011). Максимальное число семян без зародышей отмечено в ЦП 1 в 2014 г. – 12.4%. Это может быть связано с холодным началом лета этого года, третья декада июня, на которую приходится массовое цветение *C. guttatum* в регионе, была холодной и сырой, неблагоприятной для опыления.

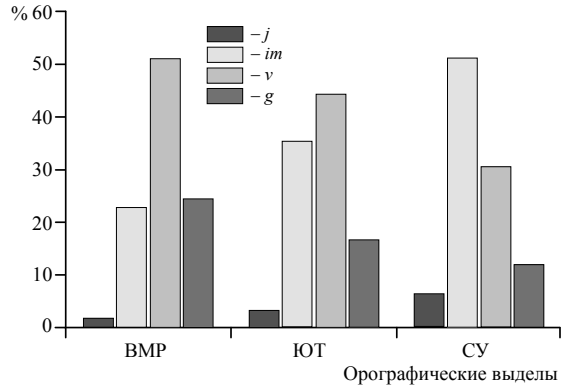
Число полноценных семян в коробочке *C. guttatum* в регионе составляет в среднем 4715 шт. На Южном Урале (Кривошеев и др., 2014) этот показатель немного выше – 5255 шт., в Центральной Якутии (Хомутовский, Галкина, 2015) близок к нашему значению – 4834 шт. Средний показатель реальной семенной продуктивности генеративного побега *C. guttatum* составил 1059 шт. Наивысшая реальная семенная продуктивность генеративного побега отмечена в ЦП 5 (на выходах известняков южной экспозиции Южного Тимана) – 3016 семян на побег. Минимальный показатель (216 семян) зафиксирован в ЦП 1 в 2014 г.

Урожай семян в ЦП вида определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности побега на среднее число генеративных побегов на 1 м<sup>2</sup>. Данный показатель составил в ЦП региона от 1.97 до 22.63 тыс. семян/м<sup>2</sup> (в среднем 8 тыс. шт./м<sup>2</sup>).

Несмотря на то, что семян образуется много, прорастают далеко не все. Семена орхидных не содержат питательных веществ и для прорастания им необходима

встреча с совместимым микосимбионтом. Но и это не является достаточным условием прорастания, так как для семян *C. guttatum* характерны некоторые структурные особенности, препятствующие прорастанию: плотный кутинизированный слой и наличие абсцизовой кислоты, являющейся ингибитором прорастания (Куликов, Филиппов, 2000). Поскольку сочетание условий, благоприятствующих прорастанию, встречается редко, процент прорастающих семян обычно незначителен.

В Республике Коми доля особой семенного происхождения в разных ЦП варьирует от 0.4 до 15.6%. Анализ онтогенетических спектров показал, что доля ювенильных особей несколько выше в ЦП Северного Урала (рис. 4). Надо отметить, что данный вид на Вычегодско-Мезенской равнине и Северном Урале произрастает в различных местообитаниях. На Вычегодско-Мезенской равнине он приурочен к избыточно увлажненным лесным сообществам (Тетерюк, 2003), а на Северном Урале встречается на облесенных елью или открытых склонах в составе разнотравно-зеленомошных сообществ (Кириллова, 2010). Большое количество проростков в ЦП на Северном Урале может объясняться тем, что данные местообитания отличаются более высоким коэффициентом проникновения света и меньшим общим покрытием трав, что позволяет большему количеству проростков достигнуть поверхности после этапа протокорма.



**Рис. 4.** Базовые онтогенетические спектры популяций *Cypripedium guttatum* для разных орографических выделов Республики Коми: ВМР – Вычегодско-Мезенская равнина, ЮТ – Южный Тиман, СУ – Северный Урал; j – ювенильный, im – иматурный, v – взрослый вегетативный, g – генеративный

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что основными опылителями *C. guttatum* на северной границе ареала являются пчелы *Lasioglossum calceatum* и *L. brevicorne*, второстепенными – мухи-журчалки 7 видов. Эффективность опыления – 22.7%. Семена *C. guttatum* веретеновидной формы, в среднем 1.11 мм длиной и 0.22 мм шириной. Размеры семян зависят от условий произрастания растений. Семенная продуктивность вида на северной границе ареала довольно высокая, одна коробочка содержит в среднем 5 тыс. семян, причем более 88% семян – полноценные. Урожай семян составляет 2 – 22.6 тыс. шт./м<sup>2</sup>. Несмотря на большое количество образующихся семян, лишь небольшая доля находит благоприятные условия и прорастает. Воспроизведение *C. guttatum*, основанное на сочетании семенного и вегетативного размножения, обеспечивает устойчивое существование вида на северной границе ареала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-44-110167 p\_a).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов Л. В. Род Башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaniowia. 1999. Т. 2, № 2. С. 5 – 40.
- Андропова Е. В. К вопросу о причинах формирования некачественных семян у некоторых орхидных умеренных широт // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 16 – 26.
- Афанасьева Е. А., Галкина М. А., Казанцева Е. С. Ценопопуляции *Cypripedium guttatum* Sw. в Центральной Якутии // Вестн. Сев.-Вост. федер. ун-та им. М. К. Аммосова. 2013. Т. 10, № 4. С. 11 – 18.
- Беньковский А. О. Жуки-листоеды (Coleoptera : Chrysomelidae) европейской части России. Saarbrücken : Lambert Academic Publishing, 2011. 544 с.
- Блинова И. В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, № 1. С. 39 – 47.
- Блинова И. В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 76 – 83.
- Быченко Т. М. Онтогенетическая структура и динамика ценопопуляций *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, № 1. С. 22 – 35.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826 – 831.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Ишмуратова М. М., Журнова Т. В., Иибирдин А. Р., Суюндуков И. В., Магафуров А. М. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биологический. 2005. Т. 110, № 6. С. 40 – 46.
- Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) / Ин-т биологии Коми науч. центра УРО РАН. Сыктывкар, 2010. 144 с.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 4. С. 617 – 629.
- Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на европейском Северо-Востоке России // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1516 – 1532.
- Красная книга Республики Коми / Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 2009. 791 с.
- Кривошеев М. М., Ишмуратова М. М. Структура и дифференциация состава опылителей растений видов рода *Cypripedium* (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(7). С. 1767 – 1770.
- Кривошеев М. М., Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы Image j // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2014. № 3, ч. 3. С. 49 – 57.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 510 – 513.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.

## РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* SW.

Мартыненко В. А. Сем. *Orchidaceae* Juss. – Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. Т. 2. С. 118 – 133.

Пестерова Т. А., Мыреева Л. П. Состояние ценопопуляций корневищных орхидных (*Cypripedium calceolus* L., *C. macranthos* Sw. и *C. guttatum* Sw.) в Юго-Западной Якутии // Охрана культивирование орхидей : материалы IX междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 329 – 336.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. Т. II. С. 20 – 40.

Татаренко И. В. Орхидные России : жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. : Аргус, 1996. 207 с.

Тетерюк Л. В. Башмачок пятнистый // Биология и экология редких растений Республики Коми / Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН. Екатеринбург, 2003. С. 43 – 58.

Тетерюк Л. В., Паришкова Т. В. К вопросу о качестве семян орхидных на северной границе распространения // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 412 – 415.

Фегри К., Пейл Л. Основы экологии опыления. М. : Мир, 1982. 344 с.

Хомутовский М. И., Галкина М. А. К репродуктивной биологии *Cypripedium guttatum* Sw. (*Orchidaceae* Juss.) в Якутии // Бюл. Брянск. отд-ния Рос. бот. о-ва. 2015. Т. 5, № 1. С. 3 – 7.

Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестн. Перм. гос. ун-та. 2010. Вып. 2. С. 4 – 6.

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // American J. of Botany. 1979. Vol. 66, № 10. P. 1128 – 1137.

Arditti J., Ghani A. K. A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. Vol. 145. P. 367 – 421.

Argue Ch. L. The Pollination Biology of North American Orchids. Vol. 1. North of Florida and Mexico. New York : Springer Science+Business Media, LLC, 2012. 232 p.

Bänzinger H., Sun H., Luo Y. Pollination of a slippery lady slipper orchid in southwest China : *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*) // Botanical J. of the Linnean Society. 2005. Vol. 148. P. 251 – 264.

Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon : Dioscorides Press, 1993. 278 p.

Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of Goodyera, Piperia, Platanthera and Spiranthes // American J. of Botany. 1980. Vol. 67, № 4. P. 508 – 518.

Kirillova I. A. Some characteristics of seeds of the *Orchidaceae* species in the Komi Republic // Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen. 2012. Vol. 29, № 2. P. 64 – 77.

## ВИРУСНАЯ ИНФЕКЦИЯ ПИКОЦИАНОБАКТЕРИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД ЛЕДОСТАВА

А. И. Копылов, Д. Б. Косолапов, Е. А. Заботкина

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок  
E-mail: kopylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 18.03.15 г.

**Вирусная инфекция пикоцианобактерий Рыбинского водохранилища в период ледостава.** – Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Заботкина Е. А. – На глубоководном и мелководных участках Рыбинского водохранилища в период ледостава при температуре воды 0.3 – 0.9°C численность вириопланктона и планктонных пикоцианобактерий изменялась в пределах  $(37.1 - 84.1) \times 10^6$  (в среднем  $(57.3 \pm 2.1) \times 10^6$ ) частиц/мл и  $(13.5 - 75.0) \times 10^3$  (в среднем  $(48.7 \pm 3.4) \times 10^3$ ) кл./мл соответственно. Количество пикоцианобактерий с прикрепленными к поверхности их клеток вирусами составляло 6.5 – 29.0% (в среднем  $12.0 \pm 0.8\%$ ) их общей численности. Доля видимых инфицированных клеток составляла 0.7 – 7.6% (в среднем  $2.2 \pm 0.3\%$ ) численности пикоцианобактерий. По-видимому, в период ледостава вирусы играют существенную роль в регулировании количества пикоцианобактерий.

*Ключевые слова:* пикоцианобактерии, вириопланктон, вирусиндуцированная смертность цианобактерий, период ледостава, Рыбинское водохранилище.

**Viral infection of picocyanobacteria in the Rybinsk reservoir during the freeze-up period.** – Kopylov A. I., Kosolapov D. B., and Zabolkina E. A. – The virioplankton and planktonic picocyanobacteria abundances in the deep and shallow waters of the Rybinsk reservoir during the freeze-up period (the water temperature within 0.3 – 0.9°C) varied within  $(37.1 - 84.1) \times 10^6$  ( $(57.3 \pm 2.1) \times 10^6$  on the average) particles/ml and  $(13.5 - 75.0) \times 10^3$  ( $(48.7 \pm 3.4) \times 10^3$  on the average) cells/ml, respectively. The fraction of picocyanobacteria with viruses attached to their cell surface was 6.5 – 29.0% ( $12.0 \pm 0.8\%$  on the average). The proportion of visible infected cells was 0.7 – 7.6% ( $2.2 \pm 0.3\%$  on the average) of the numbers of picocyanobacteria. Apparently, viruses play an important role in the picocyanobacteria abundance regulation during the freeze-up period.

*Key words:* picocyanobacteria, virioplankton, virus-induced cyanobacteria mortality, freeze-up period, Rybinsk reservoir.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-128-135

### ВВЕДЕНИЕ

Автотрофный пикопланктон (одиночные цианобактерии и водоросли размером менее 2 мкм) присутствует во всех типах пресноводных экосистем (Stockner, 1991). В большинстве из них концентрация пикоцианобактерий на порядок превышает таковую пиководорослей, и они являются основным компонентом автотрофного пикопланктона (Михеева, 1998).

Пикоцианобактерии (PC) являются важным компонентом планктонных трофических сетей и интенсивно потребляются гетеротрофными наноплагеллятами,



## ВИРУСНАЯ ИНФЕКЦИЯ ПИКОЦИАНОБАКТЕРИЙ

инфузориями и многоклеточными тонкими фильтраторами (Callieri, Stockner, 2002). В водохранилищах Верхней Волги пикоцианобактерии являются важным компонентом планктона, и летом в результате вирусной инфекции и лизиса отмирает значительная их часть (Копылов и др., 2010). В период ледостава эти процессы не изучены, хотя бореальные водоёмы покрыты льдом в течение полугода.

Цель работы – определить уровень количественного развития вириопланктона и планктонных пикоцианобактерий, а также оценить степень зараженности пикоцианобактерий вирусами в период ледостава в условиях низких температур воды.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища на одной глубоководной станции (ст. 1, 58°05.61′ с.ш., 38°18.04′ в.д.) и двух мелководных станциях (ст. 2, 58°05.77′ с.ш., 38°17.53′ в.д. и ст. 3, 58°08.83′ с.ш., 38°22.75′ в.д.). Пробы воды на каждой станции отбирали 2, 15, 26 февраля и 11, 27 марта 2008 г. плексигласовым батометром Руттнера объемом 0.5 л с 2-3 горизонтов водной толщи, в том числе из поверхностного (около 20 см подо льдом) и придонного (около 50 см над дном) слоев.

Планктонные вирусные частицы учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя SYBR Green I и фильтров из оксида алюминия Anodisc («Wathman», США) с диаметром пор 0.02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998). Численность пикоцианобактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии по автофлуоресценции пигментов в их клетках (Maclsaac, Stockner, 1993) на черных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм (ОИЯИ, г. Дубна, Россия). Вирусы и пикоцианобактерии подсчитывали с помощью эпифлуоресцентного микроскопа Olympus BX51 («Olympus», Япония) с системой анализа изображений.

Для определения частоты отчетливо видимых инфицированных вирусами пикоавтотрофов (Frequency of visibly infected cells (*FVIC*), % общего количества пикоцианобактерий) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных клетках (Burst size (*BS*), частиц/кл.) использовали метод просвечивающей электронной микроскопии. Вирусы и пикоцианобактерии осаждали центрифугированием при 100000g (35000 об./мин) в течение 1 ч при 4°C с использованием ультрацентрифуги ОРТМА L-90k («Beckman Coulter», США) с ротором 45Ti на никелевые сеточки для электронной микроскопии плотностью 400 мешей, покрытые пиолоформом с угольным напылением. Сеточки просматривали при увеличении в 50000 – 150000 раз в электронном микроскопе JEM 1011 («Jeol», Япония). Инфицированными считали клетки пикоавтотрофов, содержащие четыре и более зрелых фага.

В цикле вирусной литической инфекции бактериальных клеток выделяются две стадии: латентный период и лизис. Латентный период – это время от начала инфекции клетки до начала лизиса. Зрелые фаги появляются в клетке непосредственно перед лизисом, поэтому большую часть латентного периода вирусы в клетке невидимы. Доля (%) инфицированных клеток, содержащих хорошо видимые зрелые вирусы-цианофаги, в общей численности пикоцианобактерий (частота видимых инфицированных клеток, *FVIC*) – это важный параметр при изучении вирусов

и цианобактерий. Время от начала инфекции до первого появления видимых зрелых вирусных частиц называется эклипс-периодом. Эти частицы присутствуют в инфицированных бактериальных клетках от конца эклипс-периода до лизиса. Таким образом, доля всех инфицированных клеток (частота инфицированных клеток, *FIC*) в популяции пикоцианобактерий существенно выше *FVIC*. Было предложено оценивать *FIC* как произведение *FVIC* и отношения длительности эклипс-периода к длительности латентного периода ( $\varepsilon$ ) (Proctor, Fuhrman, 1990). В наших расчетах мы принимали  $\varepsilon = 0.75$  (Suttle, 2000; Mann, 2003).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Глубина на глубоководном участке водохранилища находилась в пределах 9.5 – 10.6 м, на мелководных участках – в пределах 3.5 – 4.4 м (табл. 1). Прозрачность воды составляла 2.8 – 3.5 м, толщина льда – 40 – 60 см, слой снега на льду достигал 10 см. Значения pH воды были слабощелочными и находились в пределах 7.31 – 7.88 (в среднем 7.60), электропроводность – в пределах 374 – 400 (в среднем 385) мкСм/см. Температура воды колебалась от 0.3 до 0.9°C и была выше на глубоководной станции. Этот параметр был выше в марте (в среднем 0.67°C), чем в феврале (в среднем 0.54°C). Концентрация растворенного кислорода изменялась в пределах 7.3 – 11.3 (в среднем 9.1) мг/л. Заметной стратификации водной толщи в подледный период на исследованных участках водохранилища не наблюдалось.

Таблица 1

Характеристика исследованных станций отбора проб в Рыбинском водохранилище в феврале – марте 2008 г.

Дата	Толщина льда, см	Глубина, м	$T^*$ , °C	$O_2^{**}$ , мг/л	Электропроводность*, мкСм/см	pH
1	2	3	4	5	6	7
Станция 1						
02.02.08	40	10.6	0.8	<u>11.3</u> 8.8	374	7.31
15.02.08	42	10	0.8	<u>10.6</u> 9.6	382	7.74
26.02.08	57	9	0.8	8.9	377	7.63
11.03.08	48	9	0.8	<u>8.7</u> 8.8	382	7.61
27.03.08	45	9	0.9	<u>7.3</u> 8.0	392	7.61
Станция 2						
02.02.08	55	4.1	0.4	<u>11.3</u> 7.8	388	7.59
15.02.08	55	4	0.3	<u>9.7</u> 8.6	388	7.59
26.02.08	60	3.5	0.7	<u>9.4</u> 8.6	380	7.56
11.03.08	51	3.5	0.5	8.8	383	7.56
27.03.08	50	3.5	0.6	<u>8.3</u> 7.9	399	7.51

ВИРУСНАЯ ИНФЕКЦИЯ ПИКОЦИАНОБАКТЕРИЙ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Станция 3						
02.02.08	55	4.4	0.3	$\frac{11.0}{7.9}$	382	7.70
15.02.08	55	4	0.3	$\frac{9.4}{9.2}$	388	7.89
26.02.08	57	3.7	0.5	$\frac{9.3}{8.9}$	379	7.63
11.03.08	52	3.7	0.7	$\frac{8.7}{8.7}$	382	7.58
27.03.08	54	4	0.5	$\frac{8.7}{7.4}$	400	7.55

Примечание. \* – подо льдом (п/л); \*\* – над чертой – подо льдом (п/л); под чертой – над дном (н/д).

В период исследования численность вириопланктона ( $N_V$ ) оказалась высокой (табл. 2). На глубоководном участке в столбе воды минимальные и максимальные значения  $N_V$  различались в 1.1 – 2.0 раза. Средняя для столба воды численность вирусов в феврале ( $(57.2 \pm 3.6) \times 10^6$  частиц/мл) незначительно отличалась от таковой в марте ( $(66.8 \pm 2.4) \times 10^6$  частиц/мл). На мелководных участках (станции 2 и 3) средние для столба воды значения  $N_V$  в феврале (соответственно  $(56.1 \pm 2.2) \times 10^6$  и  $(50.5 \pm 6.5) \times 10^6$  частиц/мл) также существенно не отличались от таковых в марте (соответственно  $56.5 \pm 2.3 \times 10^6$  и  $53.9 \pm 4.9 \times 10^6$  частиц/мл).

Таблица 2

Общее количество планктонных вирусов ( $N_V$ ,  $10^6$  частиц/мл), численность пикоцианобактерий ( $N_{PC}$ ,  $10^3$  кл./мл), численность пикоцианобактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами ( $N_{APC}$ , %  $N_{PC}$ ) и численность вирусов, прикрепленных к пикоцианобактериям ( $N_{VPC}$ , частиц/мл) в период ледостава в Рыбинском водохранилище (февраль – март 2008 г.)

Дата	Горизонт	$N_V$	$N_{PC}$	$N_{APC}$	$N_{VPC}$	$N_{VPC}/N_V$
1	2	3	4	5	6	7
Станция 1						
02.02.08.	п/л	53.55	61.7	7.4	11415	0.02
	5	51.40	58.0	8.3	14442	0.03
	10	61.9	59.9	29.0	34742	0.06
15.02.08	п/л	65.45	57.8	10.4	12012	0.02
	5	59.50	42.5	16.0	21080	0.04
	10	76.89	38.0	10.5	12369	0.02
26.02.08	п/л	47.60	58.1	9.8	10231	0.02
	5	39.52	44.7	7.5	5364	0.01
	10	59.79	35.9	12.7	6839	0.01
11.03.08.	п/л	37.08	47.7	9.1	6511	0.02
	5	62.77	75.0	7.3	6570	0.01
	10	65.45	15.5	17.7	5487	0.01
27.03.08.	п/л	73.78	34.5	15.9	6583	0.01
	5	77.35	17.9	10.7	3831	0.01
	10	84.07	18.7	18.4	5505	0.01

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Станция 2						
02.02.08.	п/л	46.41	65.0	10.1	9848	0.02
15.02.08	п/л	66.33	72.2	8.0	8670	0.01
	н/д	71.40	74.7	11.7	13110	0.02
26.02.08.	п/л	48.81	70.5	6.5	9165	0.02
	н/д	47.60	64.8	12.5	8910	0.03
11.03.08.	п/л	58.23	63.0	7.5	5059	0.01
	н/д	60.69	27.5	17.7	5534	0.01
27.03.08.	п/л	49.98	13.5	9.3	3967	0.01
	н/д	57.12	23.0	9.0	3105	0.01
Станция 3						
02.02.08.	п/л	39.27	63.4	7.0	8873	0.02
15.02.08	п/л	60.9	71.7	21.4	18413	0.03
	н/д	67.83	57.8	12.3	12086	0.02
26.02.08.	п/л	41.65	58.5	9.0	6318	0.02
	н/д	42.69	58.1	10.5	7324	0.02
11.03.08.	п/л	50.08	68.1	9.3	7603	0.02
	н/д	42.69	38.5	7.7	4447	0.02
27.03.08.	п/л	57.20	31.5	20.2	11453	0.02
	н/д	65.68	21.0	14.3	4204	0.01

Примечание. п/л – подо льдом, н/д – над дном.

Численность пикоцианобактерий ( $N_{PC}$ ) на исследованных участках водохранилища оказалась невысокой и была на три порядка ниже численности планктонных вирусов (см. табл. 2). В феврале  $N_{PC}$  на всех станциях на разных глубинах отличалась не более чем в 1.6 раза, тогда как в марте минимальные значения этого параметра, обнаруженные в придонных горизонтах, были ниже максимальных в 1.5 – 4.8 раза. Средняя для столба воды  $N_{PC}$  на глубоководной станции 1 в феврале ( $50728 \pm 3430$  кл./мл) была выше таковой в марте ( $34883 \pm 9488$  кл./мл). На станциях 2 и 3 значения  $N_{PC}$  в среднем для столба воды в феврале (соответственно  $69450 \pm 1974$  и  $61900 \pm 2654$  кл./мл) также существенно превышали таковые в марте (соответственно  $37500 \pm 10818$  и  $39781 \pm 10109$  кл./мл). К поверхности значительной части  $PC$  были прикреплены вирусные частицы (см. табл. 2). Доля пикоцианобактерий с прикрепленными вирусами в  $N_{PC}$  в среднем за период исследования на глубоководном участке (станция 1) ( $12.7 \pm 1.5\%$ ) оказалась немного выше таковой на мелководных участках ( $10.2 \pm 1.1\%$  на станции 2 и  $10.0 \pm 1.7\%$  на станции 3).

Количество вирусов, прикрепленных к одной пикоцианобактерии, достигало 11, а в среднем для пробы колебалось в пределах 1.2 – 3.0 вирусов. Численность вирусов-цианофагов, прикрепленных к клеткам цианобактерий, изменялась от 3831 до 34742 (в среднем  $9426 \pm 1189$ ) частиц/мл, что составляло 0.01 – 0.06 (в среднем  $0.02 \pm 0.10$ ) %  $N_V$ .

На глубоководной станции частота видимых инфицированных клеток пикоцианобактерий ( $FVIC$ ) изменялась от 1.0 до 7.6%  $N_{PC}$ , составляя в среднем  $2.9 \pm 0.5\%$  (табл. 3). Количество всех инфицированных пикоцианобактерий ( $FIC$ ) находилось в пределах 3.0 – 22.8% (в среднем  $8.8 \pm 1.4\%$ )  $N_{PC}$ . Значения  $FVIC$  и  $FIC$

## ВИРУСНАЯ ИНФЕКЦИЯ ПИКОЦИАНОБАКТЕРИЙ

в феврале (соответственно  $4.0 \pm 0.5$  и  $12.0 \pm 1.6\%$   $N_{PC}$ ) превышали таковые, обнаруженные в марте (соответственно  $1.4 \pm 0.2$  и  $4.2 \pm 0.3\%$   $N_{PC}$ ).

**Таблица 3**

Частота видимых инфицированных клеток пикоцианобактерий ( $FVIC$ , %  $N_{PC}$ ),  
частота инфицированных клеток пикоцианобактерий ( $FIC$ , %  $N_{PC}$ )  
и количество вирусных частиц внутри клеток пикоцианобактерий ( $BS$ , частиц/кл)

Дата	Горизонт	$FVIC$	$FIC$	$BS$	
				макс.	среднее
Станция 1					
02.02.08.	п/л	7.6	22.8	28	14±2
	5	4.3	12.9	298	132±58
	10	5.0	15.0	287	57±28
15.02.08	п/л	3.5	10.5	11	7±2
	5	3.0	9.0	8	7±0.6
	10	3.3	9.9	5	5
26.02.08	п/л	4.1	12.3	4	4
	5	2.7	8.1	163	39±31
	10	2.5	7.5	8	6±2
11.03.08.	п/л	1.5	4.5	6	5±0.4
	5	1.3	3.9	134	44±24
	10	1.4	4.2	5	4±0.3
27.03.08	п/л	1.9	5.7	4	4
	5	1.0	3.0	4	4
	10	1.0	3.0	21	10±4
Станция 2					
02.02.08	п/л	2.7	8.1	167	138±15
15.02.08	п/л	1.4	4.2	4	4
	н/д	2.4	7.2	20	8±4
26.02.08	п/л	2.2	6.6	4	4
11.03.08	п/л	0.7	2.1	5	4±1
	н/д	1.2	3.6	16	12±4
27.03.08	п/л	1.0	3.0	5	4±1
	н/д	0	0	0	0
Станция 3					
02.02.08	п/л	2.7	8.1	167	138±7
15.02.08	п/л	4.7	14.1	11	6±2
	н/д	2.5	7.5	35	8±5
26.02.08.	п/л	1.2	3.6	6	4±2
	н/д	1.0	3.0	31	17±8
11.03.08	п/л	1.4	4.2	56	16±12
	н/д	1.2	3.6	5	5
27.03.08	п/л	1.4	4.2	8	6±2
	н/д	0	0	0	0

*Примечание.* п/л – подо льдом, н/д – над дном.

На мелководных станциях 1 и 2 значения  $FVIC$  и  $FIC$  колебались, соответственно, от 0 до 4.7% (в среднем  $1.7 \pm 0.3\%$ )  $N_{PC}$  и от 0 до 14.1% (в среднем  $5.1 \pm 0.8\%$ )  $N_{PC}$ . Зараженность пикоцианобактерий вирусами в марте ( $FVIC = 0.86 \pm 0.20\%$  и  $FIC = 2.58 \pm 0.61\%$   $N_{PC}$ ) также оказалась ниже, чем в феврале ( $FVIC = 2.31 \pm 0.37\%$  и

$FIC = 6.93 \pm 1.10\% N_{PC}$ ). Между частотой видимых инфицированных пикоцианобактерий и численностью вирусов, прикрепленных к клеткам цианобактерий, наблюдалась положительная корреляция:  $R = 0.55, p = 0.05$ .

Таким образом, зараженность пикоцианобактерий вирусами снижалась в течение периода наблюдений от начала февраля к концу марта. Высокая вирусная инфекция пикоцианобактерий в феврале, по-видимому, была причиной их существенной смертности в этот период. Вследствие этого, а также, очевидно, отсутствия прироста численности пикоцианобактерий в марте, их количество значительно снизилось, а зараженность вирусами резко уменьшилась. В то же время лизис цианобактерий и сравнительно большое количество зрелых фагов внутри их клеток привели к поступлению во внешнюю среду свободных вирусов, что может быть одной из причин высокой численности свободных вирусов подо льдом.

В Рыбинском водохранилище численность вириопланктона в феврале, марте и июле отличалась незначительно, но численность пикоцианобактерий в период ледостава была в среднем в 3.1 раза ниже, чем летом (табл. 4). Доля видимых инфицированных клеток в  $N_{PC}$  и количество зрелых вирусов внутри клеток в феврале были существенно выше, а в марте – ниже, чем летом.

**Таблица 4**

Численность вириопланктона ( $N_V, 10^6$  частиц/мл) и пикоцианобактерий ( $N_{PC}, 10^3$  кл/мл), частота видимых инфицированных клеток пикоцианобактерий ( $FVIC, \% N_{PC}$ ) и количество зрелых цианофагов внутри клеток пикоцианобактерий ( $BS, \text{частиц/кл}$ ) в июле 2007 г. и феврале – марте 2008 г.

Параметр	2008 г.		2007 г.
	Февраль	Март	Июль*
$T, ^\circ\text{C}$	0.3–0.8	0.5–0.9	22.2–22.3
$N_V$	$55.18 \pm 2.61$ $39.27–76.89$	$60.16 \pm 3.46$ $37.08–84.07$	$51.48 \pm 8.02$ $21.10–90.54$
$N_{PC}$	$58.59 \pm 2.57$ $35.90–74.70$	$35.39 \pm 5.48$ $13.50–75.00$	$161.57 \pm 15.52$ $100.53–236.62$
$FVIC$	$3.2 \pm 0.4$ $1.0–7.6$	$1.1 \pm 0.1$ $0–2.4$	$2.4 \pm 0.4$ $1.0–4.5$
$BS$	$33 \pm 12$ $4–138$	$10 \pm 3$ $4–44$	$20 \pm 6$ $5–58$

*Примечание.* В числителе – среднее  $\pm$  ошибка среднего, в знаменателе –  $min - max$ ; \* – из работы А. И. Копылова с соавт. (2010).

## ВЫВОДЫ

В Рыбинском водохранилище в период ледостава обнаружена высокая численность вириопланктона, соизмеримая с его численностью в вегетационный период. От февраля к марту доля инфицированных клеток среди пикоцианобактерий существенно снижалась, но в среднем за период исследования она была примерно такой же, как летом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Заботкина Е. А., Страшкрабова В.* Распределение пикоцианобактерий и вириопланктона в мезотрофном и мезоэвтрофном водохранилищах: роль вирусов в смертности пикоцианобактерий // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 6. С. 661 – 669.

*Мухеева Т. М.* Пико- и нанофитопланктон пресноводных экосистем. Минск : Изд-во Белорус. гос. ун-та, 1998. 196 с.

*Callieri C., Stockner J. G.* Freshwater autotrophic picoplankton : a review // J. of Limnology. 2002. Vol. 61, № 1. P. 1 – 14.

*Maclsaac E. A., Stockner J. G.* Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Boca Raton : Lewes Publishers, 1993. P. 187 – 197.

*Mann N. H.* Phages of the marine cyanobacterial picophytoplankton // FEMS Microbiology Reviews. 2003. Vol. 27, № 1. P. 17 – 34.

*Noble R. T., Fuhrman J. A.* Use of SYBR Green for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // Aquatic Microbial Ecology. 1998. Vol. 14, № 2. P. 113 – 118.

*Proctor L. M., Fuhrman J. A.* Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria // Nature. 1990. Vol. 343. P. 60 – 62.

*Stockner J. G.* Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems : the review from the summit // Intern. Review Hydrobiology. 1991. Vol. 76, iss. 4. P. 483 – 493.

*Suttle C. A.* Cyanophages // The Ecology of Cyanobacteria : Their Diversity in Time and Space / eds. B. A. Whitton, V. Potts. Dordrecht : Kluwer Academic, 2000. P. 563 – 589.

УДК 574.583(282.2):591

## СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В. И. Лазарева, Е. А. Соколова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок  
E-mail: lazareva\_v57@mail.ru*

Поступила в редакцию 05.12.16 г.

**Состав и обилие зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище.** – Лазарева В. И., Соколова Е. А. – Зимой 2008 – 2016 гг. изучены состав, сезонная динамика, вертикальное и горизонтальное распределение зоопланктона в пелагиали и прибрежье водохранилища. Установлено, что его обилие не велико (численность < 10 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса < 0.1 г/м<sup>3</sup>), на порядок ниже, чем регистрировали в 1970 – 1980-х годах. Пик численности сообщества, как и ранее, наблюдался в марте. Среди ракообразных преобладал холодолюбивый *Cyclops kolensis*. Впервые зарегистрирована размножающаяся популяция нового для водохранилища *C. bohater*. Отмечено снижение обилия ранее многочисленных коловраток рода *Notholca* и *Conochiloides natans*. Их заменили представители рода *Synchaeta* (*S. kitina* и *S. tremula*), которые формировали подо льдом в среднем ~50% численности коловраток. Обсуждаются смены видов подледного зоопланктона и особенности фенологии и динамики популяции *Cyclops kolensis*.

*Ключевые слова:* Рыбинское водохранилище, зимний зоопланктон, состав, динамика, распределение обилия.

**Specific composition and abundance of the winter zooplankton in the Rybinsk reservoir.** – Lazareva V. I. and Sokolova E. A. – The specific composition, seasonal dynamics, vertical and horizontal zooplankton distribution were studied in the pelagic zone and littoral of the Rybinsk reservoir in the winters of 2008 – 2016. The zooplankton abundance was found to be low (the abundance < 10,000 ind./m<sup>3</sup>, the biomass < 0.1 g/m<sup>3</sup>), by an order of magnitude lower than the values recorded in the 1970 – 1980s. As earlier, the abundance peak was observed in March. The cryophilic *Cyclops kolensis* prevailed among the crustaceans. A reproducing population of *C. bohater* (new for the reservoir) was recorded for the first time. The numbers of the previously abundant rotifers from the *Notholca* and *Conochiloides natans* genera decreased. They have been replaced by representatives of the *Synchaeta* genus (*S. kitina* and *S. tremula*) which formed ~50% (on the average) of the rotifer population under ice. The replacement of the under-ice zooplankton species and features of the phenology and dynamics of the *Cyclops kolensis* population are discussed.

*Key words:* Rybinsk reservoir, winter zooplankton, specific composition, dynamics, abundance distribution.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-136-146

### ВВЕДЕНИЕ

Зимний подлёдный зоопланктон умеренной зоны представлен в основном двумя группами видов: эвритермными формами, присутствующими в водоёмах в течение всего года, и холодолюбивыми (криофильными), развитие которых происходит зимой и ранней весной до начала интенсивного прогрева воды, а в гипolim-



## СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

нионе глубоких водоёмов круглый год. Пик численности криофилов обычно наблюдается при температуре ниже 10°C (Ривьер, 2012). Кроме того, в первую половину зимы подо льдом единично присутствуют некоторые летние планктонные и бентосные виды, не успевшие полностью отмереть до ледостава (Ривьер, 1986; Лазарева, 1991; Гусаков, 2007).

В обширных водохранилищах Волги становление льда происходит медленно, ему предшествует длительный период ветрового перемешивания и выстуживания вод, когда их температура опускается до +2°C и ниже. Вследствие этого поздней осенью количество планктона в водохранилище, особенно в речных плёсах, очень мало, после становления льда чаще всего зоопланктон тоже крайне беден и малочислен (Воронина, 1959; Ривьер, 1986; Лазарева, 1986, 2010 *а*). Небольшие водоёмы замерзают быстро, что способствует сохранению в планктоне эвритермных видов и массовому их развитию в первую половину зимы (ноябрь – январь) (Лазарева, 1991).

Зимний и зимне-весенний зоопланктон Рыбинского водохранилища изучали в 1940 – 1980-х гг. (Воронина, 1959; Лазарева, 1986; Ривьер, 1982, 1986). Наиболее подробное его описание приведено в монографиях И. К. Ривьер (1986, 2012) и В. И. Лазаревой (2010 *а*).

Цель нашей работы – анализ изменения состава, структуры, динамики и распределения обилия зимнего зоопланктона водохранилища в современный период.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2008 – 2016 гг. изучены состав, сезонная динамика, вертикальное и горизонтальное распределение зимнего зоопланктона в пелагиали и прибрежье водохранилища. Материал собирали 1–2 раза в месяц на двух – четырех станциях в течение пяти зимних сезонов: с февраля по апрель 2008, с декабря 2009 по апрель 2010, с декабря 2013 по март 2014, с декабря 2014 по февраль 2015 и в феврале – марте 2016 г. Всего обследовано 10 станций в Волжском (станции 1 – 4) и Главном (станции 5 – 10) плёсах водохранилища. Большую часть работ проводили со льда. Однако в начале декабря 2009 г. пробы отбирали с лодки по открытой воде при ее температуре 2–3°C и температуре воздуха 8 – 9°C. Для анализа сезонной динамики зоопланктона использовали данные ранне-весенней (первая декада мая 2010 г.) съемки зоопланктона, когда в центре водохранилища еще сохранялась зимняя водная масса с температурой воды 2.7 – 4.5°C.

Толщину льда, высоту снежного покрова и прозрачность воды измеряли общепринятыми методами (Богословский и др., 1984). Концентрацию растворенного кислорода и температуру воды определяли с помощью профессионального ручного зонда YSI-85 (YSI Inc., USA).

В качестве орудия сбора зоопланктона использовали малую сеть Джели: модель с диаметром входного кольца 12 см, тканевым конусом высотой 12 см, конусом из сита высотой 45 см с диагональю ячеек 105–120 мкм. Уловистость данной сети сопоставима с таковой планктобатометра (Лазарева, 2010 *б*). В 2010 г. на отдельных станциях делали послойные ловы 5-литровым батометром Дьяченко – Кожевникова для исследования вертикального распределения зоопланктона.

Все пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили в лаборатории в камере Богорова под микроскопами МБС-9, МС-2 и StereoDiscovery V.12. Малочисленные виды просчитывали в трети, половине или целой пробе. Доминантные виды выделяли по относительной численности отдельно в таксономических группах ракообразных и коловраток (Лазарева, 2010a). Биомассу животных определяли по формулам связи массы с длиной тела (Балушкина, Винберг, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Гидрофизические условия.* Зимой на водохранилище во все годы наблюдений отмечали позднее становление льда (конец ноября – декабрь) и небольшую его толщину (в среднем 50 см) в феврале – марте, на отдельных участках <50 см (табл. 1). Для сравнения, до 1980 г. лед обычно становился во второй – третьей декаде ноября, а мощность ледового покрова в марте достигала 80 – 100 см (Экологические проблемы..., 2001; Буторин и др., 1982).

**Таблица 1**

Гидрофизические характеристики точек отбора проб на Рыбинском водохранилище в декабре–марте 2008 – 2016 гг.

Номер	Станция	Координаты	Глубина, м	Лед*, см	Прозрачность, см	$T_{\text{воды}}$ , °С	$O_2$ , мг/л
1	Коприно	58° 04.228' N 38° 17.563' E	9–12	40–60	200–300	0–1.3 0.4–2.0	7.3–11.3 8.0–9.2
2	Молога	58° 12.472' N 38° 27.336' E	10–13	45–70	150–260	-0.1–0.3 0.4–2.0	9.0–13.0 8.2–11.0
3	Липняги	58° 05.774' N 38° 17.534' E	4.0–5.5	55–60	95–350	0.1–0.8 0.5–0.6	8.3–11.3 7.8–8.6
4	Шуморовский	58° 08.830' N 38° 22.746' E	3.5–4.4	55–60	140–320	0.1–0.7 0.4–0.6	8.7–11.0 7.4–8.9
5	Наволоч	58° 22.378' N 38° 23.217' E	7–8	40–50	150–200	0.4–0.6 0.5–1.6	9.0–13.8 8.0–12.4
6	Измайлово	58° 27.444' N 38° 28.473' E	4–5	40–55	150–200	0.1–0.3 0.4–1.8	9.0–14.1 8.0–11.3
7	Средний Двор	58° 30.305' N 38° 21.006' E	10–11	45–60	150–200	-0.1–0.7 2.3–3.4	15.3–15.5 0.5–7.7
8	Милюшино	58° 19.604' N 38° 46.536' E	10–13	50–51	150–250	0–0.7 0.9–2.2	15.6–16.4 8.2–13.7
9	Брейтово	58° 19.198' N 37° 56.577' E	5–10	40–45	180–200	0.2–0.8 1.0–1.9	14.1–15.0 8.2–13.2
10	Первомайка	58° 17.546' N 37° 52.543' E	14–15	40–45	120–180	0.2–0.3 0.2–1.9	12.2–15.3 10.3–13.9
Среднее	–	–	7.6±0.6	50±2	200±15	0.4±0.07 1.4±0.18	10.7±0.54 8.8±0.58

*Примечание.*  $T_{\text{воды}}$  – температура,  $O_2$  – содержание растворенного кислорода;  $T_{\text{воды}}$  и  $O_2$  над чертой – значения у поверхности воды, под чертой – у дна; \* – приведена максимальная толщина льда по наблюдениям в феврале–марте.

В подледный период воды водохранилища отличались очень высокой прозрачностью (до 3.5 м) вследствие слабого развития планктона и оседания взвеси

(см. табл. 1). Сразу после становления льда формировалась обратная термическая стратификация. Наибольшая температура придонного слоя воды (1.8 – 3.4°C) отмечена в марте на глубоководных участках водоёма вдоль затопленного русла рек Волги (станции 1 – 2), Мологи (станции 9 – 10) и Шексны (станции 7 – 8), разница между поверхностной и придонной температурой составляла в среднем 1°C, максимум – более 2°C (см. табл. 1). Мощность слоя сравнительно «теплой» воды составляла 3 – 5 м над дном. На мелководных (<6 м) участках Волжского плёса (станции 3 – 4) с песчаными грунтами температура воды всю зиму не превышала 0.6°C и почти не отличалась от таковой у поверхности. На участках затопленной поймы в центре Главного плёса (станции 5 – 6) над песчано-илистыми грунтами при сравнимой глубине к марту вода прогревалась до 1.6 – 1.8°C. Таким образом, Рыбинское водохранилище большую часть зимы отличалось сравнительно низкой (<2.5°C) температурой воды. Ранее в марте в Главном плёсе придонная вода прогревалась до 4 – 5°C (Буторин и др., 1982). Наиболее благоприятные термические условия для развития зоопланктона формировались во второй половине зимы на глубоководных участках водоёма.

Концентрация растворенного кислорода в поверхностном горизонте воды составляла обычно >8 мг/л (см. табл. 1). У нижней кромки льда в феврале–марте локально регистрировали небольшое перенасыщение воды кислородом (103 – 105% насыщения) по причине массового развития водорослей. В придонном горизонте содержание кислорода в большинстве случаев тоже было высоким (>7 мг/л), сравнимым с таковым у поверхности воды. Дефицит кислорода регистрировали только однажды в конце марта 2014 г. на русле Шексны (станция 7). Мощность слоя с концентрацией <4 мг/л (<30% насыщения) достигала 2 м над дном. Благоприятный для развития зоопланктона кислородный режим в период ледостава связан с мягкими зимами и регулярным поступлением под лед свежей воды во время оттепелей.

Для сравнения, в 1950-х гг. шесть зим из десяти отличались недостатком кислорода в воде и заморными явлениями, в отдельные годы содержание кислорода <2.5 мг/л регистрировали по всему руслу Мологи, а также Волги в южной части Главного плёса (Аничкова, 1959; Безлер, Трифонова, 1960). Особенно сильный придонный дефицит кислорода формировался в феврале – марте после сильного осеннего снижения уровня воды водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972).

*Зоопланктон.* За пять зимних сезонов выявлено 52 вида, среди которых разнообразные составляли 29 (*Cladocera* 17, *Cyclopoida* 10 и *Calanoida* 2), а коловратки – 23 вида (табл. 2). Преобладали (>75%) планктонные формы, обитающие в водохранилище круглый год (20 видов), а также летние виды (18), которые в небольшом количестве встречались до конца февраля. Зимние холодолюбивые виды составляли только четверть списка (13 видов). В 2008 – 2010 гг. подлёдное сообщество насчитывало 35 видов, среди которых только коловратку *Notholca cinetura* обнаруживали почти повсеместно (>80% проб). Зимой 2013 – 2016 гг. зарегистрировано 47 видов, постоянно встречались копепода *Cyclops kolensis* и коловратки *Synchaeta kitina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*.

Количество зоопланктона на мелководье и в речных плёсах было существенно (в 2.5 – 3 раза) меньше, чем в пелагиали Главного плёса водохранилища (табл. 3).

Наблюдали заметное снижение (на порядок и более) обилия сообщества в Главном плёсе водохранилища по сравнению с таковым в 1970 – 1980-х гг. Однако по-прежнему пик его численности приходился на март (рис. 1).

Таблица 2

Встречаемость видов ракообразных и коловраток, обнаруженных в Рыбинском водохранилище зимой 2008 – 2016 гг.

Таксон	Встречаемость		Экотип
	2008 – 2010 гг.	2013 – 2016 гг.	
1	2	3	4
Crustacea			
<i>Daphnia galeata</i> Sars	–	++	ПЛ, КГ
<i>D. cristata</i> Sars	+	+	ПЛ, КГ
<i>D. longiremis</i> Sars	–	+	ПЛ, КГ
<i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller)	+	++	ПЛ, КГ
<i>B. longispina</i> Leydig	–	++	ПЛ, КГ
<i>B. coregoni</i> Baird	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>B. crassicornis</i> (P. E. Müller)	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>Macrothrix laticornis</i> (Fischer)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller)	+	+	ПЛ, КГ
<i>C. gibbus</i> Lilljeborg	–	+	МБ, ЛТ
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller)	+	+	МБ, ЛТ
<i>A. affinis</i> (Leydig)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Alonella nana</i> (Baird)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	+	–	МБ, ЛТ
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird	+	–	МБ, ЛТ
<i>Monospilus dispar</i> Sars	+	+	МБ, ЛТ
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler)	+	+	МБ, ЛТ
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+	+	ПЛ, КГ
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg	++	+++	ПЛ, ЗМ
<i>C. strenuus</i> Fischer	+	+	ПЛ, ЗМ
<i>C. insignis</i> Claus	+	+	ПЛ, ЗМ
<i>C. bohater</i> Kozminski	–	+	ПЛ, ЗМ
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	–	+	ПЛ, КГ
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	+	+	ПЛ, ДП
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	+	МБ, КГ
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	+	–	МБ, КГ
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	+	+	МБ, КГ
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	++	ПЛ, КГ
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)	+	++	ПЛ, КГ
Rotifera			
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	++	++	ПЛ, КГ
<i>S. tremula</i> (O. F. Müller)	–	+	ПЛ, КГ
<i>S. kitina</i> Roussetlet	+	+++	ПЛ, ЗМ
<i>S. lakowitziana</i> Lucks	–	+	ПЛ, КГ
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	+	++	ПЛ, ЗМ
<i>P. major</i> Bruckhardt	+	+	ПЛ, ЛТ
<i>P. luminosa</i> Kutikova	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	–	++	ПЛ, ЛТ
<i>Platias patulus</i> (O. F. Müller)	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	–	+	ПЛ, ЛТ
<i>B. angularis</i> Gosse	+	+	ПЛ, КГ

## СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	–	+	ПЛ, Лт
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	++	+++	ПЛ, Кг
<i>K. quadrata</i> (O. F. Müller)	++	+++	ПЛ, Кг
<i>K. hiemalis</i> Carlin	+	+	ПЛ, Зм
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott	+	+++	ПЛ, Кг
<i>Notholca cinetura</i> Skorikov	+++	++	ПЛ, Зм
<i>N. squamula</i> (O. F. Müller)	+	+	ПЛ, Зм
<i>N. cornuta</i> Carlin	+	–	ПЛ, Зм
<i>N. acuminata</i> (Ehrenberg)	+	–	ПЛ, Зм
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	–	+	ПЛ, Лт
<i>Conochiloides natans</i> (Seligo)	–	++	ПЛ, Зм
<i>Filinia major</i> (Colditz)	+	+	ПЛ, Зм

Примечание. Встречаемость: +++ – встречается в большинстве проб (>80%), ++ – обычно (30 – 80% проб), + – редок (<30% проб), прочерк – вид не обнаружен. Экотип: ПЛ – планктонный, МБ – мейобентосный, Зм – зимний, Лт – летний, Кг – круглогодичный, Дп – в состоянии диапаузы.

Вертикальная структура зоопланктона с декабря по февраль характеризовалась преобладанием коловраток в верхнем слое воды и концентрацией рачков у дна. В марте молодь циклопидных копепод (копеподиты 4 – 5-й стадий развития) встречалась во всей толще воды, но наибольшую численность формировала в придонном слое. В феврале и, особенно, в марте общее количество зоопланктона резко возрастало в глубоких (>4 м) наиболее прогретых слоях воды, максимальную численность наблюдали у дна водоёма (рис. 2). В условиях недостатка кислорода (концентрация <2 мг/л) скопление зоопланктона обычно наблюдается над оксигином, а не у дна (Ривьер, 1986, 2012).

Таблица 3

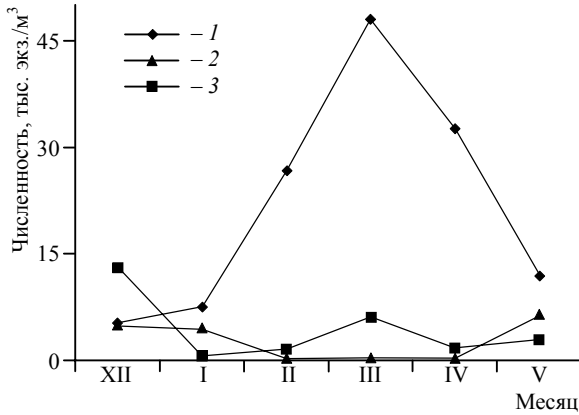
Средняя численность и биомасса зоопланктона различных участков Рыбинского водохранилища зимой (декабрь – апрель) 2008 – 2016 гг.

Участок	$B_{\text{общ}}$ , мг/м <sup>3</sup>	Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>			
		$N_{\text{общ}}$	$N_{\text{rot}}$	$N_{\text{cl}}$	$N_{\text{cop}}$
Главный плёс	74±49	7.9±3.5	5.7	0.3	1.9
Волжский плёс	16±12	2.5±1.2	1.5	0.2	0.7
Пелагиаль	46±18	6.5±2.2	4.6	0.3	1.7
Прибрежье	7±4	2.5±1.9	1.6	<0.1	0.3

Примечание.  $B_{\text{общ}}$  – общая биомасса,  $N_{\text{общ}}$  – общая численность,  $N_{\text{rot}}$ ,  $N_{\text{cl}}$ ,  $N_{\text{cop}}$  – численность Rotifera, Cladocera и Copepoda соответственно.

Повсеместно основу зимнего сообщества составляли коловратки (60 – 70% общей численности). В пелагиали доминировали зимние *Synchaeta kitina* (31%  $N_{\text{rot}}$ ), *Notholca cinetura* (17%), *Polyarthra dolichoptera* (7%) и круглогодичные эвритермные виды *Synchaeta tremula* (18%), *Keratella quadrata* (14%). В литорали Волжского плёса была сравнительно многочисленна только эвритермная *Synchaeta pectinata* (80%  $N_{\text{rot}}$ ). Наибольшая численность коловраток зарегистрирована в центре и

западной части Главного плёса водохранилища (станции 5 и 9), здесь сразу после становления льда (декабрь) и в конце зимы (март) она достигала 50 – 54 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

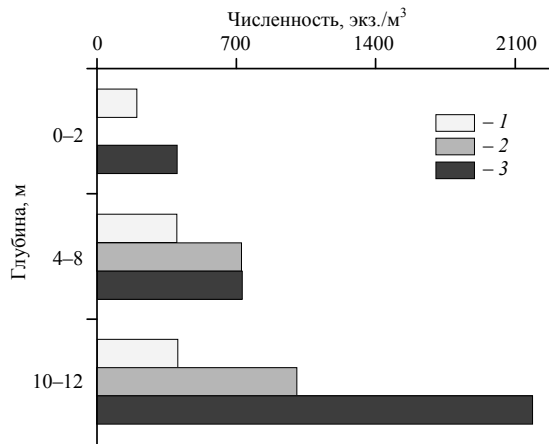


**Рис. 1.** Сезонная динамика численности зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище в разные годы: 1 – 1978 – 1983 гг. Главный плёс (по: Ривьер, 1986); 2 – 1982 – 1988 гг. Моложский плёс (по: Лазарева, 2010 а); 3 – 2008 – 2016 гг. Главный и Волжский плёсы (наши данные)

Циклопидные копеподы формировали заметную численность (>1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) только в марте, наибольшее их обилие (14 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечали на русле Шексны (станция 7) в восточной части Главного плёса водохранилища. В этом плёсе количество Cyclopoidea было в среднем в три раза выше, чем в речном Волжском, а в пелагиали почти в 6 раз выше, чем на мелководьях (см. табл. 3). Доминировал (>50%  $N_{\text{cop}}$ ) один вид *Cyclops kolensis* (преимущественно копеподиты). Помимо этого вида регулярно в течение зимы регистрировали *C. vicinus*, изредка и единично

*C. strenuus*, *C. insignis*, *C. bohater* и *Megacyclops viridis*.

В марте 2014 г. в восточной части Главного плёса (станция 7) единственный раз за пять зим при температуре 0.7 – 3.4°C обнаружена малочисленная (< 30 экз./м<sup>3</sup>)



**Рис. 2.** Вертикальное распределение численности зоопланктона в Волжском плёсе (ст. 2) Рыбинского водохранилища зимой 2010 г.: 1 – январь, 2 – февраль, 3 – март

размножающаяся популяция нового для водохранилища крупного (1.8 – 2.4 мм) *Cyclops bohater*. Она была представлена в основном (> 80%) яйценосными самками, которые несли ~30 яиц в каждом мешке. В глубоких озерах Западной Европы (Боденское, Цюрихское, Миндельзе), где этот вид обычен, его считают зимней моноциклической формой с периодом размножения в январе – марте и диапаузой летом на пятой копеподитной стадии развития (Einsle, 1993).

В течение всей зимы находили каляноидных копепод *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, оба вида эвритермны и в

## СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

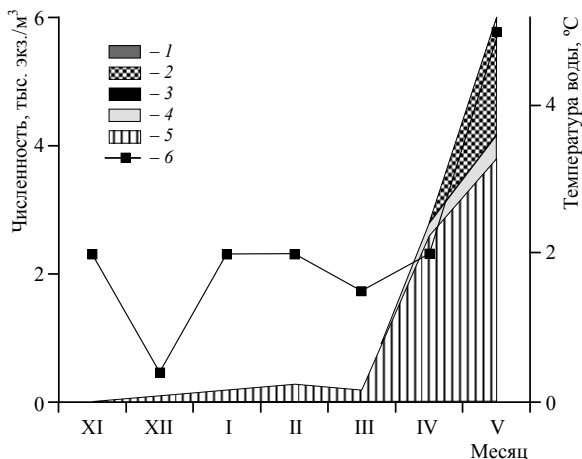
условиях водохранилища размножаются круглый год (Ривьер, 1986; Лазарева, 2010 а). Например, зимой 2013/2014 гг. на большинстве станций в пелагиали Главного и Волжского плёсов они размножались с декабря по март при температуре 0.3 – 3.4°C, самки несли по 5 – 12 субитанных яиц.

Популяция *Cyclops kolensis* в Главном плёсе водохранилища приступала к размножению в конце марта локально на отдельных глубоководных станциях (станция 7, температура воды 1 – 3°C). Количество яйценосных самок (длина тела 1.2 мм) было небольшим <50 экз./м<sup>3</sup> (~4% численности взрослых самок), они несли по 18 – 20 яиц в каждом из двух мешков. Чаще в марте на большей части акватории водохранилища присутствовали только взрослые самцы этого вида, значительная доля (20 – 50%) копеподитов (4 – 5-й стадии развития) находилась в состоянии диапаузы (рис. 3).

Интенсивное созревание основной массы копеподитов отмечали поздно в начале мая. В 2010 г. в первой декаде мая при температуре воды в пелагиали Главного плёса 3 – 6°C доля взрослых самок составляла только 6%, яйценосных – <1% численности популяции. В более теплую весну 2007 г. в те же сроки при температуре 6 – 7°C фактически вся популяция была представлена взрослыми размножающимися особями, доля яйценосных самок достигала 30 – 40%, несозревших (зимних) копеподитов 5-й стадии не превышала 5%. Соотношение самок и самцов составляло 56 и 44% соответственно, что характерно для пика размножения этого вида (Ривьер, 1986).

Во все годы максимум размножения вида приходился на начало – середину мая. В третьей декаде мая количество взрослых особей резко сокращалось и с этого времени в популяции доминировали (>90% численности) копеподиты новой весенней генерации. Популяция переходила к диапаузе не ранее конца июня (Лазарева, 2010 а). В 1980-х гг. это происходило обычно почти на месяц раньше в первой декаде июня, длительный период размножения *Cyclops kolensis* с переходом к диапаузе в конце месяца отмечали только в отдельные годы (Ривьер, 1986).

Кладоцеры зимой малочисленны (см. табл. 3), из типично планктонных видов с декабря до конца марта регулярно регистрировали *Daphnia galeata*, *D. cristata*, *Bosmina longispina*, *B. longirostris*, *Chydorus sphaericus* и изредка *Daphnia longire-*



**Рис. 3.** Динамика численности и структуры популяции *Cyclops kolensis* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в конце ноября – начале мая 2010 – 2014 гг.: 1 – копеподиты 1 – 3-й стадий развития, 2 – самцы, 3 – яйценосные самки, 4 – самки без яиц, 5 – копеподиты 4 – 5-й стадий, 6 – температура воды в слое 1 – 5 м над дном

*mis*, *Bosmina coregoni* и *B. crassicornis* (см. табл. 2). Почти ежегодно в феврале, реже в декабре и марте, у дна водоёма (температура воды 0.5 – 2°C) наблюдали размножение *Bosmina longirostris*, самки несли по 1 – 2 эмбриона. В марте 2014 г. подо льдом при температуре воды 1 – 3°C отмечены яйценосные самки *Daphnia galeata* (станция 7). Численность популяции достигала >1 тыс. экз./м<sup>3</sup>, самки (длина тела 1.2 – 1.3 мм) несли по 1 – 4 эмбриона в выводковой камере. Количество молоди составляло >50% численности популяции. Другие виды ветвистоусых в это время года не размножались. Сравнительно часто в сборах планктона отмечали летние бентосные виды сем. Chydoridae (см. табл. 2). Пик их численности приходится на конец лета и осень, подо льдом некоторое количество этих рачков сохраняется до января – февраля (Гусаков, 2007).

Слабое развитие зоопланктона подо льдом в литорали и речных плёсах водохранилища отмечают большинство исследователей (Преображенская, 1960; Воронина, 1959; Лазарева, 1986; Ривьер, 1986). Особенно это характерно для открытых мелководий с песчаными и илисто-песчаными грунтами, которые характеризуются низким запасом тепла и, следовательно, низкой температурой воды над ними (Лазарева, 1986; Ривьер, 1986). Напротив, Главный плёс водохранилища в конце 1970-х – начале 1980-х гг. отличался богатым зимним сообществом (Ривьер, 1982, 1986). В монографии И. К. Ривьер (1986) отмечено, что наибольшие скопления зоопланктона в этом плёсе, состоящие из копепоидов *Cyclops kolensis* в состоянии диапаузы (до 188 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 5 – 8 г/м<sup>3</sup>), наблюдаются над затопленными руслами рек Мологи и Шексны. В речных плёсах подобных скоплений диапаузирующих циклопов мы не наблюдали ни ранее (Лазарева, 1986), ни теперь. Вероятно, их образованию препятствуют сильные стоковые течения.

До 1980 г. коловратки формировали зимний максимум (25 – 40 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности в феврале – марте, реже в марте – апреле (Ривьер, 1986). В современный период за пять зим наблюдений ни разу не зарегистрировано подлёдного зимне-весеннего пика численности коловраток. Обычно его наблюдали во второй – третьей декадах мая (температура воды 10 – 15°C) после снижения численности *Cyclops kolensis* (Лазарева, 2010 а). С 1990-х гг. в западноевропейском оз. Мюггелзее (Германия) зимне-весенний максимум численности коловраток (род *Keratella*) также регистрируют в более поздние сроки (середина мая) (Gerten, Adrian, 2000).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом зимой 2008 – 2016 гг. обилие зоопланктона было небольшим (численность < 10 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса < 0.1 г/м<sup>3</sup>), на порядок ниже, чем регистрировали в 1970 – 1980-х гг. Наибольшее его количество наблюдалось на глубоководных участках пелагиали Главного плёса водохранилища, тогда как на мелководьях и в речных плёсах оно было в 2.5 – 3 раза меньше. Состав ракообразных существенно не изменился, как и прежде, среди них доминировал холодолюбивый *Cyclops kolensis*. Отмечено изменение фенологии этого вида, а именно сдвиг пика размножения на период открытой воды (начало мая) и более позднее завершение



## СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

цикла развития. Впервые зарегистрирована размножающаяся популяция нового для водохранилища *C. bohater*.

По сравнению с периодом до 1985 г. заметно изменился состав зимнего сообщества коловраток. Сократилось видовое богатство и численность видов зимнего рода *Notholca*, стал редким и малочисленным обильный в прежние годы криофил *Conochiloides natans*. В пелагиали водохранилища стали доминантными сравнительно недавние вселенцы из рода *Synchaeta*, которые формировали подо льдом в среднем ~50% численности коловраток. Причины указанных изменений не ясны и требуют дополнительного изучения. Весьма вероятно, что снижение численности подледного зоопланктона и смены видов вызваны трансформацией гидрологического и гидротермического режима водохранилища в период потепления.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аничкова Н. И.* Некоторые черты гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда : Волог. кн. изд-во, 1959. Вып. 5. С. 191 – 209.

*Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1979. С. 58 – 72.

*Безлер Ф. И., Трифонова Н. А.* Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 8 – 9. С. 72 – 78.

*Богословский Б. Б., Самохин А. А., Иванов К. Е., Соколов Д. П.* Общая гидрология (гидрология суши). Л. : Гидрометеиздат, 1984. 422 с.

*Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С.* Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 221 с.

*Воронина Н. М.* Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. 9. 1959. С. 249 – 278.

*Гусаков В. А.* Мейобентос Рыбинского водохранилища. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 155 с.

*Лазарева В. И.* К изучению водных беспозвоночных в Дарвинском заповеднике (зоопланктон) // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР / Центр. науч.-исслед. лаб. Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 135 – 146.

*Лазарева В. И.* Состав и обилие зимнего зоопланктона малых озер Дарвинского заповедника // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1991. № 90. С. 19 – 24.

*Лазарева В. И.* Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010 а. 181 с.

*Лазарева В. И.* Сопоставимость различных методов сбора зоопланктона в равнинном водохранилище // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала : Изд-во Даг. науч. центра РАН, 2010 б. С. 251 – 261.

*Преображенская Е. Н.* Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда : Волог. кн. изд-во, 1960. Вып. 6. С. 253 – 322.

*Ривьер И. К.* Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. С. 191 – 210.

*Ривьер И. К.* Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 160 с.

*Ривьер И. К.* Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск : Изд-во Пермякова, 2012. 390 с.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.

Экологические проблемы Верхней Волги / Ярославский гос.-техн. ун-т. Ярославль, 2001. 427 с.

*Gerten D., Adrian R.* Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation // *Limnology and Oceanography*. 2000. Vol. 45, № 5. P. 1058 – 1066.

*Einsle U.* Crustacea, Copepoda : Calanoida und Cyclopoida. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1993. 209 p.

*Ruttner-Kolisko A.* Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft/Ergebnisse der Limnologie*. 1977. Bd. 8. S. 71 – 78.

УДК 595.142.39:574

**ТРОФОМЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ  
*EISENIA FETIDA* SAVIGNY, 1826 (OLIGOCHATA, LUMBRICIDAE),  
ОБУСЛОВЛЕННЫЙ ПРИСУТСТВИЕМ В ПОЧВЕ  
НАНОЧАСТИЦ МЕДИ И ЕЁ ОКСИДА**

**С. В. Лебедев<sup>1</sup>, Е. А. Сизова<sup>1,2</sup>, И. А. Гавриш<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Оренбургский государственный университет  
Россия, 460018, Оренбург, просп. Победы, 13*

<sup>2</sup> *Всероссийский НИИ мясного скотоводства  
Россия, 460000, Оренбург, 9 Января, 29  
E-mail: lsv74@list.ru*

Поступила в редакцию 20.02.16 г.

**Трофометаболический потенциал *Eisenia fetida* Savigny, 1826 (Oligochata, Lumbricidae), обусловленный присутствием в почве наночастиц меди и её оксида. – Лебедев С. В., Сизова Е. А., Гавриш И. А.** – В зависимости от концентрации наночастиц (НЧ) Cu и CuO (50, 100 и 500 мг/кг сухого вещества), вводимых в искусственную почву, эффект воздействия НЧ Cu на *Eisenia fetida* Savigny, 1826 намного сильнее, чем аналогичные дозы CuO. В частности, это выразилось в высокой смертности (80%) и снижении массы червя на 50% ( $p \leq 0.05$ ) при дозе НЧ Cu 500 мг/кг, тогда как аналогичная доза НЧ CuO не превышала предела валидности теста (20%). Установлена высокая степень аккумуляции меди в теле *E. fetida* при воздействии НЧ Cu, тогда как при экспозиции в среде в присутствии НЧ CuO накопление металла происходит до уровня 29 мг/кг с последующим его снижением. Активность антиоксидантных ферментов выражалась в снижении показателей малонового альдегида, супероксиддисмутазы и увеличения каталазы. В присутствии НЧ CuO активность ферментов имела противоположную реакцию.

*Ключевые слова:* *Eisenia fetida*, смертность, активность ферментов, скорость накопления, поглощение Cu.

**Trophometabolic potential of *Eisenia fetida* Savigny, 1826 (Oligochata, Lumbricidae) caused by copper nanoparticles and copper oxide in the soil. – Lebedev S. V., Sizova E. A., and Gavrish I. A.** – Depending on the concentrations of Cu and CuO nanoparticles (NPs) (50, 100 and 500 mg/kg dry matter) introduced into an artificial soil, the influence of Cu NPs upon *E. fetida* is much stronger than similar CuO doses. In particular, this was reflected in higher mortality (80%) and a 50% weight reduction of the worm ( $p \leq 0.05$ ) when the dose of Cu NPs was 500 mg/kg, whereas the validity limit of the test (20%) was not exceeded with a similar dose of CuO. Copper hyperaccumulation in the body of *E. fetida* under the influence of Cu NPs was noted, while at exposure in a medium with CuO NPs, copper accumulated up to a level of 29 mg/kg with subsequent reduction. As to the activity of antioxidant enzymes, the rates of malondialdehyde, superoxide dismutase decreased and that of catalase increased. The enzymatic activity was quite opposite in the presence of CuO NPs.

*Key words:* *Eisenia fetida*, mortality, enzyme activity, accumulation rate, Cu uptake.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-147-156

## ВВЕДЕНИЕ

Наночастицы (НЧ) в металлической и оксидной форме широко используются в различных производственных сферах, и их потенциал интродукции в почву и водную среду практически не раскрыт. В последние годы было установлено, что такие НЧ металлов, как Ag, Ti, Cu и их оксиды являются токсичными для растений (Lin, Xing, 2007), микробов (Adams et al., 2006), водных беспозвоночных (Lover, Klaper, 2006) и рыб (Handy et al., 2008). В то же время при низких концентрациях НЧ металлов могут оказывать и благоприятное действие. Тем не менее, при достаточно высоких уровнях все НЧ являются потенциально токсичными (опасными) для почвы и почвенных организмов, так как способны к накоплению в течение длительного времени (Garciga-Gomez et al., 2014).

Высокая степень взаимодействия между НЧ и почвой может значительно изменить их доступность за счет агрегации, освобождение иона металла, окисление и сорбцию почвой, что, свою очередь, может изменять токсичность НЧ (Pan, Xing, 2012). Экспериментально доказано, что биологические эффекты связаны не с общей концентрацией загрязняющего вещества в почве, а, скорее, с формой металла, которая является биологически доступной для почвенных организмов (Alexander, 2000). Биоаккумуляция включает процесс десорбции, физиологического поглощения и перераспределения в организме (Semenzin et al., 2007). Следовательно, необходимо установить отношения между доступностью металла почвой, накоплением тканями и токсичностью с тем, чтобы получить полное представление о последствиях загрязнения почв в окружающей среде.

Наряду со многими микроэлементами медь является одним из основных антропогенных загрязнителей среды (Покаржевский, 1985). В биотических концентрациях ее биологическая роль в почвообразовании и формировании ее физических свойств является неоспоримой, как и в жизнедеятельности почвенных беспозвоночных. Эти животные, в частности, дождевые черви, являются качественными биоиндикаторами загрязнения почвы, и посредством своей активности способны оказывать влияние на среду обитания и почвенные сообщества биоты, а также вызывать сукцессии экосистем (Lavelle et al., 2006; Eisenhauer, 2010; Jouquet et al., 2014). Кроме того, черви обладают специфической способностью регулировать концентрацию металлов в собственных тканях и органах, вследствие чего являются важным объектом для изучения механизмов миграции металлов в экосистеме.

Накопление химических веществ этими организмами может привести к прямому нарушению биологических процессов в почве и местного биоразнообразия косвенно, через передачу металлов дождевыми червями в организмы, населяющие разные трофические уровни (Morgan et al., 2001).

Целью данного исследования было выяснить адаптационно-приспособительные особенности организма червя *E. fetida* при экспозиции на искусственной почве с различной концентрацией наночастиц (НЧ) Cu и CuO. В частности, установить степень толерантности этого вида к различным концентрациям НЧ Cu и CuO и оценить способность его организма регулировать содержание металла и активность антиоксидантных ферментов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследовании использовались наночастицы (НЧ) Cu и CuO, производства ООО «Передовые порошковые технологии» (Россия) (таблица).

Характеристика порошка наночастиц Cu и CuO, полученных методом плазмохимического синтеза

Вид наночастиц	Размер, нм	Химический и фазовый состав	Удельная поверхность ( $S_{уд}$ ), м <sup>2</sup> /г	Z-потенциал, мВ
Cu	55	99.7% масс. $\alpha$ - Cu, 0.3% - сорбированные газы (азот, углеводороды), вода	12	31±0.1
CuO	90	Оксид двухвалентной меди, CuO 99.6% масс	14	47±0.1

Материаловедческая аттестация препаратов включала: электронную сканирующую и просвечивающую микроскопию на приборах JSM 7401F и JEM-2000FX («JEOL», Япония). Рентгенофазовый анализ выполнен на дифрактометре ДРОН-7. Определение дзета-потенциала частиц проводилось на анализаторе Photocor Compact-Z (Россия).

Для исследований была приготовлена стандартизированная искусственная почва (OECD, 1984) путем смешивания 70% кварцевого песка (сухой вес), 20% каолина и 10% измельченного торфа (органический азот – 5.8%, рН была скорректирована до 6.0±0.5 порошкообразным карбонатом кальция (CaCO<sub>3</sub>)).

Исходные растворы НЧ (2 мл) были приготовлены методом, предложенным J. J. Scott-Fordsmand с соавт. (Scott-Fordsmand et al., 2008), путем добавления испытуемого металла в дионизированную воду (10 мл) с последующим диспергированием на ультразвуковом диспергаторе (f – 35 кГц, N – 300 Вт) в течение 30 минут. Впоследствии отдельные растворы, приготовленные для каждой повторности и концентрации, были смешаны с сухой искусственной почвой (100 г), затем их доводили дистиллированной водой до влажности 75 – 80% и перемешивали с помощью миксера.

Использованные в исследованиях черви *Eisenia fetida* были приобретены в ООО «БиОэра-Пенза» ([www.bioeragrup.ru](http://www.bioeragrup.ru)) и выращены в питомнике Лаборатории агроэкологии техногенных наноматериалов Всероссийского НИИ мясного скотоводства Россельхозакадемии (Оренбург, Россия). Червей культивировали в конском навозе без каких-либо лекарственных препаратов при 22±2°C. Перед постановкой на эксперимент червей промывали дистиллированной водой и помещали на 3 суток в пластиковые контейнеры с влажным субстратом из фильтровальной бумаги для очищения пищеварительного тракта (Dalby et al., 1996). По истечении 3 суток экспозиции на фильтровальной бумаге червей промывали и взвешивали.

Для каждого повтора отбирались половозрелые черви массой от 400 до 450 мг, из которых были сформированы 4 группы (n = 10): I группа – культивирование червей осуществлялось с добавлением НЧ в концентрации 50 мг/кг почвы; II – 100 мг/кг почвы; III – 500 мг/кг почвы; IV (контроль) – культивирование червей осуществлялось без внесения НЧ в субстрат. Червей помещали в пластиковые

контейнеры (0.4×0.15×0.02 м) с приготовленным субстратом по 10 штук. Все контейнеры были закрыты перфорированной крышкой для предотвращения потери влаги и выдерживались в темном месте (Тейлор и др., 2004).

Тест проводился в течение 14 суток, при температуре воздуха 22±2°C и температуре субстрата 25±2°C, в 5 повторностях.

В конце эксперимента червей отбирали, промывали дистиллированной водой и затем взвешивали. Содержимое пищеварительной системы удаляли путем рассечения пищеварительного тракта. Затем биосубстраты доводили в сушильном шкафу до постоянного веса. Сушеные образцы почвы и тканей червей использовали для определения металла на масс-спектрометре Agilent ICP-MS 7500 («Agilent Technologies», USA).

Определение антиоксидантной активности ферментов (каталаза (КТ, КФ 1.11.1.6), супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1)) червей проводилось на автоматическом биохимическом анализаторе CS-T240 («Dirui Industrial Co., Ltd», Китай) с использованием коммерческих биохимических наборов Randox (США). Для этого готовились вытяжки из червей путем их гомогенизации в буферной (Tris 50 ммоль/л, DTT 1.0 ммоль/л, EDTA 1.0 ммоль/л, сахараза 250 ммоль/л, pH 7.5), которую добавляли в соотношении 1:9 (L.-Z. Li et al., 2011). Черви были гомогенизированы на гомогенизаторе тканей TissueLyser LT, QIAGEN («QIAGEN», Германия). Полученный гомогенат центрифугировали 10 мин при 15000 об./мин. Полученный супернатант разбавляли буферной смесью до 10% гомогената.

Рассчитывали поглощение металла:  $R = (M_a - M_b) / M_e * 100\%$ , где  $M$  – масса, мг,  $a$  – в конце эксперимента,  $b$  – в начале,  $e$  – масса червя (Zhang et al., 2013).

Скорость накопления Cu:  $S = \Delta C_{\text{червь}} / \Delta T = (C_{\text{червь}2} - C_{\text{червь}1}) / (t_2 - t_1)$ , (Zhang et al., 2009), где  $C_{\text{червь}}$  – концентрация вещества в черве в день выборки,  $t$  – дни выборки.

Все эксперименты обработаны методами вариационной статистики с использованием пакета компьютерных программ «Statistika» V8 («StatSoft Inc.», США).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Учитывая тот факт, что молярная концентрация Cu в субстрате соответствовала значениям 0.78, 1.56, 7.86 ммоль/кг, а CuO соответственно 0.65, 1.13, 6.5 ммоль/кг, то априори эффект воздействия НЧ Cu был сильнее, что выражалось в высокой смертности (80%) при дозе НЧ Cu 500 мг/кг, тогда как высокая концентрация НЧ CuO не превышала предела валидности теста (20%) (рис. 1).

Смертность является общепризнанным параметром оценки состояния популяции, но в нашем случае не отражает в полной мере причины ее вызывающие; поэтому были оценены другие сублетальные эффекты: изменения в массе тела и степень поглощения металла. Массу дождевых червей оценивали на 7-е и 14-е сутки экспозиции. Потеря веса была зафиксирована при всех дозировках. Причина потери веса была, во-первых, в недостатке органического вещества для червей (средне содержится 10% сфагнового торфа) и, во вторых, в снижении двигательной активности при высоких концентрациях НЧ Cu.

Если при максимальной концентрации Cu снижение массы червя составило 50% ( $p \leq 0.05$ ), то при аналогичной концентрации НЧ CuO – только на 28%. Инте-

ресно отметить, что при дозе 50 мг/кг установлен стимулирующий эффект, который выражался в достоверном превосходстве над контролем на 21.3%.

Дождевые черви в зависимости от дозы металла и времени экспозиции способны регулировать содержание химических веществ в своем организме (Van Gestel et al., 2009), тогда как для неспецифических элементов экскреция происходит медленнее, а в ряде случаев отсутствует. Для Cr, Cu, Ni, Zn в исследованиях W. J. G. M. Peijnenburg с соавт. (Peijnenburg et al., 1999) установлено быстрое поглощение и уравнивание в теле червя.

Нельзя пренебрегать и тем, что в условиях повышенного содержания токсического компонента включаются приспособительные реакции, которые выражаются в снижении двигательной активности, снижении питания, и единственным путем поглощения становится кожный маршрут, который, по мнению M. G. Vijver с соавт. (Vijver et al., 2003), является основным важным каналом забора водных ионов металлов из почвы. Поэтому для достижения высокой степени токсичности металла в организме червя необходимо выполнение ряда условий, стимулирующих его накопление.

Если первоначальное содержание Cu в черве составило 6.25 мг/кг НВ, то на 7-е сутки в присутствии НЧ Cu концентрация в черве увеличилась при дозе Cu 50 мг/кг на 65% (поглощение – 0.27 мг/%), при дозе 100 мг/кг – на 67% (поглощение – 0.28 мг/%), при дозе 500 мг/кг – на 78% (поглощение – 0.48 мг/%) (рис. 2). На 14-е сутки наибольшая аккумуляция металла зафиксирована в черве при концентрации НЧ Cu 100 и 500 мг/кг, что составило 91.9 и 89.2% при степени поглощения металла 1.3 и 0.8 мг/% соответственно (см. рис. 2).

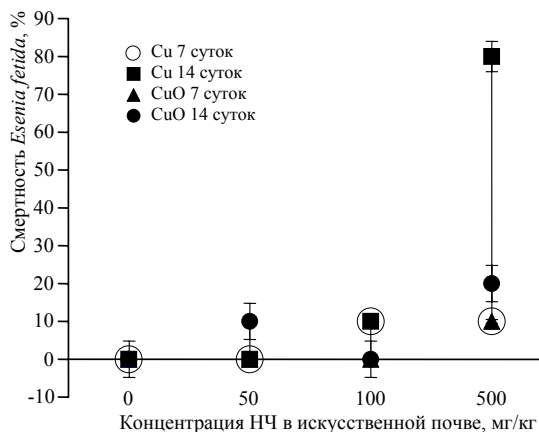


Рис. 1. Смертность червей *E. fetida* при воздействии наночастиц Cu и CuO на 7-е и 14-е сутки экспозиции в искусственной почве

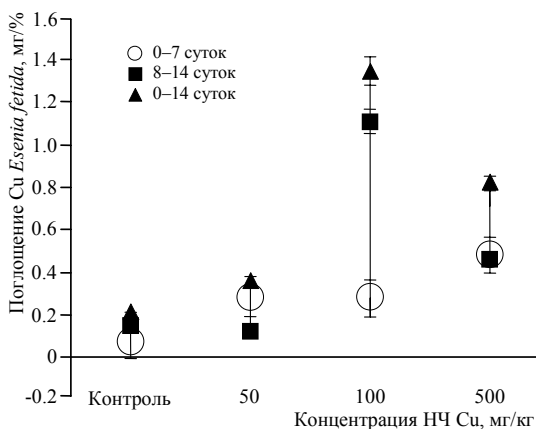
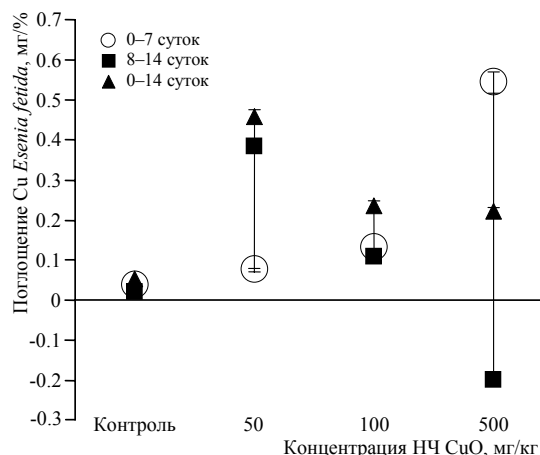


Рис. 2. Поглощение Cu *E. fetida* при экспозиции на искусственной почве с различной концентрацией НЧ Cu, мг/кг

Согласно S. Suthar с соавт. (Suthar et al., 2008), дождевые черви способны накапливать значительное количество металла в тканях, что может служить полезным индикатором биологического загрязнения из-за довольно последовательных отношений между концентрацией веществ в дождевом черве и почве.

Как и в результатах Z. Q. Li с соавт. (Li et al., 2009) и Y. G. Kou с соавт. (Kou et al., 2008), высокой гипераккумуляцией обладали НЧ Cu, суммарная скорость накопления которых достигала 5.08 и 3.69 мг/кг/сут. при дозах 100 и 500 мг/кг соответственно.

Различия по данному показателю в разрезе дозозависимых величин подтверждают мнения N. M. Van Straalen с соавт. (Van Straalen et al., 2001), S. N. Luoma, P. S. Rainbow (Luoma, Rainbow, 2005), которые считают, что скорость накопления металлов, а не абсолютные концентрации, являются ключевым показателем токсичности.



**Рис. 3.** Поглощение Cu червями *E. fetida* при экспозиции в искусственной почве с различной концентрацией НЧ CuO

свидетельствует о способности червя контролировать обмен высвобожденной меди, и опосредованно может снижать токсическую нагрузку на почвенный биоценоз при определенной степени загрязнения.

Учитывая, что механизмы снижения включают в себя увеличение скорости выведения при повышении концентрации в почве или токсикологический эффект, при котором увеличивается скорость метаболизма в черве при влиянии высоких концентраций металлов (Sample et al., 1998), то, если сравнить период 7-х и 14-х суток, концентрация меди в почве при добавлении НЧ Cu снизилась до 53%, а при добавлении НЧ CuO — до 29%.

Различная степень аккумуляции меди в организме червя оказала влияние на активность антиоксидантных ферментов в зависимости от концентрации наночастиц Cu и сроков экспозиции (Livingstone, 1993).

Между тем при введении в искусственную почву наночастиц CuO дозозависимый эффект проявлялся увеличением концентрации меди в теле червя на 12, 23 и 73% (7-е сутки) и на 62, 46 и 52% (14-е сутки) относительно контроля (см. рис. 2).

Интересно отметить, что накопление меди сохранилось при дозах до 100 мг/кг, тогда как при 500 мг/кг установлен факт выведения металла на 14-е сутки экспозиции (скорость выведения — 1.5 мг/кг/сут. (степень поглощения — 0.19 мг/%) (рис. 3).

При этом минимальная пороговая концентрация регуляции для CuO составила 29 мг/кг, что



Малоновый диальдегид (МА) отражает активность процессов перекисного окисления липидов и служит маркером степени эндогенной интоксикации. Как и в случае с НЧ Cu и CuO, увеличение МА было зафиксировано на 7-е сутки при снижении на 14-е сутки экспозиции. Как показано на рис. 4, наибольшее снижение на 75.8% установлено при концентрации НЧ Cu 500 мг/кг.

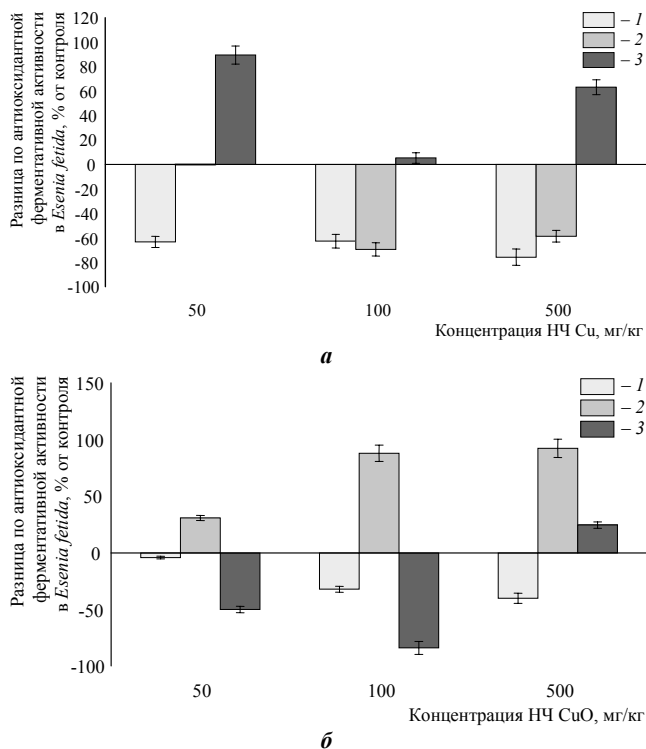
Каталаза (CAT) является важным ферментом в системе антиоксидантной защиты организмов. Способность исключать свободный радикал защищает клетки от повреждений, и его изменение рассматривается как предвестник загрязнения окружающей среды (Brown et al., 2004).

В присутствии НЧ Cu деятельность CAT в дождевом черве на 7-е сутки значительно подавлялась – до 14.1 и 25% ( $p < 0.05$ ) при дозе от 50 до 100 мг/кг соответственно, а затем увеличивалась до физиологического уровня после 14-дневного воздействия. Однако при дозе 500 мг/кг ее уровень увеличился от 29.4 до 63.1% относительно контроля.

Эффекты, вызываемые НЧ CuO, проявились в увеличении на 7-е сутки активности каталазы (на 71.7, 43.2, 63.5%) и в снижении на 14-е сутки экспозиции относительно контрольной группы (0 мг/кг) (рис. 4, б).

Аналогичные результаты были зарегистрированы в исследованиях М. Е. Wang, Q. X. Zhou (Wang, Zhou, 2006), Y. Liu с соавт. (Liu et al., 2010), D. H. Lin с соавт. (Lin et al., 2012). Это означает, что червь имеет способность переносить окислительный стресс и активировать антиоксидантную систему на первой стадии стресса при высоких концентрациях наночастиц.

Снижение активности CAT после длительного воздействия высоких концентраций наночастиц превышает пропускную способность поглощать активные



**Рис. 4.** Антиоксидантная ферментативная активность в *E. fetida* после 14-дневной экспозиции в искусственной почве с различной концентрацией НЧ Cu (а) и CuO (б) (разница с контролем, %): 1 – малоновый альдегид, мкМ/л; 2 – СОД, %; 3 – каталаза, мкМ/л

формы кислорода (АФК) САТ, и они становятся ингибиторами  $H_2O_2$  КПП. Это показывает, что защитные свойства антиоксидантных ферментов могут быть утеряны при увеличении токсического стресса в присутствии наночастиц меди.

В качестве другого ключевого фермента антиоксидантной защиты супероксиддисмутаза (СОД) удаляет супероксидный радикал  $O_2^-$ , образующийся при биологическом окислении.

В нашем исследовании активность СОД в черве снижалась при всех концентрациях НЧ Cu и, наоборот, увеличивалась в присутствии НЧ CuO. Влияние наночастиц Cu на активность СОД в дождевых червях проявилось в её снижении на 7-сутки независимо от концентрации, с наибольшим значением на 14-сутки при дозе 500 мг/кг (76.6%) относительно контрольной группы червей. В присутствии НЧ CuO ее уровень в черве увеличился относительно времени экспозиции от 20 до 50%.

Вышеописанные изменения могут произойти по той причине, что  $O_2$  снижает уровень радикалов, таких как ОН до глутатиона (GSH) и глутатион S-трансферазы (GST), чтобы уменьшить активность СОД. Затем избыток  $O_2$  может снизить деятельность СОД и сделать её неактивной (Sun et al., 2007). По мнению того же автора, активность СОД в дождевом черве увеличивается при умеренном экологическом стрессе и уменьшается при тяжелом экологическом окружении. Из этого следует, что НЧ Cu обладают пролонгированным действием, и процесс релаксации системы к нормальному состоянию после исключения токсиканта может занять определенное время.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изучен трофометаболический потенциал *Eisenia fetida*, обусловленный присутствием в почве наночастиц меди и её оксида. Установлено, что в отношении изучаемого объекта наибольшей токсичностью обладают НЧ меди, вызывающие высокие показатели смертности (80%), снижение массы на 50% ( $p \leq 0.05$ ) при дозировке НЧ Cu 500 мг/кг на фоне повышенной каталазы и низких значений малонового диальдегида и супероксиддисмутаза. Выявлен стимулирующий эффект минимальной из изучаемых доз НЧ CuO (50 мг/кг), что в перспективе может иметь прикладной характер. Проведенные эксперименты свидетельствуют о том, что высокая чувствительность представленных организмов позволяет использовать их в качестве биологических тестов (биоиндикаторов) с целью оценки состояния педосферы.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-36-00023).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Покаряевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. М. : Наука, 1985. 302 с.
- Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. Биология : в 3 т. / под ред. Р. Сопера. М. : Мир, 2004. Т. 2. С. 139.
- Adams L. K., Lyon D. Y., Alvarez P. J. J. Comparative eco-toxicity of nanoscale  $TiO_2$ ,  $SiO_2$ , and ZnO water suspensions // Water Research. 2006. Vol. 40, iss. 19. P. 3527 – 3532.

Alexander M. Aging, bioavailability, and overestimation of risk from environmental pollutants // Environmental Science Technology. 2000. Vol. 34, № 20. P. 4259 – 4265.

Brown P. J., Long S. M., Spurgeon D. J., Svendsen C., Hankard P. K. Toxicological and biochemical responses of the earthworm *Lumbricus rubellus* to pyrene, a non-carcinogenic polycyclic aromatic hydrocarbon // Chemosphere. 2004. Vol. 57, № 11. P. 1675 – 1681.

Dalby P. R., Baker G. H., Smith S. E. «Filter paper method» to remove soil from earthworm intestines and to standardize the water content of earthworms // Soil Biology and Biochemistry. 1996. Vol. 28, iss. 4 – 5. P. 685 – 687.

Eisenhauer N. The action of an animal ecosystem engineer : identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods // Pedobiologia. 2010. Vol. 53, iss. 6. P. 343 – 352.

García-Gómez C., Esteban E., Beatriz Sanchez-Pardo B., Dolores M. Assessing the ecotoxicological effects of long-term contaminated mine soils on plants and earthworms : relevance of soil (total and available) and body concentrations // Ecotoxicology. 2014. Vol. 23, iss. 7. P. 1195 – 1209.

Handy R. D., Henry T. B., Scown T. M., Johnston B. D., Tyler C. R. Manufactured nanoparticles : their uptake and effects on fish-a mechanistic analysis // Ecotoxicology. 2008. Vol. 17, iss. 5. P. 396 – 409.

Jouquet P., Blanchart E., Capowiez Y. Utilization of earthworms and termites for the restoration of ecosystem functioning // Applied Soil Ecology. 2014. Vol. 73. P. 34 – 40.

Kou Y. G., Fu X. Y., Hou P. Q. The study of lead accumulation of earthworm in lead pollution soil // Environmental Science and Management. 2008. Vol. 33, № 1. P. 62 – 64 (In Chinese).

Lavelle P., Decaëns T., Aubert M., Barot S., Blouin M., Bureau F., Margerie P., Mora P., Rossi J.-P. Soil invertebrates and ecosystem services // European J. of Soil Biology. 2006. Vol. 42, iss. 1. P. 3 – 15.

Li Z. Q., Wang B. B., Nie J. H. Effects of copper on earthworm in body weight and its copper accumulating characteristics // Acta Ecologica Sinica. 2009. Vol. 29. P. 1408 – 1414 (In Chinese).

Lin D. H., Xing B. S. Phytotoxicity of nanoparticles : inhibition of seed germination and root growth // Environmental Pollution. 2007. Vol. 150, iss. 2. P. 243 – 250.

Lin D., Xie X., Zhou Q., Liu Y. Biochemical and genotoxic effect of triclosan on earthworms (*Eisenia fetida*) using contact and soil tests // Environmental Toxicology. 2012. Vol. 27, iss. 7. P. 385 – 392.

Liu Y., Zhou Q., Xie X., Lin D., Dong L. Oxidative stress and DNA damage in the earthworm *Eisenia fetida* induced by toluene, ethylbenzene and xylene // Ecotoxicology. 2010. Vol. 19, № 8. P. 1551 – 1559.

Livingstone D. R. Biotechnology and pollution monitoring : use of molecular biomarkers in the aquatic environment // J. of Chemical Technology and Biotechnology. 1993. Vol. 57, iss. 3. P. 195 – 211.

Lover S. B., Klaper R. *Daphnia magna* mortality when exposed to titanium dioxide and fullerene (C-60) nanoparticles // Environmental Toxicology and Chemistry. 2006. Vol. 25, iss. 4. P. 1132 – 1137.

Luoma S. N., Rainbow P. S. Why is metal bioaccumulation so variable? Biodynamics as a unifying concept // Environmental Science and Technology. 2005. Vol. 39, iss. 7. P. 1921 – 1931.

Morgan J. E., Richards S. P. G., Morgan A. J. Stable strontium accumulation by earthworms : A paradigm for radiostrontium interactions with its cation analogue, calcium // Environmental Toxicology and Chemistry. 2001. Vol. 20, iss. 6. P. 1236 – 1243.

Pan B., Xing B. S. Applications and implications of manufactured nanoparticles in soils : a review // European J. of Soil Science. 2012. Vol. 63, iss. 4. P. 437 – 456.

Peijnenburg W. J. G. M., Baerselman R., de Groot A. C., Jager T., Posthuma L., Van Veen R. P. M. Relating environmental availability to bioavailability : soil-type-dependent metal

accumulation in the oligochaete *Eisenia Andrei* // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1999. Vol. 44, iss. 3. P. 294 – 310.

Sample B. E., Beauchamp J. J., Efroymson R. A., Suter G. W., Ashwood T. L. Development and validation of bioaccumulation models for earthworms // *Environmental Restoration Program* / ed. M. Lockwood. Tennessee : Oak Ridge National Laboratory, 1998. 88 p.

Scott-Fordsmand J. J., Krogh P. H., Schaefer M., Johansen A. The toxicity testing of double-walled nanotubes-contaminated food to *Eisenia veneta* earthworms // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2008. Vol. 71, iss. 3. P. 616 – 619.

Semenzin E., Critto A., Carlon C., Rutgers M., Marcomini A. Development of a site-specific ecological risk assessment for contaminated sites : part II. A multi-criteria based system for the selection of bioavailability assessment tools // *Science of the Total Environment*. 2007. Vol. 379, iss. 1. P. 34 – 45.

Sun W., Tai T. Y., Lin Y. S. Effect of monosultap on protein content. SOD and AChE activity of *Eisenia foetida* under two different temperatures // *J. Agro-Environment Science*. 2007. Iss. 5. P. 1816 – 1821 (In Chinese).

Suthar S., Singh S., Dhawan S. Earthworm as bioindicators of metals (Zn, Fe, Mn, Cu, Pb and Cd) in soils : is metal bioaccumulation affected by their ecological categories // *Ecological Engineering*. 2008. Vol. 32, iss. 2. P. 99 – 107.

Van Gestel C. A. M., Koolhaas J. E., Hamers T., van Hopper M., van Roover M., Korsman C., Reinecke S. A. Effects of metal pollution on earthworm communities in a contaminated floodplain area : linking biomarker, community and functional responses // *Environmental Pollution*. 2009. Vol. 157, iss. 3. P. 895 – 903.

Van Straalen N. M., Butovsky R. O., Pokarzhevskii A. D., Zaitsev A. S., Verhoef S. C. Metal concentrations in soil and invertebrates in the vicinity of a metallurgical factory near Tula (Russia) // *Pedobiologia*. 2001. Vol. 45, iss. 5. P. 451 – 466.

Vijver M. G., Van Gestel C. A. M., Lanno R. P., Van Straalen N. M., Peijnenburg W. J. G. M. Internal metal sequestration and its ecotoxicological relevance : a review // *Environmental Science and Technology*. 2004. Vol. 38, iss. 18. P. 4705 – 4712.

Vijver M. G., Vink J. P. M., Miermans C. J. H., Van Gestel C. A. M. Oral sealing using glue : a new method to distinguish between intestinal and dermal uptake of metals in earthworms // *Soil Biology and Biochemistry*. 2003. Vol. 35, iss. 1. P. 125 – 132.

Wang M. E., Zhou Q. X. Joint stress of chlorimuron-ethyl and cadmium on wheat *Triticum aestivum* at biochemical levels // *Environmental Pollution*. 2006. Vol. 144, iss. 2. P. 572 – 580.

Zhang J., Yu J., Ouyang Y., Xu H. Responses of earthworm to aluminum toxicity in latosol // *Environmental Science and Pollution Research*. 2013. Vol. 20, iss. 3. P. 1135 – 1141.

Zhang B., Pan X., Cobb G. P., Anderson T. A. Uptake, bioaccumulation, and biodegradation of hexahydro-1, 3, 5-trinitro-1, 3, 5-triazine (RDX) and its reduced metabolites (MNX and TNX) by the earthworm (*Eisenia fetida*) // *Chemosphere*. 2009. Vol. 76, iss. 1. P. 76 – 82.

УДК 598.321(470.44)

## ЧИСЛЕННОСТЬ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* L. 1758) (OTIDIDAE, AVES) В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

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

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

Поступила в редакцию 28.11.16 г.

**Численность стрепета (*Tetrix tetrix* L. 1758) (Otididae, Aves) в Саратовской области.** – Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Опарина О. С., Мамаев А. Б. – На основе учетных данных, полученных различными методами, и их статистической обработки была определена численность осенней популяции стрепета в саратовском Заволжье в период с конца 1990-х гг. по настоящее время. С 2012 по 2016 г. она составляла в среднем около 30000 особей, а в Правобережье области была на один-два порядка ниже, здесь распространение вида имело спорадический характер. При исследовании динамики численности стрепета установлено, что в первой половине 2000-х гг. имел место рост его популяции на изученной нами территории. Обоснована необходимость в проведении учетных работ в дальнейшем для мониторинга популяции вида.

*Ключевые слова:* *Tetrix tetrix*, распространение, численность, Саратовская область.

**Abundance of *Tetrix tetrix* L. 1758 (Otididae, Aves) in the Saratov region.** – Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Oparina O. S., and Mamayev A. B. – Based on the count data obtained by various methods and their statistical processing, the abundance of the autumn population of *Tetrix tetrix* in the Saratov Trans-Volga region was estimated from the late 1990s till now. From 2012 to 2016 it averaged about 30,000 individuals, and in the Right Volga Bank region it was one or two orders lower, the species' distribution there was sporadic. When studying the *T. tetrix* abundance dynamics, an increase in its population on the studied territory in the first half of the 2000s was established. The necessity of carrying out count work in the future for monitoring the population is substantiated.

*Key words:* *Tetrix tetrix*, distribution, abundance, Saratov region.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-157-169

### ВВЕДЕНИЕ

В прошлом стрепет был распространен по всей степной полосе России от её западных границ до предгорий Алтая, проникая во многих местах в лесостепи (Спангенберг, 1951). Во второй половине XX в. бывший сплошной ареал приобрел пятнистый облик. В его российской части сохранялись обособленные популяции в Центрально-Черноземье, Приазовье, Восточном Предкавказье, Нижнем и Среднем Поволжье и Приуралье (Исаков, Флинт, 1986). К настоящему времени стрепет в Воронежской области практически исчез (Венгеров, 2005), нет его в Тамбовской, Пензенской, Ульяновской областях и Татарии, в других регионах он сохранился, и местами происходит восстановление его ареала. В настоящее время стрепет гнез-

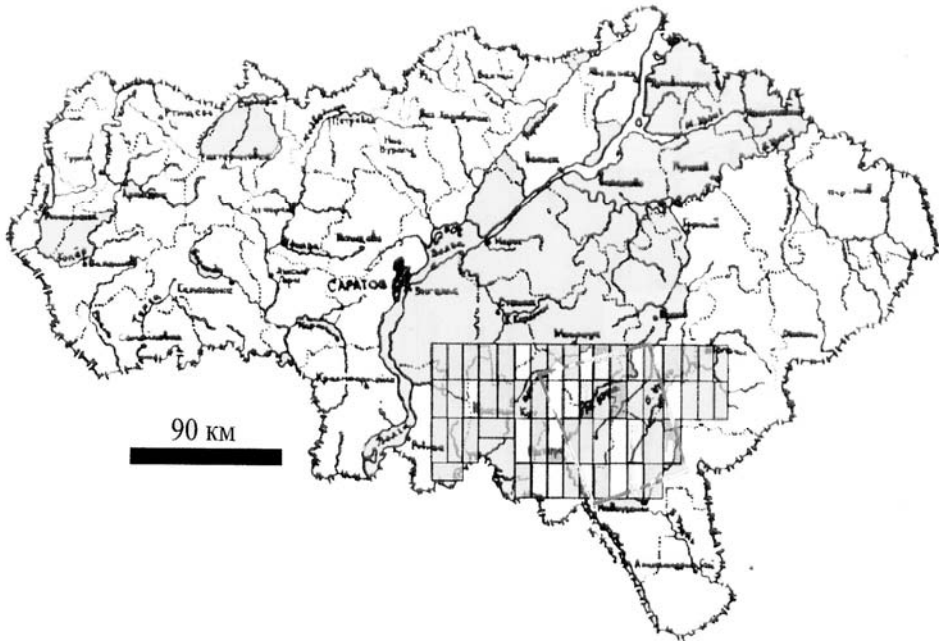
дится на всем степном пространстве Волго-Донского междуречья в пределах Ростовской области (Белик, 2014), в Волго-Уральском междуречье – в Самарской, Саратовской, Волгоградской и Астраханской областях (Опарин и др., 2002; Линдемман и др., 2005; Финогенов, 2007; Павлов и др., 2009; Белик, 2013; Реуцкий, 2014), в республике Калмыкия, в полупустынях Восточного Предкавказья на территории Ставропольского края, республиках Чечня и Дагестан (Точиев, Гизатулин, 1990; Маловичко, Федосов, 2006; Джамирзоев и др., 2013; Музаев и др., 2015). Сохранился мелкий очаг его размножения в Приазовье в составе Краснодарского края (Тильба, 2007) и Республики Крым (Андрющенко, Стадниченко, 1999; Прокопенко, Кучеренко, 2012). Распространен стрепет в Поволжье в правобережье Саратовской и Волгоградской областей (Чернобай, Букреев, 2004; Хрустов, Шляхтин, 2006). Восточнее он гнездится в приграничных с Казахстаном степях Оренбургской, Челябинской, Курганской, Омской областей, в Зауралье республики Башкортостан и в Алтайском крае (Коровин, 2001, 2004, 2013; Барбазюк, 2007, 2011; Тарасов, 2011; Нефедов, 2013; Гашек, Чичкова, 2014; Котлов, 2015). В мае 2013 г. 2 стрепета были зарегистрированы на юго-западе республики Тыва (Арчимаева, Забелин, 2015).

Однако статистически обработанные учетные данные по численности этого вида в русскоязычной научной литературе отсутствуют, а все приведенные выше работы носят фактологический характер, а их выводы основаны на экспертных оценках авторов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В осенний период 1998 – 2000, 2011 – 2012 и 2014 – 2016 гг. (рис. 1) в южной половине саратовского Заволжья авторами статьи были проведены крупномасштабные учетные работы численности и распределения дрофы на территории площадью 12000 км<sup>2</sup>. Параллельно с учетами дрофы некоторые учетчики фиксировали также встречи стрепетов, что позволило определить относительную численность этого вида на обследуемой территории. Метод учета во все периоды был один и тот же и описан в работе М. Л. Опарина с соавторами (2003), однако, чтобы не отсылать читателя к упомянутой работе, приведем его основные положения. Учет проводился с середины сентября в течение 10 дней 6 группами по 2 человека на автомобилях. Работа выполнялась с рассвета до сумерек, с перерывом в середине дня, когда птицы часто отдыхают и их трудно увидеть. Каждая группа в день обследовала территорию площадью 200 км<sup>2</sup>. Дислокация мест обнаружения птиц осуществлялась с применением спутниковой навигации, а камеральная обработка материала – с помощью ГИС программы MapinfoProfessional 15.0. Во время учетных работ выполнялось картирование местообитаний дрофы и стрепета, а также были использованы официальные данные о структуре посевных площадей на территории Саратовской области. В качестве относительной оценки численности стрепета (индекса численности) нами было взято число встреченных птиц, в среднем приходящееся на сто территориальных единиц учета. Так же как и при учете дрофы, в качестве территориальной единицы была выбрана площадка размером 25 км<sup>2</sup> (5×5 км).

ЧИСЛЕННОСТЬ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* L. 1758)



**Рис. 1.** Размещение модельного участка учета численности дрофы и стрепета в Саратовской области

Для сравнения распространенности (доля территориальных единиц в которых присутствовал, от общего количества обследованных) вида в разные годы, все исследованные территориальные единицы учета были разделены между собой по признаку «птицы обнаружены – птицы не обнаружены». Полученные результаты сводились в таблицу сопряженности признаков  $2 \times 2$  (табл. 1).

**Таблица 1**

Классификация данных учетов стрепета по двум признакам

Наличие признака 1	Наличие признака 2		Сумма
	<i>A</i> (птицы обнаружены)	$\bar{A}$ (птицы не обнаружены)	
<i>B</i> (объекты наблюдения одного года)	<i>X</i>	<i>Y</i>	$q_b$
$\bar{B}$ (объекты наблюдения другого года)	<i>U</i>	<i>V</i>	$q_{\bar{b}}$
Сумма	$S_A$	$S_{\bar{A}}$	<i>S</i>

*Примечание.* *X, Y, U, V* – количество элементов выборки из всей совокупности сравниваемых объектов наблюдения, обладающие указанными признаками.

Затем рассчитывались критический показатель  $c_1$ , равный наибольшему целому числу, удовлетворяющему неравенству:

$$\sum_{i=0}^{c_1-1} C_{q_B}^i C_{q_B}^{S_A-i} / C_S^{S_A} < a/2, \quad (1)$$

и критический показатель  $c_2$ , равный наименьшему целому числу, удовлетворяющему неравенству:

$$\sum_{i=c_2+1}^{q_B} C_{q_B}^i C_{q_B}^{S_A-i} / C_S^{S_A} < a/2, \quad (2)$$

где  $C_n^k$  – знак числа сочетаний из  $n$  элементов по  $k$ ,  $a$  – принятый при сравнении уровень значимости (Чибисов, Пагурова, 1990).

Если  $U < c_1$ , то во втором случае распространенность вида меньше, чем в первом, если  $U > c_2$ , то во втором случае распространенность вида больше, чем в первом, если  $c_1 \leq U \leq c_2$ , то распространенность вида в обоих случаях можно считать не отличающейся, т. е. одинаковой.

Таким же образом сравнивалась плотность населения вида в разные годы, все территориальные единицы учета, где встречались стрепеты, были разделены между собой по признаку «число птиц больше контрольной величины – число птиц меньше или равно контрольной величине». В качестве контрольной величины бралась медиана совместного распределения числа встреченных особей изучаемого вида, приходящихся на одну территориальную единицу учета в сравниваемые годы.

Дополнительно нами проводился сравнительный анализ различий в средних тенденциях для связанных выборок различных лет с последовательным применением критерия знаков и парного критерия Вилкоксона при уровне значимости  $\alpha$ , равном 0.05, который применялся во всех случаях анализа (Урбах, 1963; Гублер, 1978).

Сравнивались между собой данные одной и той же учетной площадки, полученные в разные годы. Для анализа выбирались только те площадки, на территории которых при проведении учета имели место встречи птиц хотя бы в одном из сравниваемых годов.

В дальнейшем оценки, указанные выше, использовались в качестве критериев для окончательного сравнения численности стрепетов на изучаемой территории в различные годы.

При сравнении использовался принцип Парето предпочтительности, это когда численность вида в один год считается большей (предпочтительней) по сравнению с численностью вида в другой год, если в первом случае все указанные критерии не меньше, чем во втором, причем, по крайней мере, один из трех критериев строго больше соответствующего критерия во втором случае. Если указанное условие не выполняется, то численности считаются примерно одинаковыми.

Для сравнения нами были проанализированы данные мониторинга редких и малочисленных видов, выполненного в период с 2012 по 2015 г. на территории Саратовской области. Методика мониторинга была разработана одним из авторов настоящей статьи (Кондратенков, 2011). В качестве территориальных единиц на-



## ЧИСЛЕННОСТЬ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* L. 1758)

блюдения использовались отдельные закрепленные охотничьи хозяйства, общедоступные охотничьи угодья в границах муниципальных районов, а также выделенные участки общедоступных охотничьих угодий с особым режимом охраны охотничьих животных. В качестве корреспондентов привлекались специалисты комитета охотничьего хозяйства и рыболовства области, егери и охотоведы охотничьих хозяйств.

В конце года корреспондентам предлагалось заполнить анкету, где они должны были оценить среднее обилие некоторых редких и малочисленных видов в прошедшем году, в том числе и стрепета, по соответствующей шкале порядковых оценок (табл. 2). Оценка определялась для периода наибольшей наблюдаемости вида, для стрепета это вторая половина лета – начало осени.

**Таблица 2**

Основная и дополнительная шкалы интервальных оценок численности вида  
и их весовые значения, баллы

Основная шкала			Дополнительная шкала		
№ п/п	Оценка численности	Весовые значения	№ п/п	Оценка численности	Весовые значения
1	Вид не наблюдается	0.00	1	Единично	1.00
2	Несколько единиц	1.78	2	Около десяти	3.16
3	Несколько десятков	5.62	3	Около ста	10.00
4	Несколько сотен	17.80	4	Около одной тысячи	31.60
5	Несколько тысяч	56.20	5	Около десяти тысяч	100
6	Несколько десятков тысяч	178			

Общая шкала оценок состоит из двух частей, основной шкалы и дополнительной. Если у корреспондента возникали сомнения по поводу выбора оценки обилия вида по основной шкале, он мог воспользоваться дополнительной шкалой. Обе шкалы являются логарифмическими, следующее значение больше предыдущего в десять раз.

Большой шаг шкалы оценок был выбран с целью компенсации разброса субъективных оценок численности, влияния смены части корреспондентов с течением времени, а также неизбежных ошибок в оценках, даваемых в отношении больших территорий, – несколько десятков и более тысяч гектар.

Несмотря на численные обозначения шкалы оценок обилия видов на обследуемых территориях, указанным методом можно получить лишь относительные оценки численности, на основании которых можно судить о динамике вида, а также проводить различные сравнения.

Принципиально указанный метод не отличается от метода массового опроса постоянных добровольных охотников-корреспондентов по специальным анкетам, применявшегося ранее ВНИИОЗ для оценки «урожая» основных видов пушных зверей. Только численность там определялась в баллах по пятибалльной шкале (Граков, 2003).

Анализ полученных данных был выполнен так же, как и в первом случае, при обработке результатов учета, полученных на модельной территории. Только для сравнения распространенности вида в разные годы или между различными частями области все территориальные единицы наблюдения, для которых была получена оценка численности, разделялись между собой по признаку «вид присутствует – вид отсутствует». Для сравнения плотности населения все территориальные единицы наблюдения, получившие не нулевую оценку численности, были разделены между собой по признаку «оценка численности больше, чем оценка численности медианной группы – оценка численности меньше или равна оценке медианной группы». Медианная группа определялась на основании совместного распределения данных сравниваемых годов или различных частей области.

Парето предпочтительность определялась по двум критериям.

Для проведения дополнительного анализа нами для каждой порядковой оценки численности было поставлено соответствующее значение в баллах. Балльная шкала оценок была выбрана также интегральной, но с меньшим основанием, следующее значение больше предыдущего в  $\sqrt{10}$  раз. Это позволило повысить устойчивость метода к субъективным ошибкам корреспондентов, а также не учитывать различия в площадях единиц обследования.

Интегрированная оценка численности в баллах как в целом для области, так и для различных ее частей, определялась как произведение средней оценки численности птиц, приходящейся на одну территориальную единицу наблюдения в баллах на общее число единиц наблюдения:

$$B = M\bar{b}, \quad \bar{b} = \frac{\sum_i m_i b_i}{\sum_i m_i}, \quad (3)$$

где  $M$  – общее число единиц исследования на изучаемой территории,  $m_i$  – число единиц исследования, получивших  $i$ -тую оценку численности,  $b_i$  – значение весового коэффициента в баллах для  $i$ -той оценки численности.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты учета стрепетов на модельной территории, полученные методом сплошного обследования на параллельных маршрутах, приведены в табл. 3, из которой видно, что в 2012 г. имел место резко выделяющийся результат, в границах одной территориальной единицы учета было обнаружено 2000 особей стрепета, что оказалось больше их количества (609 особей) на всей остальной территории. Если исключить указанный резко уклоняющийся результат в этой территориальной ячейке, то показатель учета уменьшится в несколько раз с 652 до 153 особей на 100 территориальных единиц учета. В связи с этим нами при анализе полученных данных использовались непараметрические методы, устойчивые к таким уклонениям.

Результаты попарного сравнения данных учета стрепета разных лет между собой по указанным выше критериям представлены в табл. 4.

ЧИСЛЕННОСТЬ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* L. 1758)

Таблица 3

Результаты учета стрепета на модельной территории в период с 1998 по 2016 г.

Показатели	Годы						
	1998	1999	2000	2012	2014	2015	2016
Всего территориальных единиц учета на обследуемой территории	480	480	480	480	480	480	480
Кол-во территориальных единиц учета, для которых получена оценка относительной численности стрепета	240	432	296	400	216	183	328
В том числе встречено птиц:							
0	239	428	295	371	188	169	319
от 1 до 10	1	3	1	10	8	7	5
от 10 до 30	0	0	–	4	7	5	0
от 30 до 100	0	1	–	4	11	2	4
от 100 до 300	0	–	–	2	2	0	0
300 и более	0	–	–	1	0	0	0
Всего встречено птиц	1	55	1	2609	1058	275	223
Показатель численности (число особей / 100 тер. ед. учета)	0.74	12.5	0.34	652	490	150	68.0

Таблица 4

Результаты сравнения данных учета различных лет по следующим критериям: «распространенность вида», «плотность населения вида», «различие в средних тенденциях»

Годы	Результаты сравнения						
	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2012 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.
1998		0;0;0	0;0;0	+;0;+	+;0;+	+;0;+	+;0;+
1999	0;0;0		0;0;0	+;0;+	+;0;+	+;0;+	0;0;0
2000	0;0;0	0;0;0		+;0;+	+;0;+	+;0;+	+;0;+
2012	–;0;–	–;0;–	–;0;–		+;0;0	0;0;0	0;0;–
2014	–;0;–	–;0;–	–;0;–	–;0;0		0;0;0	–;0;–
2015	–;0;–	–;0;–	–;0;–	0;0;0	0;0;0		–;0;–
2016	–;0;–	0;0;0	–;0;–	0;0;+	+;0;+	+;0;+	

*Примечание.* Данные года, указанного в верхней строке, сравниваются с данными года, указанного в левом столбце; + – значение критерия первого сравниваемого года строго больше значения соответствующего критерия второго года, – – значение критерия первого сравниваемого года строго меньше значения соответствующего критерия второго года, 0 – значения соответствующих критериев сравниваемых годов примерно одинаковы.

На основании результатов сравнения, представленных в табл. 4, можно выстроить следующий ранжированный ряд, отражающий соотношение численностей стрепета на модельной территории в разные годы:

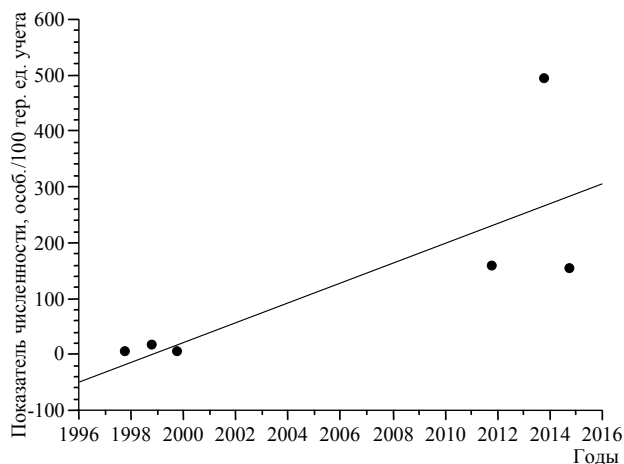
$$1998 \text{ г.} \leq 2000 \text{ г.} \leq 1999 \text{ г.} \leq 2016 \text{ г.} \leq 2012 \text{ г.} \leq 2015 \text{ г.} \leq 2014 \text{ г.}$$

По всей видимости, в 2014 г. численность стрепета на модельной территории достигла своего максимального значения за рассматриваемый период времени.

В 2016 г. из-за погодных условий учеты проводились с 05.10 по 14.10 в период интенсивного отлета стрепета на места зимовок, что могло исказить данные

учета, в связи с чем результаты 2016 г. из дальнейшего анализа были исключены. Также из дальнейшего анализа был исключен резко выделяющийся результат встреч птиц на одной из территориальных единиц учета в 2012 г.

На рис. 2 представлен тренд динамики показателя численности стрепета на модельной территории за период наблюдений, коэффициент корреляции показателя учета с течением времени по годам равен 0.76. И хотя регрессионный анализ не



**Рис. 2.** Тренд динамики численности стрепета на модельной территории

подтверждает достоверность роста показателя численности, что обусловлено недостаточным количеством проведенных учетов, сомневаться в реальном росте численности стрепета на модельной территории за указанный период времени не приходится. Значительный рост численности стрепета на обследуемой территории произошел в нулевые годы. К сожалению, этот период времени не был охвачен учетами.

Результаты мониторинга популяции стрепета на территории Саратовской области методом порядковой оценки его численности приведены в табл. 5.

**Таблица 5**

Результаты мониторинга популяции стрепета на территории Саратовской области методом порядковой оценки численности

Показатели учета	Годы			
	2012	2013	2014	2015
1	2	3	4	5
В целом по области				
Всего единиц исследования	172	173	174	174
Из них: нет оценки	121	107	49	64
есть оценка	51	66	125	110
в том числе:				
нет				
единично	34	50	88	75
несколько единиц	7	5	12	10
несколько десятков	0	1	2	5
около сотни	5	4	12	9
несколько сотен	0	0	1	0
несколько тысяч	4	5	5	10
	1	1	5	1

ЧИСЛЕННОСТЬ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* L. 1758)

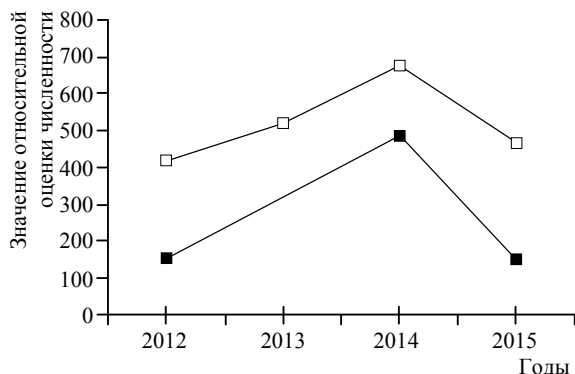
Окончание табл. 5

1	2	3	4	5
Правобережье				
Всего единиц исследования	116	118	121	121
Из них: нет оценки	83	70	31	44
есть оценка	33	48	90	77
в том числе:				
нет	27	44	79	67
единично	4	4	9	7
несколько единиц	0	0	1	3
несколько десятков	1	0	1	0
около сотни	0	0	0	0
несколько сотен	1	0	0	0
несколько тысяч	0	0	0	0
Левобережье				
Всего единиц исследования	56	55	53	53
Из них: нет оценки	39	37	18	20
есть оценка	17	18	35	33
в том числе:				
нет	7	6	9	8
единично	3	1	3	3
несколько единиц	0	1	1	2
несколько десятков	4	4	11	9
около сотни	0	0	1	0
несколько сотен	3	5	5	10
несколько тысяч	1	1	5	1
Интегральная оценка численности в баллах				
Область в целом	548	457	644	480
Правобережье	96.4	9.83	22.0	19.4
Левобережье	420	521	676	468

Попарное сравнение данных по годам исследования с использованием указанных ранее критериев не выявило существенных различий результатов, полученных ни для Саратовской области в целом, ни для ее Правобережья и Левобережья в отдельности. Можно говорить, что численность популяции стрепета для указанных территорий за период с 2012 по 2015 г. была примерно одного порядка. В то же время выявлено, что численность стрепета в Левобережье существенно больше, чем в Правобережье, для всех лет исследования.

Балльная оценка подтверждает сделанный ранее вывод о значительном численном превосходстве левобережной популяции стрепета над его правобережной популяцией. Более того, можно говорить о том, что численность стрепета в Правобережье настолько мала, что не влияет существенным образом на динамику численности населения этого вида на территории Саратовской области.

Обращает на себя внимание совпадение максимума оценки численности стрепета в баллах и максимума показателя его численности, определенного ранее для модельной территории, обе наибольшие оценки приходятся на 2014 г. (рис. 3).



**Рис. 3.** Динамика относительной численности стрепета: ■ – изменение показателя численности на модельной территории (особей на 100 территориальных единиц исследования); □ – изменение оценки численности в саратовском Левобережье в баллах

Это говорит о том, что данные о встречаемости стрепета на модельной территории достаточно объективно отражают динамику численности этого вида на всей левобережной части Саратовской области.

В 2015 г. комитетом охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области был проведен маршрутный учет полевой и боровой дичи, в ходе которого учитывался и стрепет.

Приведём результаты маршрутного учета стрепета:

- Правобережье – 0 особей;
- Левобережье – 26345 особей;
- в целом по области – 26345 особей.

Относительная статистическая ошибка результата учета – 38,5%, при этом 95%-ный доверительный интервал оценки численности находится в пределах от 15015 до 46225 особей.

Сравнение результатов относительных учетов численности, рассмотренных нами ранее, с результатами маршрутного учета позволяет оценить численность стрепета в Саратовской области как в настоящее время, так и на рубеже XX и XXI столетий.

В настоящее время численность стрепета составляет от одного десятка до нескольких десятков тысяч, в среднем около 30 тыс. особей, на пике численности в 2014 г. – около 50 тыс. особей. Подавляющая часть популяции этого вида сосредоточена в левобережной части области. В Правобережье численность стрепета составляет от нескольких десятков до одной-двух тысяч, в среднем несколько сотен особей. Примерно такой же, как сейчас в Правобережье, была численность стрепета на рубеже веков на всей территории Саратовской области.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значительное увеличение популяции стрепета, примерно на один-два порядка, произошло в первом десятилетии текущего столетия, во всяком случае, к 2008 г. встречаемость птиц в природе заметно увеличилась по сравнению с предыдущими годами. Мы связываем это с тем, что растительность залежей достигла поздних стадий сукцессии и превратилась во вторичную целину, пригодную для гнездования вида. Их площадь на протяжении 1990-х – 2000-х гг. составляла около 20% изученной территории. Кроме этого нужно отметить значительное снижение

## ЧИСЛЕННОСТЬ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* L. 1758)

пастбищной нагрузки на естественные целинные угодья, что также способствовало успешному гнездованию стрепета в саратовском Заволжье. Также следует сказать о благоприятной для стрепета фазе климатического цикла. Группой специалистов, работавших на Джанибекском стационаре Института лесоведения РАН, в результате многолетних исследований в Волго-Уральском междуречье установлено, что плотность гнездового населения стрепета заметно повышается во влажные и снижается в сухие годы (Линдеман и др., 2005). Со второй половины 1980-х гг. по начало 2000-х гг. на исследованной нами территории отмечалась влажная фаза внутривекового климатического цикла (Золотокрылин, 2003; Титкова, 2003; Сажин и др., 2006; Сапанов, Сиземская, 2010), а в начавшееся в 2010-х гг. иссушение степных ландшафтов (Золотокрылин, Черенкова, 2011) может негативно сказаться на состоянии популяции стрепета. Однако, чтобы подтвердить или опровергнуть данное предположение, необходимо проводить дальнейшие исследования.

В Саратовской области гнездование стрепета на полях севооборота является исключительно редким. Посевов многолетних кормовых трав, на которых стрепет гнездится в Челябинской области (Коровин, 2013), в изученном нами регионе в настоящее время нет, имеются лишь посевы однолетней высокорослой суданской травы. Поэтому в Саратовской области стрепет для гнездования выбирает старые залежи (вторичную целину), естественные пастбищные угодья с низкой пастбищной нагрузкой и однолетние залежи, представляющие собой не перепаханные по различным причинам к следующему сезону гнездования поля севооборота с разрастающимися по стерне сорняками.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрющенко Ю. Л., Стадниченко И. С. Современное состояние дрофы, стрепета и авдотки на юге левобережной Украины // Бранта. 1999. № 2. С. 135 – 151.
- Арчимаева Т. П., Забелин В. И. Встреча стрепета *Tetrax tetrax* в юго-западной Туве // Рус. орнитол. журн. 2015. Т. 24, экспресс-вып. № 1120. С. 980 – 981.
- Барбазюк Е. В. Повышение численности стрепета на востоке Оренбургской области // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2011. № 4. С. 91 – 93.
- Барбазюк Е. В. Численность и распространение редких и краснокнижных видов птиц в пределах ключевой орнитологической территории степного Зауралья (Шалкаро-Жетыкольский озерный район) // Проблемы региональной экологии. 2007. № 1. С. 106 – 109.
- Белик В. П. К летней орнитофауне Богдинско-Баскунчакского заповедника и его окрестностей // Исследования природного комплекса окрестностей озера Баскунчак. Волгоград : Волгогр. науч. изд-во, 2013. С. 27 – 34.
- Белик В.П. Стрепет // Красная книга Ростовской области : в 2 т. Т. 1. Животные / Мин-во природных ресурсов и экологии Ростовской области. Ростов-н/Д, 2014. С. 204.
- Венгеров П. Д. Птицы и малоиспользуемые сельскохозяйственные земли Воронежской области. Воронеж : Изд-во «Кривичи», 2005. 152 с.
- Гашек В. А., Чичкова А. С. Стрепет // Красная книга Республики Башкортостан : в 2 т. Т. 2. Уфа : Информреклама, 2014. С. 138.

Граков Н. Н. История организации учетов охотничьих животных в России // Учеты и современное состояние ресурсов охотничьих животных : сб. статей / под ред. Н. Н. Гракова, Л. М. Шилияевой. Киров : Изд-во ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова, 2003. С. 4 – 8.

Гублер Е. В. Вычислительные методы анализа и распознавания патологических процессов: Л. : Медицина, 1978. 294 с.

Джамирзоев Г. С., Букреев С. А., Бархалов Р. М., Мазанаева Л. Ф., Яровенко Ю. А., Курниев К. М., Плакса С. А., Перезовов А. Г., Газарян С. В., Аскендеров А. Д., Насрулаев Н. И., Бабаев Э. А., Яровенко А. Ю. Редкие позвоночные животные заповедника Дагестанский // Тр. заповедника Дагестанский. Махачкала : АЛЕФ, 2013. Вып. 6. 372 с.

Золотокрылин А. Н. Климатическое опустынивание. М. : Наука, 2003. 246 с.

Золотокрылин А. Н., Черенкова Е. А. Динамика зон увлажнения суббореальных ландшафтов России в XX – XXI вв. // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 4. С. 33 – 41.

Исаков Ю. А., Флинт В. Е. Семейство Дрофиные // Птицы СССР : Курообразные, Журавлеобразные. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 465 – 502.

Кондратенков И. А. Краткая инструкция по заполнению ведомости порядковой оценки численности объектов животного мира / Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области. Саратов, 2011. 2 с.

Коровин В. А. Динамика населения птиц степного агроландшафта в связи с изменениями в характере землепользования // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков : тр. междунар. конф. Казань : Магариф, 2001. С. 468 – 477.

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

Коровин В. А. Восстановление популяции стрепета на севере степного Зауралья // Поволж. экол. журн. 2013. № 1. С. 51 – 60.

Котлов А. А. К распространению редких птиц на юго-западе Кулунды // Алтайский зоол. журн. 2015. № 9. С. 69 – 71.

Линдеман Г. В., Абатуров Б. Д., Быков А. В., Лопушков В. А. Динамика населения позвоночных животных заволжской полупустыни. М. : Наука, 2005. 254 с.

Маловичко Л. В., Федосов В. Н. Современное состояние популяции стрепета в Ставропольском крае // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии : материалы XII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2006. С. 485 – 497.

Музаев В. М., Бадмаев В. Э., Убушаев Б. И., Эрдненов Г. И. К вопросу о современной численности дрофиных птиц в Калмыкии // Степные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов : Изучение, использование, охрана : материалы междунар. конф. Ростов-н/Д : Академцентр, 2015. С. 121 – 134.

Нефедов А. А. Дрофиные в Омской области // Степной бюл. 2013. Вып. 38. С. 44 – 47.

Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Опарина О. С. Численность заволжской популяции дрофы (*Otis tarda*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 675 – 682.

Павлов С. И., Шапошников В. М., Лебедева Г. П., Магдеев Д. В., Симак С. В., Дубровский Е. Н., Ясюк В. П. Стрепет // Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. Тольятти : Кассандра, 2009. С. 270.

Прокопенко С. П., Кучеренко В. М. Нові виявлення хохітви, *Tetrax tetrax* (Aves, Gruiformes), взимку у Криму // Вестн. зоології. 2012. Т. 46, № 5. С. 452.

Реуцкий Н. Д. Аннотированный список птиц Астраханского региона с указанием их распространения по природно-территориальным комплексам (часть вторая) // Астрах. вестн. экол. образования. 2014. Т. 28, № 2. С. 121 – 159.

Сажин А. Н., Петров С. А., Погосян Н. В., Васильев Ю. И., Волошенкова Т. В. Связь внутривековых изменений увлажнения со сменой циркуляционных эпох и ее отражение в



## ЧИСЛЕННОСТЬ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* L. 1758)

природных процессах атлантико-европейского сектора Евразии // Изв. РАН. Сер. геогр. 2006. № 1. С. 26 – 34.

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

*Спангенберг Е. П.* Отряд дрофы // Птицы Советского Союза. М. : Сов. наука, 1951. Т. 2. С. 139 – 168.

*Тарасов В. В.* К состоянию редких птиц Курганской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири. 2011. Т. 16. С. 110 – 139.

*Тильба П. А.* Стрепет // Красная книга Краснодарского края (животные). Краснодар : Центр развития ПТР Краснодар. края, 2007. С. 393 – 394.

*Титкова Т. Б.* Изменения климата полупустынь Прикаспия и Тургая в XX в. // Изв. РАН. Сер. геогр. 2003. № 1. С. 106 – 112.

*Точиев Т. Ю., Гизатулин И. И.* Стрепет в Чечено-Ингушской АССР // Итоги изучения редких животных (Материалы к Красной книге) : сб. науч. тр. / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1990. С. 101 – 102.

*Урбах В. Ю.* Математическая статистика для биологов и медиков. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. 324 с.

*Финогенов О. В.* Особенности экологии стрепета полупустынь и пустынь юга Нижнего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2007. 17 с.

*Хрустов А. В., Шляхтин Г. В.* Стрепет // Красная книга Саратовской области. Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. С. 428 – 429.

*Чернобай В. Ф., Букреев С. А.* Стрепет // Красная книга Волгоградской области. Волгоград : Изд-во «Волгоград», 2004. Т. 1. С. 126.

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

УДК 504.06:579.222.2

## ОСОБЕННОСТИ ДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ БАКТЕРИЯМИ, ВЫДЕЛЕННЫМИ ИЗ БУРОВЫХ ШЛАМОВ

Е. В. Плешакова, А. Ю. Беляков, Д. В. Деев

Саратовский национальный исследовательский государственный университет  
имени Н. Г. Чернышевского

Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83

E-mail: plekat@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.09.16 г.

**Особенности деградации углеводородов бактериями, выделенными из буровых шламов.** – Плешакова Е. В., Беляков А. Ю., Деев Д. В. – Показано, что выделенные из буровых шламов микроорганизмы – *Bacillus circulans* НШ, *B. firmus* ОБР 1.1, *B. firmus* ОБР 3.1, *Solibacillus silvestris* ОБР 3.2, *B. circulans* ОБР 3.3, *Halomonas* sp. ОБР 1 и *Erwinia rhapontici* ОБР 4.1 – способны к деградации нефти, минерального масла и дизельного топлива. Установлено, что бактерии *B. circulans* НШ и *B. firmus* ОБР 1.1 деградируют нефть в щелочной среде (рН 9) на 62 и 36% за 14 сут., в минерализованной среде (10% NaCl) на 42 и 22%. Продемонстрировано, что бактерии *B. circulans* НШ и *S. silvestris* ОБР 3.2 эффективно деградируют нефтяные углеводороды в условиях повышенной солености и щелочности среды не только самостоятельно, но и в комбинации с нефтеокисляющим микроорганизмом *Dietzia maris* АМЗ. Эффективность деградации нефти ассоциацией *B. circulans* НШ + *D. maris* АМЗ выше, чем монокультурой.

*Ключевые слова:* буровые шламы, нефтяные углеводороды, микробные штаммы, деградация.

**Peculiarities of hydrocarbon degradation by bacteria isolated from drill sludge.** – Pleshakova Ye. V., Belyakov A. Yu., and Deev D. V. – Some microorganisms isolated from drill sludge (*Bacillus circulans* NSh, *B. firmus* OBR 1.1, *B. firmus* OBR 3.1, *Solibacillus silvestris* OBR 3.2, *B. circulans* OBR 3.3, *Halomonas* sp. OBR 1, and *Erwinia rhapontici* OBR 4.1) have been shown to be capable of degrading crude oil, mineral oil, and diesel fuel. It has been established that the *B. circulans* NSh and *B. firmus* OBR 1.1 bacteria degrade 62 and 32% of crude oil, respectively, in an alkaline medium (pH 9) for 14 days and degrade 42 and 22%, respectively, in a saline medium (10% NaCl). It was demonstrated that under high salinity and alkalinity conditions the *B. circulans* NSh and *S. silvestris* OBR 3.2 bacteria effectively degraded petroleum hydrocarbons not only solely but also in combination with the crude-oil-oxidizing *Dietzia maris* AM3 microorganism. The efficiency of crude oil degradation by the *B. circulans* NSh + *D. maris* AM3 association was higher than that by each monoculture.

*Key words:* drill sludge, petroleum hydrocarbons, microbial strains, degradation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-170-182

### ВВЕДЕНИЕ

В ходе бурения нефтяных и газовых скважин образуются высокотоксичные буровые шламы, которые состоят из выбуренных пород, пропитанных и содержащих химические реагенты и материалы различной степени экологической опасности (Булатов и др., 1999; Герасимова, 2008; Исламов, 2011; Hickenbottom et al., 2013). В настоящее время широко используются буровые растворы на углеводород-

## ОСОБЕННОСТИ ДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ БАКТЕРИЯМИ

ной основе (РУО), в частности, инвертно-эмульсионные растворы, в состав которых входит углеводородная дисперсионная среда и водная дисперсионная фаза.

Образующиеся буровые шламы разнородны по своему составу, но все они создают экологические проблемы, оказывая негативное влияние на почву, нарушая ее состав, свойства и плодородие. Основными токсичными компонентами буровых шламов являются углеводороды (УВ) – составляющие буровых растворов, поверхностно-активные вещества (ПАВ) (Балаба, 2004) и тяжелые металлы I и II класса опасности (Хаустова, Редина, 2006).

Существующие технологии обезвреживания буровых отходов являются дорогостоящими, энерго- и трудозатратными, не всегда способствуют образованию экологически безопасных соединений (Абалаков и др., 2003; Морозов и др., 2004; Jegu, 2008). В связи с этим актуальным является возможность использования микроорганизмов-деструкторов, способных расти и проявлять активную биохимическую деятельность в условиях комплексного загрязнения, в среде с высоким содержанием углеводородов, ПАВ и полимерных добавок, способных к биодеструкции этих веществ. Считается, что данный способ обезвреживания буровых отходов обеспечивает наиболее полное, экологически безопасное и экономически обоснованное восстановление загрязненных буровыми отходами биоценозов (Ягафарова и др., 1998).

В то же время использование биотехнологического метода для детоксикации буровых шламов ограничивается многокомпонентным составом пропитывающих их буровых растворов в связи с известным синергическим действием ряда ксенобиотиков (Тазетдинова и др., 2013, Терехова, 2010), а также экстремальными экологическими условиями для микроорганизмов-деструкторов, которые характерны для такого комплексного загрязнения. Прежде всего, это повышенная щёлочность шламов (рН более 8), связанная с присутствием в их составе извести и каустической соды (Рязанов, 2005), и повышенная минерализация (до 15%), обусловленная как использованием солей в составе буровых растворов, так и бурением солевых отложений (Булатов и др., 1999).

В связи с вышесказанным актуален поиск новых штаммов бактерий для утилизации отходов бурения, устойчивых к условиям комплексного токсического воздействия компонентов буровых шламов и, в то же время, способных обеспечить значительную степень детоксикации реагентов, входящих в состав РУО. Нам представляется перспективным использовать буровые шламы в качестве источника выделения и селекции микроорганизмов-деструкторов основных компонентов буровых отходов.

Цель настоящей работы состояла в оценке способности микроорганизмов, выделенных нами из буровых шламов, к деградации нефтяных углеводородов в нормальных и экстремальных условиях.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали микроорганизмы, выделенные нами из образцов буровых шламов, отобранных в процессе бурения нефтяных скважин Восточной Сибири, особенностями которых являлись низкотемпературные продуктивные пласты,

аномально низкие пластовые давления и высокое содержание NaCl. Образцы характеризовались повышенным значением pH (pH 9) и высокой степенью минерализации (15%). Изолированные из буровых шламов бактерии по совокупности изученных культурально-морфологических, физиолого-биохимических признаков и результатов молекулярного типирования были идентифицированы нами как: *Bacillus circulans* (Jordan, 1890) НШ, *B. firmus* (Werner, 1933) ОБР 1.1, *B. firmus* ОБР 3.1, *Solibacillus silvestris* (Rheims, Frühling, Schumann, Rohde, Stackebrandt, 1999; Krishnamurthi, Chakrabarti, Stackebrandt, 2009) ОБР 3.2, *B. circulans* ОБР 3.3, *Halomonas* sp. (Vreeland et al., 1980) ОБР 1 и *Erwinia rhapontici* (Millard, 1924; Burkholder, 1948) ОБР 4.1. В работе также использовали нефтеокисляющий микроорганизм *Dietzia maris* (Nesterenko et al., 1982; Rainey et al., 1995) АМЗ из коллекции почвенных свободноживущих и ризосферных микроорганизмов ИБФРМ РАН (г. Саратов).

Бактерии культивировали в жидкой минеральной среде М9 (Миллер, 1976) с нефтью (0.4 и 1% по весу), дизельным топливом или минеральным маслом (0.4%) в качестве единственного источника углерода и энергии при различных значениях pH и содержании NaCl в среде в условиях аэрации на круговой качалке при 160 об./мин и температуре 24°C в течение 10 – 14 сут. Нормальные условия соответствовали: pH 7, 0.5%-ное содержание NaCl, экстремальные условия моделировали повышенной щелочностью (pH 9) и повышенной минерализацией (10 или 15% NaCl).

В качестве контроля использовали минеральную среду с углеводородным субстратом без микроорганизмов и нормальным/повышенным содержанием NaCl и значением pH. В качестве посевного материала использовали смыв суточной культуры бактерий (в случае *D. maris* АМЗ – трехсуточной) с МПА физиологическим раствором. Оптическая плотность посевной дозы составляла 1.0 ед. при длине волны 540 нм. Каждый вариант изучали в трех повторностях.

В экспериментах использовали нефть, полученную с ОАО «Саратовский нефтеперерабатывающий завод», которая представляла собой смесь нефтей различных месторождений: Астраханского, Калмыцкого и др. Соотношение нефтяных фракций в данной нефти было следующим, %: парафины и нафтены – 68.2; моно- и бициклические ароматические соединения – 11.7; ПАУ – 7.5; спирто-бензольные смолы – 12.6. В работе также использовали коммерческое дизельное топливо марки «Л». Оно было представлено преимущественно углеводородами алканового ряда (65.96%) и нафтенами (32.72%), низкомолекулярные ароматические углеводороды составляли 1.02, ПАУ – 0.3%. Фракционный состав минерального масла марки Luxe standart 15w-40 («LUXE», Россия), применяемого в исследованиях, был также представлен преимущественно углеводородами алканового ряда (62.3%) и нафтенами (17.0%), низкомолекулярные ароматические углеводороды составляли 0.5, ПАУ – 0.2%.

Деструктивную активность бактериальных культур оценивали методом адсорбционной хроматографии с последующим гравиметрическим анализом (Суржко и др., 1995), извлекая сумму неполярных и малополярных углеводородов из культуральной жидкости органическим растворителем (хлороформом) с одновре-

## ОСОБЕННОСТИ ДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ БАКТЕРИЯМИ

менной очисткой элюата на окиси алюминия в хроматографической колонке. Элюаты собирали в предварительно взвешенные стеклянные стаканы. После полного испарения растворителя стаканы взвешивали еще раз для определения количества собранных углеводородов. По полученным результатам рассчитывали степень деструкции углеводородов, которую выражали в процентах.

Деструктивную активность бактериальных культур определяли также методом газовой хроматографии (Другов, Родин, 2007). Пробы анализировали на газовом хроматографе «GC-2010» («Shimadzu», Япония) с кварцевой капиллярной колонкой HP-5 (30 м × 0.32 мм × 0.25 мкм). В качестве газа-носителя использовали гелий. Линейная скорость 34.6 см/с. Температура инжектора и детектора 300°C. Идентификацию хроматографических пиков проводили по временам удерживания. Содержание углеводородов в образце определяли методом нормализации площадей (подсчитывали отношение площадей пика компонента в % к суммарной площади всех идентифицированных пиков на хроматограмме). Процент деструкции углеводородов рассчитывали по формуле:

$$\text{степень деструкции УВ, \%} = \frac{C_{\text{к}} - C_{\text{оп}}}{C_{\text{к}}} \times 100,$$

где  $C_{\text{к}}$  – суммарное содержание углеводородов в абиотическом контроле (минеральная среда с нефтью без бактерий);  $C_{\text{оп}}$  – суммарное содержание углеводородов в опытном образце.

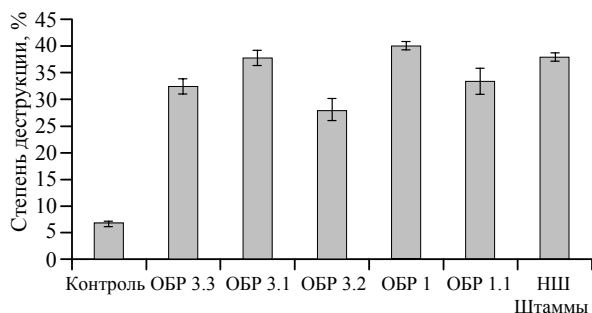
Статистическая обработка представленных в работе данных осуществлялась с помощью программы Microsoft Office Excel 2003 с использованием распределения Стьюдента. Расчет доверительных интервалов проводился при  $p \leq 0.05$ .

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Качественный анализ субстратного спектра изолированных из буровых шламов бактерий, проведенный ранее (Беляков, Плешакова, 2013), показал, что данные микроорганизмы обладали способностью к росту на минеральной агаризованной среде, содержащей в качестве единственного источника углерода и энергии: буровой раствор на основе минерального масла, товарную нефть, вазелиновое масло, дизельное топливо. На среде с *n*-алканами (гексан, гептан, октан, декан, гексадекан) и ароматическими углеводородами (бензол, толуол, ксилол, кумол, нитробензол) микроорганизмы росли с различной интенсивностью. Несколько культур (*B. firmus* ОБР 1.1, *B. firmus* ОБР 3.1, *B. circulans* ОБР 3.3 и *B. circulans* НШ) активно использовали для роста все тестируемые нами нефтепродукты и индивидуальные углеводороды.

Нефть, дизельное топливо и минеральное масло – это самые распространенные дисперсионные среды буровых растворов на углеводородной основе (Khodja et al., 2010), они характеризуются высокой токсичностью по отношению к живым организмам (Cunningham, Philp, 2000). В этой связи была изучена деструктивная активность выделенных микроорганизмов по отношению к данным дисперсионным средам (нефтепродуктам) РУО, которые вносили в минеральную среду М9 в качестве единственного источника углерода и энергии в концентрации 0.4% (по весу).

Через 10 сут. в контрольных образцах (без добавления бактерий) наблюдалась небольшая убыль исследуемых дисперсионных сред, которая обусловлена абиотическими физико-химическими процессами, происходящими с течением времени в среде с нефтепродуктами (Иваненко, 2006; Shukla, 1990). Количество нефти при этом снизилось на 7, минерального масла – на 8, дизельного топлива – на 15%. Согласно полученным результатам, у всех изученных микроорганизмов обнару-



**Рис. 1.** Деструктивная активность бактерий по отношению к нефти (0.4% по весу) через 10 сут. культивирования (гравиметрический анализ)

живалась деструктивная активность по отношению к нефти (рис. 1). Деструктивная активность бактерий составляла у разных штаммов от 28 до 40%. Максимальная деструктивная активность по отношению к нефти наблюдалась у бактерий *B. firmus* ОБР 3.1 и *B. circulans* НШ (38%), а также у *Halomonas* sp. ОБР 1 – 40%. Сравнивая деструктивную активность бактерий, выделенных нами из буровых шламов, с активностью других культур-нефтедеструкторов, можно отметить следующее. В модельном эксперименте О. Н. Логинова с соавт. (2004) показано, что биопрепарат «Бациспецин» (ЗАО НПП «Биомедхим», Россия) на основе штамма *Bacillus* sp. 739 способен утилизировать нефть на 40 – 60% за 30 сут. в зависимости от степени загрязнения (Логинов и др., 2004). Авторами показано, что штамм *B. firmus* SDS-1, выделенный из нефтезагрязненной почвы, способен утилизировать нефть в жидкой среде до 82% за 10 сут. культивирования (Средство для деструкции..., 2011). Бактериальные штаммы, изолированные исследователями (Puina et al., 2003) из нефтезагрязненных почв, показавшие от 21 до 30.5% деструкции общих нефтяных углеводов за 15 сут. культивирования, были отобраны как лучшие среди других 30 изолятов, на их основе создан биопрепарат «СОВЕ-10». Среди этих штаммов были: *Bacillus* sp., *Rhodococcus* sp., *Providencia* sp., *Citrobacter* sp. Таким образом, способность к деструкции нефтяных углеводов у выделенных нами микроорганизмов сравнима со способностью у описанных бактерий-деструкторов углеводов.

По отношению к дизельному топливу заметную деструктивную активность проявили два штамма – *B. circulans* ОБР 3.3 и *B. circulans* НШ. Общее содержание углеводов при их культивировании снизилось на 35.5 и 25% соответственно. Полученные результаты согласуются с данными Н. Г. Астровой с соавт. (1998) о способности штаммов *Bacillus* sp. в ассоциациях с *Pseudomonas* sp. и *Micrococcus* sp. снижать концентрацию дизельного топлива до 0.01 мг/л и ниже. Однако все остальные исследованные нами бактерии не проявили значимую деструктивную активность по отношению к дизельному топливу. Известно, что в дизельном топ-

## ОСОБЕННОСТИ ДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ БАКТЕРИЯМИ

ливе преобладают простые неразветвленные *n*-алканы (Heath et al., 1997). И хотя метаболизм *n*-алканов ( $C_6 - C_{12}$ ) возможен, многие из них действуют как растворители, разрушая клетки посредством частичной солюбилизации мембранных фосфолипидов, оказывая, таким образом, токсическое действие на многие микроорганизмы (Khodja et al., 2010). Возможно, исследованные нами бактерии также оказались подвержены токсическому действию низкомолекулярных алканов дизельного топлива.

Результаты количественного анализа деградации минерального масла показали, что в образцах с *B. firmus* ОБР 3.1 и *B. circulans* НШ наблюдалась убыль углеводов на 39 и 35% соответственно. Эти результаты совпадали с высокой деструктивной активностью данных культур по отношению к нефти. Культивирование остальных микроорганизмов не приводило к существенной деградации минерального масла. Низкий деструктивный потенциал бактерий-деструкторов по отношению к исследованному минеральному маслу может быть связан с многокомпонентным составом данного нефтепродукта, который помимо высокомолекулярных углеводов включал различные присадки, такие как феноляты, дитиофосфаты и алкилдитиофосфаты различных металлов (Караулов, Худолий, 2000). А. А. Худоркомов с соавт. (2013) показали, что самыми трудноупотребляемыми углеводородными субстратами для микроорганизмов оказались минеральные масла вне зависимости от их марки.

Итак, в ходе экспериментов установлено, что все выделенные из буровых шламов бактерии хорошо усваивали нефть в качестве единственного источника углерода и энергии, что может быть связано с источниками их выделения (нефтяные скважины) и, как следствие, многолетней адаптацией к данному субстрату как источнику питания. Деструктивная активность выделенных бактерий по отношению к дизельному топливу и минеральному маслу была значительно ниже, что согласуется с литературными данными, так как известно, что, несмотря на меньшее содержание ароматических углеводов в своем составе, данные нефтепродукты обладают ограниченной биодоступностью для микроорганизмов-деструкторов (Zanaroli et al., 2010).

При разработке биотехнологического метода обезвреживания отходов бурения следует учитывать многокомпонентный состав буровых шламов, наличие в их составе токсичных соединений, а также высокое значение рН и высокую степень минерализации буровых отходов. В связи с этим мы исследовали изолированные из буровых шламов микроорганизмы на способность к деструкции углеводов нефти в экстремальных условиях. Для этих исследований нами было выбрано два штамма – *B. circulans* НШ и *B. firmus* ОБР 1.1. Они отличались высокими деструктивными свойствами по отношению к нефтяным углеводородам, алкало- и галотолерантностью (Беляков и др., 2014). В табл. 1 приведены результаты оценки деструктивной активности бактерий.

Степень деструкции углеводов штаммом *B. circulans* НШ составила 56% при культивировании его в нормальных условиях, 62% при выращивании в среде с повышенной щёлочностью (рН 9) и 42% при культивировании в условиях повышенной минерализации. Деструктивная активность *B. firmus* ОБР 1.1 была ниже.

Общее содержание углеводов снизилось при культивировании микроорганизма в нормальных условиях на 32, в условиях повышенной щёлочности – на 36, повышенной минерализации – на 22%.

**Таблица 1**

Деструкция нефти (1% по весу) бактериями через 14 сут. культивирования  
(данные гравиметрического анализа)

Варианты	Условия культивирования		Степень деструкции общих углеводов, %
	Значение pH	Содержание NaCl, %	
Нормальные условия			
<i>B. circulans</i> НШ	7	0.5	56±2.1
<i>B. firmus</i> ОБР 1.1	7	0.5	32±2.5
Контроль	7	0.5	13±3.1
Повышенная щёлочность			
<i>B. circulans</i> НШ	9	0.5	62±2.9
<i>B. firmus</i> ОБР 1.1	9	0.5	36±3.8
Контроль	9	0.5	12±3.5
Повышенная солёность			
<i>B. circulans</i> НШ	7	10	42±3.3
<i>B. firmus</i> ОБР 1.1	7	10	22±3.0
Контроль	7	10	10±3.6

В целом можно отметить, что повышенная щёлочность среды культивирования не способствовала уменьшению степени деструкции нефтяных углеводов исследованными бактериями, значения деструктивной активности штаммов в этих условиях были даже несколько выше. Повышенная степень минерализации снижала деструктивную активность штаммов в отношении нефтяных углеводов на 10 – 14%, однако убыль углеводов при культивировании *B. circulans* НШ и *B. firmus* ОБР 1.1 в минерализованной среде была отчетливой, в 6 и 3 раза выше, чем в аналогичной среде без бактерий.

Обнаруженные свойства бактерий, несомненно, открывают перспективу их практического использования для обезвреживания буровых шламов, которые характеризуются повышенной щёлочностью и повышенной степенью минерализации.

Известно, что при применении ассоциаций микроорганизмов биодеградация нефтепродуктов происходит полнее и за меньшие сроки, чем при использовании индивидуальных микроорганизмов (Wenderoth et al., 2003). Этот факт объясняется тем, что, обладая разными ферментативными системами, ассоциации из бактерий-деструкторов способны извлекать нефтепродукты из субстрата с большой эффективностью (Андреева и др., 2006). Кроме того, включение нескольких монокультур в ассоциации обеспечивает расширение спектра окисления, большую вариабельность биоагентов в различных условиях.

Для создания модельной ассоциации микроорганизмов-деструкторов компонентов буровых шламов нами было выбрано два наиболее перспективных из выделенных нами штаммов: *B. circulans* НШ и *S. silvestris* ОБР 3.2. Первый штамм отличался алкало- и галотолерантностью, хорошо рос в интервале pH от 7 до 10 и



## ОСОБЕННОСТИ ДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ БАКТЕРИЯМИ

солёности среды до 15%, имел широкий спектр устойчивости к тяжелым металлам и высокий деструктивный потенциал по отношению к нефти, дизельному топливу и минеральному маслу (Беляков и др., 2014). Штамм *S. silvestris* ОБР 3.2 был также галотолерантен, хорошо рос при солёности среды 15%, отличался максимально широким спектром устойчивости к тяжелым металлам, обладал высокой деструктивной активностью по отношению к нефти.

Отобранные бактерии использовали в сочетании с активным деструктором углеводородов *D. maris* АМЗ (Плешакова и др., 2008), который был также устойчив к условиям комплексного загрязнения и не проявлял антагонистического действия по отношению к этим микроорганизмам. Варианты ассоциаций и условий культивирования отображены в табл. 2. Деструктивную активность опытных образцов рассчитывали в процентах по отношению к абиотическому контролю (минеральная среда с нефтью без бактерий).

**Таблица 2**

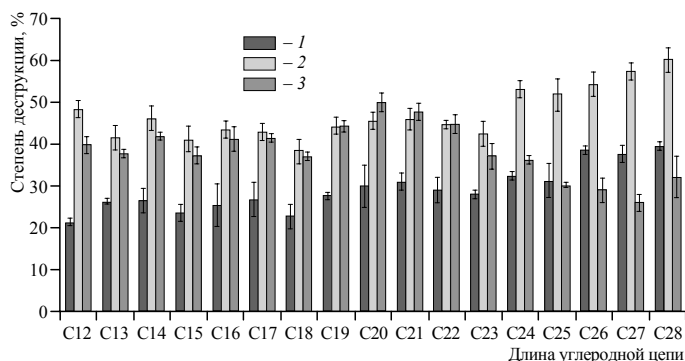
Деструкция нефти бактериями и модельными ассоциациями через 10 сут. культивирования в жидкой среде (по данным газовой хроматографии)

Варианты	Значение pH	Содержание NaCl, %	Степень деструкции общих углеводородов, %
<i>B. circulans</i> НШ	7	0.5	46±3.2
<i>S. silvestris</i> ОБР 3.2	7	0.5	32±4.0
<i>D. maris</i> АМЗ	7	0.5	40±3.7
<i>S. silvestris</i> ОБР 3.2	7	15	33±1.9
<i>D. maris</i> АМЗ	7	15	6±0.9
<i>S. silvestris</i> ОБР 3.2 + <i>D. maris</i> АМЗ	7	15	41±2.8
<i>D. maris</i> АМЗ	9	15	39±1.3
<i>B. circulans</i> НШ	9	15	47±3.9
<i>B. circulans</i> НШ + <i>D. maris</i> АМЗ	9	15	59±4.1

Согласно полученным результатам, через 10 сут. культивирования бактерий при нейтральных значениях pH и 0.5%-ном содержании соли в минеральной среде степень деструкции нефти *B. circulans* НШ составила 46, *S. silvestris* ОБР 3.2 – 32, *D. maris* АМЗ – 40% (см. табл. 2). Эти данные согласуются с полученными ранее результатами гравиметрического анализа. Таким образом, выделенные нами из буровых шламов бактерии и нефтеокисляющий микроорганизм *D. maris* АМЗ сходным образом деградировали нефть в нормальных условиях.

Обнаружено, что исследованные микроорганизмы проявили деструктивную активность по отношению к углеводородам лигроиновой ( $C_{12} - C_{14}$ ), керосиновой ( $C_{12} - C_{18}$ ) и газойлевой ( $C_{19} - C_{28}$ ) фракции нефти. Штамм *S. silvestris* ОБР 3.2 в равной степени осуществлял деструкцию всех вышеназванных углеводородов (на 21 – 39%). Деструктивная активность *B. circulans* НШ и *D. maris* АМЗ по отношению к углеводородам несколько отличалась (рис. 2). Штамм *B. circulans* НШ в наибольшей степени проявлял деструктивную активность по отношению к углеводородам газойлевой фракции, разрушая их на 60%, особенно углеводороды  $C_{24} - C_{28}$ , деструкция углеводородов лигроиновой и керосиновой фракции происходила

на 48 и 45% соответственно. Степень деструкции углеводов ксеросиновой и лигроиновой фракции *D. maris* АМЗ составила 41 и 49% соответственно. Углеводороды газойлевой фракции данным микроорганизмом разрушалась меньше по сравнению с *B. circulans* НШ.



**Рис. 2.** Деградация нефти бактериями в жидкой среде в течение 10 сут. в нормальных условиях (газовая хроматография): 1 – *Solibacillus silvestris* ОБР 3.2, 2 – *Bacillus circulans* НШ, 3 – *Dietzia maris* АМЗ

сравнению с *B. circulans* НШ.

Культивирование *B. circulans* НШ и *S. silvestris* ОБР 3.2 с нефтью в экстремальных условиях показало, что их деструктивная активность была сравнима с активностью, проявленной данными бактериями в нормальных условиях, что свидетельствует об устойчивости исследованных микро-

организмов к повышенной щёлочности и солёности среды. Изменение экологических условий никак не повлияло на деструктивную активность штаммов по отношению к различным углеводородам. Она была такой же, как и в случае культивирования бактерий в обычных условиях.

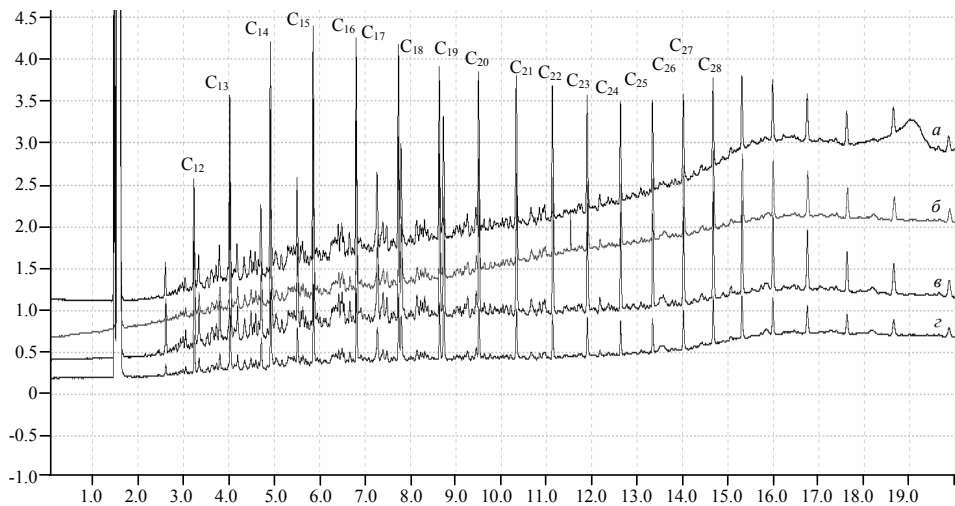
В то же время, как показали исследования, в условиях повышенного содержания NaCl в среде наблюдалась незначительная деструкция нефти (6%) в образце с *D. maris* АМЗ, что может свидетельствовать об ингибирующем влиянии соли на жизнедеятельность и метаболическую активность данного микроорганизма. Однако в условиях повышенной солёности и щёлочности среды деструктивная активность данного штамма составила 39% и была сопоставима с активностью *D. maris* АМЗ при культивировании в обычных условиях (см. табл. 2). Возможно, это связано с тем, что рН-гомеостаз у данной бактерии обеспечивается  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортом, поэтому в щелочных условиях для нормальной жизнедеятельности *D. maris* АМЗ необходимы ионы  $\text{Na}^+$ .

Несмотря на то, что *D. maris* АМЗ проявил низкую деструктивную активность в условиях солёности среды, в ассоциации с *S. silvestris* ОБР 3.2 деструктивная активность в минерализованной среде выросла на 8% по сравнению с культивированием *S. silvestris* ОБР 3.2 отдельно в тех же условиях. Это свидетельствует об участии *D. maris* АМЗ в деструкции нефти, несмотря на лимитирующие условия для жизнедеятельности данного штамма. Возможно, галофильный спутник оказывает защитное действие против осмотического шока на входящий с ним в общую ассоциацию нефтеокислитель.

Максимальная степень деструкции нефти в условиях повышенной солёности и щёлочности среды обнаруживалась у ассоциации бактерий *B. circulans* НШ и

## ОСОБЕННОСТИ ДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ БАКТЕРИЯМИ

*D. maris* AM3 (рис. 3). Так, через 10 сут. культивирования общее содержание углеводородов снизилось на 59% по сравнению с контролем (см. табл. 2). Деструктивная активность ассоциации была на 20 и 12% выше, чем активность индивидуальных штаммов *D. maris* AM3 и *B. circulans* НШ, выращенных в аналогичных условиях.



**Рис. 3.** Газовая хроматография экстрактов нефти: *a* – контроль без добавления бактерий после культивирования бактерий при pH 9 и 15%-ном содержании NaCl; *б* – *D. maris* AM3; *в* – *B. circulans* НШ; *г* – ассоциация *B. circulans* НШ + *D. maris* AM3

Сравнивая характер изменения в содержании углеводородов нефти в результате биодеструкции монокультурами и микробной ассоциацией *B. circulans* НШ + *D. maris* AM3 в экстремальных условиях, следует отметить, что деструкции в случае действия смешанной культуры подвергались в большей степени углеводороды лигроиновой ( $C_{12} - C_{14}$ ) и керосиновой фракций ( $C_{15} - C_{18}$ ), а также частично газойлевой фракции группы  $C_{21} - C_{23}$ . В связи с этим убыль общего содержания углеводородов нефти при культивировании микробной ассоциации была выше по сравнению с монокультурами.

Таким образом, полученные данные показали, что в экстремальных экологических условиях бактерии *B. circulans* НШ и *S. silvestris* ОБР 3.2 могут эффективно осуществлять деструкцию нефтяных углеводородов не только самостоятельно, но и в комбинации с нефтеокисляющим микроорганизмом *D. maris* AM3.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно полученным результатам, у всех микроорганизмов, выделенных нами из буровых шламов, была обнаружена способность к деструкции нефти (0.4% по весу). Максимальная деструктивная активность в отношении нефти и нефте-

продуктов отмечена у бактерий: *Halomonas* sp. ОБР 1 (степень деградации нефти за 10 сут. культивирования составила 40%); *B. circulans* НШ деградировал нефть, дизельное топливо и минеральное масло на 38, 25 и 35%; *B. firmus* ОБР 3.1 – нефть и минеральное масло – на 38 и 39%; *B. circulans* ОБР 3.3 – дизельное топливо – на 36%.

Было показано, что в условиях повышенной солёности и щёлочности среды бактерии *B. circulans* НШ и *B. firmus* ОБР 1.1 также способны к деструкции нефти. При культивировании *B. circulans* НШ и *B. firmus* ОБР 1.1 в течение 14 сут. в среде с рН 9 степень деструкции нефти (1% по весу) составила 62 и 36%; в среде с 10% NaCl – 42 и 22%.

Максимальная степень деструкции нефти в условиях повышенной солёности (15%) и щёлочности среды (рН 9) обнаружена у модельной ассоциации: *B. circulans* НШ + *D. maris* АМЗ – 59% за 10 сут. культивирования, что на 20 и 12% выше активности индивидуальных штаммов *D. maris* АМЗ и *B. circulans* НШ в аналогичных условиях. Установлено, что под действием ассоциации в большей степени разрушаются углеводороды лигроиновой, керосиновой и частично газойлевой фракции.

Тот факт, что исследованные бактерии были выделены из образцов буровых шламов, предопределил наличие у микроорганизмов обнаруженных оригинальных свойств, которые явились, по-видимому, следствием адаптации к сложному химическому составу буровых шламов. Выявленные характеристики бактерий позволяют рассматривать их как потенциальных интродуцентов (как отдельно, так и в ассоциациях) для использования в технологиях очистки отходов бурения.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абалаков Д. А., Половкин В. П., Вахромеев А. Г. Геоэкология кустового безамбарного бурения нефтегазовых месторождений. Иркутск : Изд-во «Арт-Пресс», 2003. 334 с.
- Андреева И. С., Емельянова И. К., Загребельный С. Н. Психротолерантные штаммы нефтеструкторы для биоремедиации почв и водной среды // Биотехнология. 2006. № 1. С. 46 – 48.
- Астрова Н. Г., Мойсеева Л. В., Астров В. В. Разработка биоконверсионной очистки нефтесодержащих сточных вод по системе Каскад-Стар // Вода и здоровье-98 : материалы междунар. науч.-практ. конф. Одесса : Изд-во Одес. гос. ун-та, 1998. С. 213 – 217.
- Балаба В. И. Обеспечение экологической безопасности строительства скважин на море // Бурение и нефть. 2004. № 1. С. 18 – 21.
- Беляков А. Ю., Плешакова Е. В. Скрининг микроорганизмов-деструкторов компонентов буровых растворов // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, вып. 4. С. 37 – 43.
- Беляков А. Ю., Плешакова Е. В., Амангалиева В. А. Эколого-функциональные особенности бактерий, выделенных из буровых шламов // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 294 – 298.
- Булатов А. И., Макаренко П. П., Проселков Ю. М. Буровые промывочные и тампонажные растворы : учеб. пособие для вузов. М. : Недра, 1999. 424 с.
- Герасимова М. С. Выбор технологии обезвреживания и утилизации отработанных буровых растворов // Охрана окружающей среды и экология : материалы II междунар. науч. студ. конф. Ставрополь : Изд-во Сев.-Кавказ. гос. техн. ун-та, 2008. С. 180.

## ОСОБЕННОСТИ ДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ БАКТЕРИЯМИ

*Другов Ю. С., Родин А. А.* Экологические анализы при разливах нефти и нефтепродуктов, практическое руководство. М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2007. 270 с.

*Иваненко Н. В.* Экологическая токсикология : учеб. пособие. Владивосток : Изд-во Владивост. гос. ун-та экономики и сервиса, 2006. 90 с.

*Исламов Х. М.* Геоэкологическая безопасность применения химических реагентов для обработки буровых растворов // Геология, география и глобальная экология. 2011. № 3. С. 174 – 179.

*Караулов А. К., Худолый Н. Н.* Автомобильные масла. Моторные и трансмиссионные. Ассортимент и применение. Курск : Радуга, 2000. 436 с.

*Логинов О. Н., Нуртдинова Л. А., Бойко Т. Ф., Четвериков С. Л., Силищев Н. Н.* Оценка эффективности нового биопрепарата Ленойл для ремедиации нефтезагрязненных почв // Биотехнология. 2004. № 1. С. 77 – 82.

*Миллер Дж.* Эксперименты в молекулярной генетике. М. : Мир, 1976. 440 с.

*Морозов В. И., Федоров А. В., Гейшерик Г. М.* Экологические проблемы освоения нефтегазового потенциала Восточной Сибири и Дальнего Востока // Минеральные ресурсы России. Экономика и управление. 2004. № 1. С. 64 – 73.

Средство для деструкции нефтяных углеводородов в среде, содержащей NaCl до 24.0% : пат. 2422505 Рос. Федерация : МПК С2, С12N 1/00 / Сопрунова О. Б., Гальперина А. Р., Ключанова М. А. ; заявитель и патентообладатель Астраханский государственный технический университет. – № 2009107427/10 ; заявл. 02.03.09 ; опубл. 27.06.11, Бюл. № 18. – 8 с.

*Плешакова Е. В., Дубровская Е. В., Турковская О. В.* Сравнение эффективности интродукции нефтеокисляющего штамма *Dietzia maris* и стимуляции естественных микробных сообществ для ремедиации загрязненной почвы // Прикладная биохимия и микробиология. 2008. Т. 44, № 4. С. 430 – 437.

*Рязанов Я. А.* Энциклопедия по буровым растворам. Оренбург : Изд-во «Летопись», 2005. 664 с.

*Суржко Л. Ф., Финкельштейн З. И., Баскунов Б. П.* Утилизация нефти в почве и воде микробными клетками // Микробиология. 1995. Т. 64, № 3. С. 393 – 399.

*Тазетдинова Д. И., Антонов В. В., Газизов И. С., Алимова Ф. К.* Ферментативная активность выщелоченных черноземов Восточного Закарья Волжско-Камской степи при синергетическом загрязнении тяжелыми металлами и углеводородами // Фундаментальные исследования. 2013. № 8-2. С. 364 – 369.

*Терехова В. А.* Проверка безопасности искусственных почвогрунтов из органосодержащих отходов // Экология производства. 2010. № 2. С. 56 – 60.

*Хаустова А. П., Редина М. М.* Охрана окружающей среды при добыче нефти. М. : Дело, 2006. 552 с.

*Худоркомов А. А., Карасева Э. В., Самков А. А., Волченко Н. Н., Козицын А. Е.* Деструкция углеводородов различными морфотипами нефтеокисляющих актинобактерий // Науч. журн. Кубанск. гос. аграрн. ун-та [Электронный ресурс]. 2013. № 92 (8). URL: <http://ej.kubagro.ru/2013/08/pdf/51.pdf> (дата обращения: 02.08.2016).

*Ягафарова Г. Г., Мавлютов М. Р., Баряхнина В. Б.* Биотехнологический способ утилизации нефтешламов и буровых отходов // Горный вестн. 1998. № 4. С. 43 – 46.

*Cunningham C. J., Philp J. C.* Comparison of bioaugmentation and biostimulation in *ex situ* treatment of diesel contaminated soil // Contamination and Reclamation. 2000. Vol. 8, № 4. P. 261 – 269.

*Heath D. J., Lewis C. A., Rowland S. J.* The use of high temperature gas chromatography to study the biodegradation of high molecular weight hydrocarbons // Organic Geochemistry. 1997. Vol. 26, iss. 12. P. 769 – 785.

*Hickenbottom K. L., Hancock N. T., Hutchings N. R., Appleton E. W., Beaudry E. G., Xu P., Cath T. Y.* Forward osmosis treatment of drilling mud and fracturing wastewater from oil and gas operations // *Desalination*. 2013. Vol. 312. P. 60 – 66.

*Ilyina A., Castillo Sanchez M. I., Villarreal Sanchez J. A., Ramirez Esquivel G., Candelas Ramirez J.* Isolation of soil bacteria for bioremediation of hydrocarbon contamination // *Вестн. МГУ. Сер. 2. Химия*. 2003. Т. 44, № 1. С. 88 – 91.

*Jerry M.* Estimation of bioavailability of metals from drilling mud barite // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2008. Vol. 4, № 2. P. 184 – 193.

*Khodja M., Khodja-Saber M., Canselier J. P., Cohaut N., Bergaya F.* Drilling fluid technology : performances and environmental considerations // *Products and services; from R&D to final solutions* / ed. I. Fuerstner. Rijeka : InTech., 2010. P. 227 – 256.

*Shukla O. P.* Biodegradation for environmental management // *Everyman's Science*. 1990. Vol. 25, № 2. P. 46 – 50.

*Wenderoth D. F., Rosenbrock P., Abraham W-R., Pieper D. H., Hofle M. G.* Bacterial community dynamics during biostimulation and bioaugmentation experiments aiming at chlorobenzene degradation in groundwater // *Microbial Ecology*. 2003. Vol. 46, № 2. P. 161 – 176.

*Zanaroli G., Toro S. D., Todaro D., Varese G. C., Bertolotto A., Fava F.* Characterization of two diesel fuel degrading microbial consortia enriched from a non acclimated, complex source of microorganisms // *Microbial Cell Factories*. 2010. Vol. 9, № 10. P. 35 – 38.

УДК 599.323.42:574

**ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КОНСПЕЦИФИКОВ И ИХ РОЛЬ  
В СЕЗОННЫХ ВЗАИМОТНОШЕНИЯХ У МОНГОЛЬСКОГО ХОМЯЧКА  
(*ALLOCRICETULUS CURTATUS*) (CRICETINAE, RODENTIA)**

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

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 117071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: feoktistovanyu@gmail.com*

Поступила в редакцию 10.10.16 г.

**Химические сигналы конспецификов и их роль в сезонных взаимоотношениях у монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*) (Cricetinae, Rodentia).** – Феоктистова Н. Ю., Кропоткина М. В., Кузнецова Е. В. – Исследован гормональный ответ самцов монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*) 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 обнаружено. Зимой и летом отмечается тенденция к повышению данного показателя в ответ на запахи мочи и секрета СБЖ самок, находящихся в состоянии диэструса. Весной предъявление мочи самок-конспецификов в состоянии эструса приводило к достоверному повышению уровней и тестостерона, и кортизола. При этом уровень кортизола в ответ на экспозицию запахов самок в состоянии диэструса не повышался ни в один из сезонов года. Уровень прогестерона достоверно повышался только при предъявлении секрета СБЖ в весенний и летний периоды, причем абсолютные значения данного показателя были значительно выше весной, чем летом. Обсуждаются различия в реакциях на хемокоммуникативные сигналы у двух близких видов эверсмановых хомячков – Эверсмана и монгольского – в связи с особенностями внутривидовых социальных отношений.

*Ключевые слова:* *Allocricetulus curtatus*, химические сигналы, естественные экскреты, тестостерон, прогестерон, кортизол.

**Chemical signals of conspecifics and their role in the seasonal relationships in the Mongolian hamster (*Allocricetulus curtatus*) (Cricetinae, Rodentia).** – Feoktistova N. Yu., Kropotkina M. V., and Kuznetsova E. V. – The hormonal response of males of the *Allocricetulus curtatus* hamster to the natural excreta (urine and midventral gland secretion [MVGS]) of conspecific females during several seasons of the year was studied when the animals were kept in the conditions of natural light and temperature. In the autumn, no significant changes in the testosterone level in the blood of males for any of the signals presented were observed. In the winter and summer, there was a trend of increasing this indicator in response to the smells of urine and MVGS of females in their diestrus state. In the spring, presentation of the urine of conspecific females in their estrous state led to a significant increase in the levels of both testosterone and cortisol, and the level of cortisol did not increase in response to exposure to the smells of females in their diestrus state in any season of the year. The level of progesterone significantly increased only when MVGS was presented in the spring and summer periods, and the absolute values of this indicator were significantly higher in the spring than in the summer. Differences in the responses to chemocommunication signals in two closely related Eversmann species (the Eversmann and Mongolian hamsters) are discussed in connection with intraspecific social relation peculiarities.

*Key words:* *Allocricetulus curtatus*, chemical signals, natural excreta, testosterone, progesterone, cortisol.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-183-191

## ВВЕДЕНИЕ

Проблема биокommunikации неизменно привлекает к себе внимание исследователей, стремящихся понять механизмы устойчивого существования в природе популяций, видов, биоценозов и экосистем. В результате активного исследования поведения животных за несколько последних десятилетий накоплен большой и разнообразный материал по организации внутривидовых социальных группировок и механизмам их поддержания у млекопитающих. Однако в поле зрения исследователей в основном попадали виды, живущие группами (Панов, 1983, 1989, 2011; Овсяников, 1993; Wilson, 1975), а видам, ведущим одиночный образ жизни и контактирующим преимущественно в сезон размножения, уделялось значительно меньше внимания. Таковыми являются, например, представители мелких хищных млекопитающих (семейств Mustelidae, Viverridae, Hesperidae) (Рожнов, 2011), а также большинство видов грызунов подсемейства Cricetinae (Воронцов, 1982; Суров, 2006; Феоктистова, 2008). Особенно важное значение для взаимодействий у таких видов приобретают контакты опосредованные, в том числе через запаховые метки, которые несут информацию о поле, возрасте, физиологическом состоянии особи, оставившей метку. В качестве источников химических сигналов животные при этом используют различные экскреты (секреты кожных желез, мочу, экскременты, слюну). Помимо информационной функции химические сигналы через основную и дополнительную обонятельные системы регулируют выработку половых стероидов, которые, в свою очередь, повышают сексуальную мотивацию, стимулируют сперматогенез и половое поведение, таким образом обеспечивая успешное спаривание (Котенкова, 2014; Wilson, 1999). Показано, что гормональный ответ самцов на экскреты самок зависит не только от физиологического состояния животных (Zucker et al., 1980; Powers et al., 1985; Ferkin et al., 1994), но и от сезона года (Феоктистова, 2008; Кропоткина, 2012; Кропоткина и др., 2016; Hoffman, 1979; Grocock, 1980; Reiter, 1980; Vanecsek, 1998; Leonard, Ferkin, 1999). 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). В период размножения можно ожидать более выраженного гормонального ответа на сигналы особей противоположного пола. Более того, по тому, как и когда самцы реагируют на ольфакторные сигналы самок можно предполагать ту или иную систему социальных отношений у данного вида.

Два вида хомячков рода *Allocricetulus* (Павлинов, 2006; Mammal Species of the World, 2005) – *A. curtatus* (монгольский хомячок) и *A. evermanni* (хомячок Эверсмана) – могут быть удобной моделью для изучения роли химической коммуникации в размножении и регулировании социальных отношений в сравнительном плане. Оба вида являются малоизученными, в ряде регионов внесены в Красные книги, а монгольский хомячок – и в Красный список МСОП.

Оба вида обитают в условиях умеренно-континентального или резко континентального климата. Хомячок Эверсмана распространен от Нижнего Поволжья до Восточного Казахстана, а монгольский хомячок – в Туве (Россия), Монголии,



Цинхае и Северном Синьцзяне (Китай). Зон перекрывания ареалов к настоящему времени не известно.

По числу хромосом и морфологии строения *glans penis* хомячки существенно различаются между собой, что позволило Н. Н. Воронцову предположить их репродуктивную изоляцию и охарактеризовать как «хорошие» виды (Воронцов, 1982). Современные молекулярно-генетические данные подтвердили видовую самостоятельность эверсмановых хомячков (Павлинов, 2006; Neumann et al., 2005). Тем не менее, репродуктивные механизмы изоляции, по-видимому, окончательно не сформированы. Впервые в лаборатории нами получены как гибриды F<sub>1</sub> в обоих сочетаниях, так и детеныши от возвратного скрещивания одной из родительских форм (Гурева и др., 2015).

Ранее мы проследили сезонную динамику изменения гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана на запахи экскретов самок своего вида в разном физиологическом состоянии (Кропоткина и др., 2016).

В задачу настоящей работы входило изучение характера сезонных гормональных реакций самцов монгольского хомячка на сигналы самок-конспецификов и сравнение их с полученными ранее для хомячка Эверсмана.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили весной и летом 2016 года. Для сравнения использовали также данные, полученные ранее в 2015 г. В эксперименте использовано 10 самцов монгольского хомячка, полученных от разведения пар, привезенных из Республики Тыва в 2010 – 2011 гг. и составляющих «Живую коллекцию млекопитающих» Научно-экспериментальной базы «Черноголовка». 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 монгольские хомячки в природе потребляют животные корма (Флинт, Головкин, 1961), то помимо зерна и овощей зверьки получали мясо, творог, яйца.

В один и тот же день всем животным-реципиентам предъявляли только один экскрет или воду (контрольная экспозиция), эксперимент проводили не чаще, чем один раз в неделю (табл. 1). Все экскреты собирали в течение суток перед предъявлением и не замораживали. Хомячков-доноров помещали в специальные метаболические клетки с сетчатым полом, собирая мочу непосредственно после выделения. Секрет СБЖ собирали влажным ватным тампоном и переносили в пластиковую пробирку. Образцы всех экскретов получали не менее чем от двух особей-доноров, находящихся в одной стадии эстрального цикла, в целях минимизации влияния индивидуальных характеристик запахов. Стадию эстрального цикла определяли по картине вагинального мазка.

Для исключения влияния суточных ритмов секреции гормонов экспозицию экскретов и взятие крови производили в одно и то же время суток (с 9 до 11 ч). В клетку тестируемого животного помещали ватный тампон, на который было нанесено 100 мкл мочи или нативный секрет СБЖ доноров. После 30 мин экспозиции у

каждого тестируемого животного брали 0.4 – 0.5 мл крови из подъязычной вены. Данная процедура занимала не более 30 с и не вызвала стресс-реакции у животных, которая могла бы приводить к выбросу кортизола в кровь (Graievskaaya et al., 1986). Сыворотку крови отделяли центрифугированием при 6000 об./мин и хранили при температуре -18°C до проведения измерений. 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).

**Таблица 1**

Сроки проведения экспериментов и длина светового дня в периоды проведения экспериментальных серий

Экспериментальная серия	Дата	Экспонируемый экскрет	Длина светового дня (ч:мин)
Осень	11.XI.2015	Контроль (вода)	8:35С – 15:25Т
	20.XI.2015	Моча самок в состоянии диэструса	8:02С – 15:58Т
	28.XI.2015	СБЖ самок в состоянии диэструса	7:36С – 16:24Т
Зима	24.II.2016	Контроль (вода)	10:15С – 13:45Т
	5.III.2016	Моча самок в состоянии диэструса	11:01С – 12:59Т
	27.II.2016	СБЖ самок в состоянии диэструса	10:29С – 13:31Т
Весна	4.V.2016	Контроль (вода)	15:40С – 8:20Т
	11.V.2016	Моча самок в состоянии диэструса	16:01С – 7:59Т
	25.V.2016	Моча эстральных самок	16:50С – 7:10Т
	18.V.2016	СБЖ самок в состоянии диэструса	16:27С – 7:33Т
Лето	19.VII.2016	Контроль (вода)	16:46С – 7:14Т
	29.VII.2016	Моча самок в состоянии диэструса	17:23С - 6:37Т
	22.VII.2016	СБЖ самок в состоянии диэструса	16:37С – 7:23Т

*Примечание.* С – светлый (от восхода до заката солнца), Т – темный период суток.

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

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Характер изменения уровня тестостерона, прогестерона и кортизола в плазме крови самцов монгольского хомячка в ответ на экспозицию мочи и секрета СБЖ самок-конспецификов в разные сезоны года представлен в табл. 2.

Показано, что осенью достоверных изменений уровня тестостерона в крови самцов ни на один из предъявляемых сигналов не обнаружено, хотя у отдельных животных, тем не менее, был зафиксирован подъем этого показателя при предъявлении секрета СБЖ. Зимой и летом отмечена тенденция к повышению уровня тестостерона в ответ на запахи мочи и секрета СБЖ самок, находящихся в состоянии диэструса. Весной уровень тестостерона достоверно повышался ( $P = 0.02$ ,  $Z = 2.36$ ,  $N = 10$ ) при предъявлении мочи эстральных самок-конспецификов. Этот же экскрет весной вызывал достоверное повышение ( $P = 0.02$ ,  $Z = 2.38$ ,  $N = 10$ ) уровня кортизола у исследуемых животных. Однако в ответ на экспозицию запа-

## ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КОНСПЕЦИФИКОВ И ИХ РОЛЬ

хов самок в состоянии диэструса этот показатель не менялся ни в один из сезонов года (по сравнению с контролем).

**Таблица 2**

Средние значения ( $\bar{x} \pm Sx$ ) уровней кортизола, тестостерона и прогестерона в плазме крови самцов монгольского хомячка в контроле (экспозиция воды, фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года, нг/мл

Время года	Кортизол	Тестостерон	Прогестерон
<b>Осень</b>			
Контроль	10.7±1.9	0.5±0.2	1.3±0.5
Моча	9.1±1.3	0.9±0.4	1.6±0.9
СБЖ	15.9±4.6	2.2±0.8	0.7±0.2
<b>Зима</b>			
Контроль	4.3±0.8	3.2±1.8	2.7±1.6
Моча	3.8±0.7	5.1±2.4	9.2±2.3
СБЖ	5.1±1.7	6.5±1.9	0.6±0.2*
<b>Весна</b>			
Контроль	4.8±0.8	8.1±2.6	2.2±1.2
Моча	4.2±0.5	8.0±2.6	1.1±0.4
Моча эстральных самок	10.9±1.9*	14.0±2.2*	2.6±0.9
СБЖ	3.7±0.9	3.9±2.0	3.8±1.2*
<b>Лето</b>			
Контроль	3.2±0.7	3.6±1.6	0.2±0.01
Моча	6.3±2.9	9.1±2.3	0.2±0.01
СБЖ	4.1±1.8	7.8±2.5	0.3±0.08*

\* –  $P < 0.05$  по сравнению с контролем.

Уровень прогестерона, напротив, достоверно повышался при предъявлении секрета СБЖ в весенний ( $P = 0.03$ ,  $Z = 2.2$ ,  $N = 10$ ) и летний ( $P = 0.02$ ,  $Z = 2.37$ ,  $N = 10$ ) периоды, причем абсолютные значения данного показателя были значительно выше весной, чем летом. Также было отмечено значительное, но недостоверное повышение уровня прогестерона при предъявлении мочи в зимний период.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты позволяют предположить, что химические сигналы, способные вызвать у самцов монгольского хомячка достоверный подъем уровня тестостерона, присутствуют только в моче эстральных самок-конспецификов, тогда как экскреты диэстральных самок (моча, секрет СБЖ) способны вызвать повышение уровня тестостерона только у некоторых исследованных самцов и только в зимний (в период подготовки к размножению) и летний (в период активного размножения) периоды. Подобная картина гормонального ответа, отмеченная у самцов монгольского хомячка, резко отличает его от близкого вида – хомячка Эверсмана. У последнего продемонстрирован достоверный гормональный ответ самцов на запахи мочи и секрета СБЖ самок и в состоянии диэструса. Причем, в

разные сезоны года отмечалась разная значимость исследованных экскретов. Если зимой и весной достоверное повышение уровня тестостерона вызывал секрет СБЖ самок, то летом – только запах их мочи. Аналогичная картина была показана нами ранее для самцов хомячка Роборовского (род *Phodopus*) (Феоктистова, Найденко, 2006; Феоктистова, 2008) и китайского (род *Cricetulus*) хомячка (Поташникова, Феоктистова, 2014).

Различия в гормональных ответах между исследованными видами можно объяснить особенностями их социального поведения и, в первую очередь, агрессивного. Если хомячков Эверсмана вообще невозможно содержать парами, то монгольские хомячки прекрасно уживаются друг с другом. Более того, самцы монгольского хомячка ухаживают за своими детенышами, вылизывают и греют их. При этом у самцов отмечается низкий уровень кортизола (примерно вдвое ниже, чем у хомячка Эверсмана) и повышенный уровень прогестерона (Кузнецова и др., 2014).

О пространственно-этологической структуре монгольского хомячка, в отличие от хомячка Эверсмана, ничего не известно. Исследование хомячка Эверсмана в природе с использованием метода радиопрослеживания и повторных отловов показали, что самцы имеют большие (по сравнению самками), перекрывающиеся участки, включающие в себя значительно более мелкие участки самок. Гнездовые участки самок располагаются обособленно один от другого и практически не перекрываются между собой. Каждая особь использует несколько нор, причем одна нора может использоваться для отдыха несколькими особями попеременно. Однако особи в природе друг с другом практически не встречаются, за исключением периода размножения, когда взрослые самцы активно занимаются поиском рецетивных самок (Рюриков и др., 2003; Рюриков, Суков, 2005). При этом и самцы, и самки оставляют запаховые метки: как мочевые, так и при потирании среднебрюшной железой о субстрат (собственные наблюдения).

Сопоставление этих данных с сезонными особенностями гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана на запахи самок-конспецификов позволяет предположить, что самцам этого вида удастся не только контролировать состояние самок, но и успешно спариваться, несмотря на обычно высокую степень агрессивности этого вида даже к особям противоположного пола.

Полученная в данной работе картина в совокупности с описанным ранее дружелюбным поведением самцов монгольского хомячка по отношению к самкам и детенышам в весенне-летний период может свидетельствовать об иной пространственно-этологической структуре у этого вида в природе. Возможно, эта структура больше напоминает таковую, описанную для джунгарского хомячка (Телицына, 1993), так же как и гормональный ответ самцов монгольского хомячка на экскреты самок в целом (за исключением весны) похож на аналогичный, полученный для джунгарского хомячка (Феоктистова, Найденко, 2007). Возможно, что монгольские хомячки, будучи гораздо менее агрессивными, чем хомячки Эверсмана, имеют или совместные индивидуальные участки (самец и самка живут вместе) или индивидуальные участки, но меньшие по размерам. Для контроля физиологического состояния «своих» самок самец постоянно посещает их даже после рожде-

## ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КОНСПЕЦИФИКОВ И ИХ РОЛЬ

ния детенышей. Более того, самец может оставаться со своей семьей в течение определенного времени. Таким образом, он может минимизировать свои энергетические затраты, реагируя только на экскреты эстральных самок. Невысокие значения уровня кортизола совместно с повышением уровня прогестерона могут также свидетельствовать в пользу тесных взаимоотношений монгольских хомячков в природе.

Наблюдаемая нами тенденция повышения уровня кортизола в плазме крови самцов в ответ на запаховые сигналы мочи эстральных самок скорее всего свидетельствует о высокой эмоциональной значимости этой информации для особей.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаруженные сезонные различия в гормональных реакциях у эверсмановых хомячков добавляют еще одно свидетельство в копилку различий между этими близкими видами и демонстрируют более быстрые эволюционные изменения в поведенческих характеристиках, по сравнению с генетическими и морфологическими.

*Работа выполнена 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.

*Гуреева А. В., Феоктистова Н. Ю., Матвеевский С. Н., Коломиец О. Л., Суров А. В.* Дифференциация видов эверсмановых хомячков (*Allocricetulus*, Cricetinae) : экспериментальная гибридизация // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 5. С. 614 – 620.

*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 : материалы пятой конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 28.

*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 // Поволж. экол. журн. 2016. № 3. С. 263 – 270.

*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.

*Овсяников Н. Г.* Поведение и социальная организация песца / ЦНИЛ Главохоты РФ. М., 1993. 214 с.

*Павлинов И. Я.* Систематика современных млекопитающих. М. : Изд-во МГУ, 2006. 287 с.

*Панов Е. Н.* Поведение животных и этологическая структура популяций. М. : Наука, 1983. 423 с.

*Панов Е. Н.* Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М. : Наука, 1989. 510 с.

Панов Е. Н. Бегство от одиночества. Индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М. : Лазурь, 2011. 637 с.

Поташинова 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. 286 с.

Рюриков Г. Б., Сузов 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.

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.

Сузов А. В. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 243 с.

Телицына А. Ю. Особенности пространственно-этологической структуры поселений и поведения двух близких видов хомячков (*Phodopus sungorus* Pall. и *Ph. campbelli* Thomas) в связи с адаптациями к условиям обитания : дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. С. 29.

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

Феоктистова Н. Ю., Найденко С. В. Гормональный ответ джунгарских хомячков (*Phodopus sungorus*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Сенсорные системы. 2007. Т. 21, № 3. С. 256 – 261.

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

Bronson F. H. Seasonal regulation of reproduction in mammals // Physiology 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.

Ferkin M. H., Sorokin E. S., Renfroe 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.

Grocock C. A. Effects of age on photoinduced testicular regression, recrudescence, and refractoriness in the short-tailed field vole, *Microtus agrestis* // Biology of Reproduction. 1980. Vol. 23, № 1. P. 15 – 26.

Hoffman K. Photoperiod, pineal, melatonin and reproduction in hamsters // The Pineal Gland of Vertebrates Including Man. / eds. J. A. Kappers, P. Pevet. New York : Elsevier North-Holland Biomedical Press, 1979. P. 397 – 415.

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. Müller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer Academic / Plenum Publishers, 1999. P. 437 – 443.

Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third edition. Vol. 2. / eds. D. E. Wilson, D. Reeder. Baltimore : The J. Hopkins University Press, 2005. 2142 p.

## ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КОНСПЕЦИФИКОВ И ИХ РОЛЬ

*Neumann K., Michaux J., Maak S., Jansman A. H., Kayser A., Mundt G., Gattermann R.* Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks // *Molecular Ecology*. 2005. Vol. 14, iss. 5. P. 1473 – 1483.

*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.

*Reiter R. J.* The pineal and its hormones in the control of reproduction in mammals // *Endocrine Reviews*. 1980. Vol. 1, № 2. P. 109 – 131.

*Vanecek J.* Cellular mechanisms of melatonin action // *Physiological Reviews*. 1998. Vol. 78, № 3. P. 687 – 721.

*Wilson E. O.* *Sociobiology : The new synthesis*. Cambridge : Belknap Press of Harvard University Press, 1975. 697 p.

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

*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.

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 564.14/.17(282.247.417)

### ЗАКОНОМЕРНОСТИ СООТНОШЕНИЯ ДЛИНЫ РАКОВИНЫ И ИНДИВИДУАЛЬНОЙ МАССЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА *DREISSENA* (DREISSENIDAE, BIVALVIA) В ВОЛГОГРАДСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Е. И. Филинова, В. А. Колозин, Ю. А. Малинина

Государственный научно-исследовательский институт озерного  
и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга, Саратовское отделение  
Россия, 410002, Саратов, Чернышевского, 152  
E-mail: e.filinowa@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.12.16 г.

**Закономерности соотношения длины раковины и индивидуальной массы моллюсков рода *Dreissena* (Dreissenidae, Bivalvia) в Волгоградском водохранилище.** – Филинова Е. И., Колозин В. А., Малинина Ю. А. – Проведен регрессионный анализ размерно-весовой структуры дрейссенид (*D. bugensis*, *D. polymorpha*) Волгоградского водохранилища. Параметры в полученном уравнении функции степенной зависимости различны для двух исследованных видов моллюсков (*D. bugensis* –  $W = 0.036L^{3.33}$ , *D. polymorpha* –  $W = 0.064L^{3.32}$ ). Установленная регрессионная зависимость между индивидуальной массой тела ( $W$ ) и длиной раковины моллюсков ( $L$ ) имеет высокую степень корреляции  $R^2 = 0.96$  при уровне значимости  $p = 0.01$ . Результаты могут быть использованы для реконструкции индивидуальной массы моллюсков по длине раковины при проведении трофологических исследований на водохранилищах Нижней Волги.

**Ключевые слова:** Волгоградское водохранилище, дрейссена, моллюски, регрессионный анализ, длина раковины, индивидуальная масса.

**Regularities of the ratio of the shell length to the individual weight of mollusks from the *Dreissena* genus (Dreissenidae, Bivalvia) in the Volgograd reservoir.** – Filinova E. I., Kolozin V. A., and Malinina Y. A. – A regression analysis of the size and weight structure of the dreissenidae (*D. bugensis* and *D. polymorpha*) from the Volgograd reservoir was carried out. The power-dependence parameters in the resulting equation are different for the two mollusk species studied ( $W = 0.036L^{3.33}$  for *D. bugensis* and  $W = 0.064L^{3.32}$  for *D. polymorpha*). The established regression relationship between the individual body weight ( $W$ ) and the mollusk's shell length ( $L$ ) has a high correlation degree:  $R^2 = 0.96$  for  $p = 0.01$ . Our results can be used for reconstruction of the individual mollusk weight from the shell length during trophological studies in the Lower-Volga reservoirs.

**Key words:** Volgograd reservoir, Dreissena, mollusks, regression analysis, shell length, individual weight.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-192-198

Для исследования продукционных возможностей экосистемы, а также изучения роли дрейссены как пищевого компонента в трофологии используется методи-



## ЗАКОНОМЕРНОСТИ СООТНОШЕНИЯ ДЛИНЫ РАКОВИНЫ

ка, связанная с необходимостью восстановления веса по линейным размерам раковины моллюсков или ее фрагментам, изъятым из пищевода рыб (Методическое пособие..., 1974; Щербина, 2008 а). Первоначально зависимость массы от линейных размеров особи была аппроксимирована уравнением линейной логарифмической функции (Константинов, 1962; Винберг, 1966; Алимов, Голиков, 1974). В дальнейшем соотношение индивидуального веса и длины раковины интерпретировали степенной параболической функцией ( $W = aL^b$ ). Значения параметров предложенного уравнения были рассчитаны для *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1971) из различных водоёмов, которые в зависимости от экологических условий могут сильно различаться (Шевцова, 1971; Львова, 1980; Алимов, 1981; Яковлев, Яковлева, 2008; Безматерных, 2015). Результат уравнения может быть обусловлен и различиями в методических приемах: степени обсушивания животных перед взвешиванием, точностью измерительных приборов, физиологическим состоянием моллюсков в момент отлова, диапазоном линейных размеров, использованных для расчетов параметров уравнения и т.п. (Дрейссена..., 1994).

В малакофауне Волгоградского водохранилища изначально указывали только один вид дрейсенид – *D. polymorpha* (Кондратьев, 1970; Спиридонов, 1971; Белявская, 1975; Нечваленко, 1976; Филинова, 1987). Г. П. Кондратьев (1970) рассчитал зависимость веса от линейных размеров данного вида моллюсков. В публикациях Т. К. Небольсиной (1962, 1965) и Л. П. Загоры (1974) отражены результаты трофологических исследований в Волгоградском водохранилище, подтверждающие потребление в пищу *D. polymorpha* бентофагами. Данный вид дрейсенид потребляют мелкочастиковые виды рыб в Верхневолжских водохранилищах (Валкин, 2008; Щербина, 2008 а; Предвижкин, 2015).

Начиная с 1999 – 2000 гг. в донной фауне Волгоградского водохранилища зарегистрирован стихийный вселенец *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Филинова и др., 2008). Данный вид, имея тонкостенную раковину, более активно используется в качестве пищевого компонента бентосоядными рыбами (Ермолин, Белянин, 2006; Никуленко и др., 2008; Щербина, 2008 б и др.).

В настоящее время в русловой части исследуемого водоёма *D. bugensis* составляет около 95% численности и биомассы всех моллюсков (Филинова, 2010, 2012, 2013), на долю *D. polymorpha* приходится менее 5%. Потенциальными потребителями дрейсенид в Волгоградском водохранилище являются лещ, плотва, густера, рыбец, сом, стерлядь.

Цель данной работы – исследовать взаимосвязь соотношения длины раковины и индивидуальной массы двух видов кормовых моллюсков рода *Dreissena* в условиях Волгоградского водохранилища.

Поскольку результаты исследований размерно-весовых характеристик популяции *D. polymorpha* в Волгоградском водохранилище в период ее максимального развития достаточно полно отражены в работах Г. П. Кондратьева (1970) и Ю. И. Спиридонова (1971), в данной работе мы более детально эти показатели представили для доминирующего ныне вида *D. bugensis*.

Материалом послужили пробы, собранные авторами в Волгоградском водохранилище в течение вегетационного периода 2013 г. Отбор проб проводился дно-

черпателем ДАК-250 (1/40 м<sup>2</sup>) на стандартных мониторинговых разрезах водохранилища (Филинова, 2003).

Всего было обработано 1496 экз. *D. bugensis* и 201 экз. *D. polymorpha*. Моллюсков фиксировали 8%-ным формалином. Для идентификации видовой принадлежности моллюсков пользовались определителями (Атлас..., 1968; Определитель..., 2004). Длину раковины измеряли с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Особей длиной менее 5 мм взвешивали по 10 экземпляров, более крупных – индивидуально на электронных весах MW-150T с точностью 0.005 г. после предварительного обсушивания на фильтровальной бумаге. Дрейссенид каждого из исследуемых видов разделили на 7 размерных групп. Статистическую обработку данных и построение графиков проводили с использованием программного обеспечения Microsoft Office Excel 2010, SPSS Statistics 17.0. При построении степенной линии тренда путем расчета точек методом наименьших квадратов использовали программное обеспечение Excel 2010.

Размерная структура популяции *D. bugensis* на протяжении вегетационного периода представлена в табл. 1.

Весной доминировали моллюски, длина которых составляла 10.1 – 15.0 мм. Отсутствие моллюсков младшей размерной группы (менее 5 мм) заставляет пред-

**Таблица 1**

Количественное соотношение размерных групп *D. bugensis* в Волгоградском водохранилище в 2013 г., %

Размерная группа, мм	Численность		
	Весна	Лето	Осень
Менее 5.0	0.0	33.6	7.2
5.1–10.0	9.9	9.7	22.2
10.1–15.0	33.2	11.8	18.3
15.1–20.0	28.9	27.0	27.0
20.1–25.0	19.4	12.3	20.5
25.1–30.0	7.4	5.3	4.9
Больше 30.1	1.1	0.4	0.0
Всего	100	100	100

положить возможность массовой гибели в зимний период велигер поздне-осеннего нереста. Наличие немногочисленной группы особей размером до 10 мм свидетельствует, что осевшие осенью велигеры частично пережили зиму и продолжили свое развитие весной.

В летний период преобладали особи с линейными размерами 15.1 – 20.0 мм. Кроме того, в летних пробах

весьма многочисленна (33.6% от общей численности) группа моллюсков размером до 5 мм, не зарегистрированная в весенних пробах, что может свидетельствовать о массовом оседании велигеров, численность которых на отдельных участках в летний период достигала 12 тыс. экз/м<sup>3</sup>.

В осенних пробах преобладали особи с размерами 15.1 – 20.0 мм (27.0%). С понижением температуры воды интенсивность нереста дрейссенид снижается, численность велигеров в толще воды не превышает 0.4 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Доля уходящих в зиму особей с длиной раковины до 5 мм невысока (7.2%). Аналогичные сезонные изменения размерной структуры дрейссенид в течение вегетационного периода имели место и в водохранилищах Верхней Волги (Пряничникова, 2008). Похожие результаты были получены для *D. polymorpha* Ю. И. Спиридоновым (1971) на Волгоградском водохранилище и Е. В. Никитенко (2008) на Чограйском водохранилище.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ СООТНОШЕНИЯ ДЛИНЫ РАКОВИНЫ

Анализ размерно-весовой структуры популяции *D. bugensis* выявил сезонные изменения в соотношении данных показателей половозрелых особей (табл. 2). Индивидуальная масса моллюсков в разных размерных группах максимальна весной, при заполнении гонад половыми продуктами. После летнего нереста удельный вес особей в каждой размерной группе снижается. К тому же, как известно, имеет место неравномерный рост раковин в течение периода вегетации. Аналогичная закономерность сезонной динамики размерно-весовой структуры выявлена авторами и для *D. polymorpha* в Волгоградском водохранилище, а также исследователями в других водоёмах (Гальпернина и др., 1983; Каратаев, 1983; Никитенко, 2008).

**Таблица 2**

Динамика средней индивидуальной массы моллюсков *D. bugensis* Волгоградского водохранилища, г

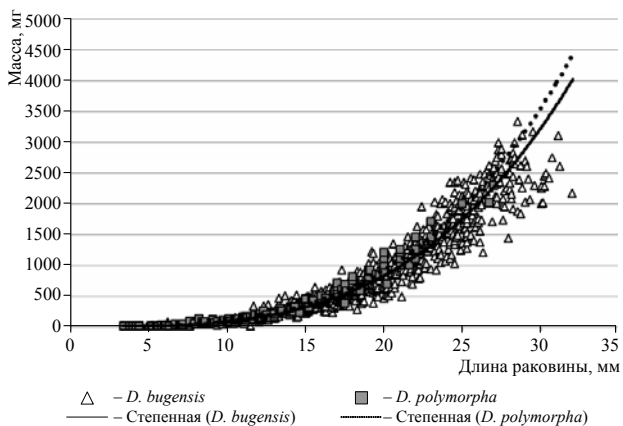
Размерная группа, мм	Средняя индивидуальная масса		
	Весна	Лето	Осень
5.0–10.0	0.048±0.003	0.025±0.003	0.044±0.003
10.1–15.0	0.240±0.009	0.212±0.010	0.238±0.009
15.1–20.0	0.480±0.014	0.452±0.012	0.507±0.014
20.1–25.0	1.362±0.144	1.272±0.043	1.350±0.043
25.1–30.0	2.207±0.060	2.203±0.054	2.287±0.060
Больше 30.1	2.427±0.187	2.411±0.097	–

Поскольку результаты исследований размерно-весовых характеристик популяции *D. polymorpha* в Волгоградском водохранилище в период ее максимального развития достаточно полно отражены в работах Г. П. Кондратьева (1970) и Ю. И. Спиридонова (1971), в данной работе мы более детально эти показатели представили для доминирующего ныне вида *D. bugensis*.

Регрессионная зависимость индивидуальной массы от длины раковины моллюсков р. *Dreissena* для размерных групп отражена на рисунке.

Параметры в полученном уравнении функции степенной зависимости различны для двух видов моллюсков (*D. bugensis* –  $W = 0.036L^{3.33}$ , *D. polymorpha* –  $W = 0.064L^{3.32}$ ). Коэффициент корреляции исследуемых нами показателей (0.96) подтверждается высоким уровнем значимости ( $p = 0.01$ ).

Установленные зависимости массы тела особи от линейного размера раковины для *D. bugensis* и *D. polymorpha* в Волгоградском водохранилище позволяют дифференцированно подойти к реконструкции веса этих моллюсков.



Регрессионная зависимость индивидуальной массы от длины раковины двух видов моллюсков рода *Dreissena*

Индивидуальная масса моллюсков детерминирована линейными размерами раковины с высокой степенью значимости.

Таким образом, можно рекомендовать использование уравнений выявленной зависимости и полученных коэффициентов в трофологических работах, проводимых на водохранилищах Нижней Волги.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А. Ф. Функциональная экология двустворчатых моллюсков. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 248 с.

Алимов А. Ф., Голиков А. Н. Некоторые закономерности соотношения между размерами и весом у моллюсков // Зоол. журн., 1974. Т. 53, вып. 4. С. 517 – 530.

Атлас беспозвоночных Каспийского моря / под ред. Я. А. Бирштейна, Л. Г. Виноградова, Н. Н. Кондакова, М. С. Кун, Т. В. Астаховой, Н. Н. Романовой. М. : Пищ. пром-сть, 1968. 414 с.

Безматерных В. В. К методике реконструкции массы *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Dreissenidae, Bivalvia), потребленной рыбами // Поволж. экол. журн. 2015. № 1. С. 97 – 100.

Белявская Л. И. Прогноз и фактическое развитие бентоса в Волгоградском водохранилище // Тр. комплексной экспедиции Саратов. госуниверситета по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1975. Вып. 4. С. 73 – 77.

Валкин И. Ю. Экологическая характеристика густеры (*Blicca bjoerkna*) Куйбышевского водохранилища : автореф. ... дис. канд. биол. наук. Ульяновск, 2008. 122 с.

Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи совр. биол. 1966. Т. 61, вып. 2. С. 274 – 293.

Гальпернина Г. Е., Заграничный С. В., Львова А. А. Сезонные изменения размерно-весовой характеристики *Dreissena polymorpha* из Северного Каспия // Биологические ресурсы Каспийского моря. М. : Наука, 1983. С. 111 – 118.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) : Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 240 с.

Ермолин В. П., Белянин И. А. О питании рыба *Vimba vimba* (Cyprinidae), вселенного в Волгоградское водохранилище // Поволж. экол. журн. 2006. № 2/3. С. 180 – 183.

Загора Л. П. Питание стерляди Волгоградского водохранилища и использование ею кормовой базы водоема : автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л., 1974. 23 с.

Каратаев А. Ю. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема-охладителя тепловой электростанции : дис. ... канд биол. наук. Минск, 1983. 154 с.

Константинов А. С. Вес некоторых водных беспозвоночных как функция их линейных размеров // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1962. № 3. С. 92 – 97.

Кондратьев Г. П. О соотношении между весом и линейными размерами тела у некоторых моллюсков // Вопросы физиологической и популяционной экологии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1970. Вып. 1. С. 56 – 60.

Львова А. А. Экология дрейссены (*Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.)) // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. 23. Бентос Учинского водохранилища. М., 1980. С. 101 – 119.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / отв. ред. Е. В. Боруцкий. М. : Наука, 1974. 254 с.

Небольсина Т. К. Питание леща, плотвы, густеры и синца в первые годы образования Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ. 1962. Т. 7. С. 148 – 174.

Небольсина Т. К. Качественная и количественная оценка питания леща, густеры и плотвы Волгоградского водохранилища в 1962 – 1964 гг. // Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ. 1965. Т. 8. С. 108 – 127.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ СООТНОШЕНИЯ ДЛИНЫ РАКОВИНЫ

Нечваленко С. П. Донна фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ. Т. 14. Волгоградское водохранилище (гидрохимический режим, кормовая база и состояние запасов рыб после создания Саратовского гидроузла). Саратов : Приволж. кн. изд-во, 1976. С. 83 – 94.

Никитенко Е. В. Сезонная динамика размерно-вещного состава *Dreissena polymorpha* (Pallas) Чограйского водохранилища // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 100 – 103.

Никуленко Е. В., Шемонаев Е. В., Евланов И. А. Особенности питания рыб вселенцев понто-каспийского комплекса // Ресурсы экосистем Волжского бассейна. Водные экосистемы. Тольятти : Кассандра, 2008. Т. 1. С. 207 – 222.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины / под общ. ред. С. Я. Цалолыхина. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2004. 528 с.

Предвижкин М. А. Питание густеры *Blicca bjoerkna* (L. 1758) в Чебоксарском водохранилище // Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий : материалы 5-й междунар. конф., посвящ. памяти выдающегося гидробиолога Г. Г. Винберга. СПб. : Лема, 2015. С. 209.

Пряничникова Е. Г. Динамика размерно-вещной структуры дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 116 – 119.

Спиридонов Ю. И. Роль *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в биологическом самоочищении Волгоградского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1971. 33 с.

Филинова Е. И. Многолетняя динамика зообентоса Волгоградского водохранилища // Перспективы повышения рыбопродуктивности и промышленного использования Волгоградского водохранилища : сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 268. С. 51 – 60.

Филинова Е. И. Структурно-фаунистическая характеристика и динамика зообентоса Волгоградского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 192 с.

Филинова Е. И. Инвазионные двусторчатые моллюски в малакофауне Волгоградского водохранилища // Тез. докл. 4-й междунар. практ. конф., посвящ. памяти проф. Г. Г. Винберга. СПб. : Русская коллекция, 2010. С. 192.

Филинова Е. И. Особенности расселения инвазионных видов зообентоса и их роль в экосистемах водохранилищ Нижней Волги // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. участников Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 311 – 314.

Филинова Е. И. Дрейссениды в нижеволжских водохранилищах // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II междунар. шк.-конф. / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 118 – 121.

Филинова Е. И., Малинина Ю. А., Шляхтин Г. В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206 – 210.

Шевцова Л. В. Определение веса *Dreissena polymorpha* Pall. и *D. bugensis* Andr. по их размерам // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7, № 1. С. 123 – 125.

Щербина Г. X. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево // Биол. внутр. вод. 2008 а. № 4. С. 72 – 80.

Е. И. Филинова, В. А. Колозин, Ю. А. Малинина

*Щербина Г. Х.* Современное распределение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-Запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008 б. С. 23 – 43.

*Яковлев В. А., Яковлева А. В.* Распространение и особенности роста моллюсков *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 157 – 161.

## ПОТЕРИ НАУКИ

### ПАМЯТИ БЕЛЛЫ РАФАИЛОВНЫ СТРИГАНОВОЙ (25.03.1932 – 06.03.2017)

В марте 2017 г. ушла из жизни Белла Рафаиловна Стриганова, член-корреспондент Российской академии наук, воистину выдающийся ученый и замечательный Человек, человек с Большой буквы.

Белла Рафаиловна родилась в самом центре Москвы, на Арбате, в семье известных советских физиологов Александры Романовны Стригановой и Рафаила Исааковича Белкина. Александра Романовна с 1937 г. была сотрудницей ИЭМЭЖ АН СССР и проработала в нем всю свою жизнь. В 1952 г. она была удостоена Сталинской премии за научный труд «Восстановительные процессы в скелетной мускулатуре». Отец Беллы Рафаиловны в довоенные годы был директором Института морфогенеза, в 1941 – 1945 гг. воевал, служил в полевом госпитале, разработал метод стимуляции раневых гормонов, за что был удостоен Ордена Отечественной войны II степени. После войны был сотрудником Института истории естествознания АН.

С детских лет Белла Рафаиловна воспитывалась в атмосфере любви к науке, книгам, научным беседам. Удивительная атмосфера интеллигентной «биологической» московской семьи оказала огромное



влияние на выбор ею жизненного пути. Белла Рафаиловна с самого раннего детства уже не мыслила себя вне биологии. И после окончания 110-й московской школы поступила на биолого-химический факультет Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина, который закончила с отличием в 1954 г. После окончания института Белла Рафаиловна получила распределение на остров Сахалин, где в течение двух лет преподавала биологию и химию в средней школе. Вернувшись в Москву, она начала свою трудовую деятельность в должности лаборанта в Лаборатории по изучению почвенных беспозвоночных Института экологии и морфологии животных АН СССР. Так сложились обстоятельства, что Белла Рафаиловна пришла в только что оформившуюся лабораторию, заведующим которой (с 1955 г.) стал Меркурий Сергеевич Гиляров. И Белла Рафаиловна фактически участвовала в становлении почвенной зоологии, которая тогда под руководством профессора (а впоследствии академика) М. С. Гилярова делала свои первые шаги. Белла Рафаиловна участвовала в самых первых «раскопках», которые с це-

любую начальную инвентаризацию разнообразия почвенных и напочвенных животных последовательно проводились во всех географических зонах, природных ландшафтах и агроценозах Советского Союза. Учителями Беллы Рафаиловны были выдающиеся ученые – Меркурий Сергеевич Гиляров, Константин Владимирович Арнольди. Белла Рафаиловна стала одной из любимых учениц М. С. Гилярова и наиболее разносторонним и последовательным представителем гиляровской научной школы. М. С. Гиляров настаивал на том, чтобы каждый сотрудник его лаборатории освоил какую-либо группу почвенного населения как специалист-систематик и таксономист. Эти «университеты» Белла Рафаиловна блестяще прошла, участвуя в великом множестве экспедиций. В 1964 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему «Сравнительный анализ строения ротового аппарата личинок жесткокрылых насекомых в связи с их пищевой специализацией».

Не менее важной задачей молодой почвенной зоологии была экспериментальная оценка характера и масштабов функционирования зоопедобионтов, их роли в процессах деструкции и почвообразования, а также разработка методологических основ таких исследований как в полевых, так и в лабораторных условиях с привлечением инструментальных методов анализа. Книга «Методы почвенно-зоологических исследований» (1975 г.), в которой Белла Рафаиловна написала несколько глав, до сих пор имеет огромное методическое значение. Пионерскими были и работы Б. Р. Стригановой в трофологии почвенных беспозвоночных. Она фактически стояла у истоков построения и анализа детритных трофических сетей в почвенных системах. Достижения в этой области стали основой ее докторской диссертации «Питание почвенных сапрофагов и их значение в трофических цепях почвенного яруса». В 1980 г. в свет вышла ее книга «Питание почвенных сапрофагов», которая стала настольной для всех биологов, занимающихся этой проблематикой. В 1985 г. не стало Меркурия Сергеевича Гилярова, и Белла Рафаиловна возглавила Лабораторию почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии. Под ее руководством лаборатория получила широкое международное признание. В 1985 г. в Москве под председательством Б. Р. Стригановой был проведен IX Международный коллоквиум (Формум) по почвенной зоологии, продолжены регулярные Всероссийские совещания по почвенной зоологии, часто с участием иностранных ученых (последнее XVII совещание проведено в 2014 г.), организованы регулярные российско-польские «Школы молодых экологов» (совместно с польскими коллегами, проводились раз в два года попеременно в Польше и России, 2004 – 2012 гг.). Участие в международных биологических форумах, дружеские контакты и совместные научные проекты с ведущими иностранными специалистами, экспедиции в малоисследованные уголки мира стали обычной практикой сотрудников лаборатории. Сама Белла Рафаиловна выезжала («в поле») почти до 80-летнего возраста, работала в горах, тундре, тропических лесах. Последние ее поездки были в Израиль и Эфиопию.

Научное наследие Б. Р. Стригановой насчитывает 12 монографий и более 300 статей, опубликованных как в международных, так и российских журналах. В 1991 г. Белла Рафаиловна получила звание профессора по специальности «Эколо-



гия», но и до этого в течение многих лет она была руководителем десятков аспирантов, докторантов и соискателей, в том числе зарубежных.

Поражают масштабы научно-организаторской деятельности Беллы Рафаиловны. Она работала во множестве экспертных и диссертационных советов, организовывала российские и международные совещания, была бессменным руководителем научной школы по почвенной зоологии, поддержанной грантом Российской Федерации, координировала Программу Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России». Она была главным редактором одного из центральных академических журналов «Известия РАН», членом редколлегий ряда других журналов, включая иностранные (*Pedobiologia*, *Polish Journal of Ecology*), с 2002 г. – членом редакционной коллегии «Поволжского экологического журнала».

За свои заслуги в 2003 г. Белла Рафаиловна была удостоена звания заслуженного деятеля науки Российской Федерации, а в 2008 г. избрана членом-корреспондентом РАН.

60 лет Белла Рафаиловна отдала научной деятельности и никогда не сожалела об этом. Ее мысли до последней минуты занимали не только проблемы лаборатории, но и вообще трудности, испытываемые сейчас отечественной наукой.

Круг интересов Беллы Рафаиловны был чрезвычайно широк, от высокой науки до повседневных событий в стране и мире, от новых веяний в литературе до классической музыки, которую она безумно любила. Несмотря на занятость, она была всегда открыта для общения, не жалела времени на беседы и дискуссии с коллегами, постоянно была востребована руководством Института. Белла Рафаиловна принимала самое деятельное участие в обсуждении насущных проблем Института, его главных достижений. Прекрасный научный редактор, она давала незаменимые советы при редактировании важнейших отчетных достижений. Она была замечательным, добрым человеком, высокоинтеллектуальным, эрудированным и одновременно очень интеллигентным. Ее уход – огромная потеря для всех нас, ее коллег и друзей, а главное, для науки России.

*Коллектив Института проблем экологии  
и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
редакционная коллегия  
«Поволжского экологического журнала»*