



## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Беляченко А.В., Захаров К.С., Филипьев А.О.</b> Экология каменной куницы – <i>Martes foina</i> (Carnivora, Mustelidae) на севере Нижнего Поволжья .....	3
<b>Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К.</b> Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной р. Хара (Приэльтонье) .....	14
<b>Кириллова Н.Ю.</b> Структура и сезонная динамика сообщества гельминтов рыжей полёвки ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ) Самарской Луки .....	31
<b>Константинов А.В.</b> Изменение упругости экосистемы полесий к пожарным нарушениям .....	42
<b>Крылов А.В., Романенко А.В., Транквилевский Д.В., Чубирко М.И., Степкин Ю.И.</b> Планктон и экологическое состояние водотоков на разных типах территорий (на примере Воронежской области) .....	52
<b>Мазей Ю.А., Белякова О.И.</b> Структура сообщества раковинных амёб в моховых биотопах малых водотоков .....	62
<b>Опарин М.Л., Опарина О.С., Матросов А.Н., Кузнецов А.А.</b> Динамика фауны млекопитающих степей Волго-Уральского междуречья за последнее столетие .....	71
<b>Семёнова А.С.</b> Изменения зоопланктона Куршского залива в период «гиперцветения» воды .....	86
<b>Хлус Л.Н.</b> Некоторые аспекты математико-статистического анализа морфометрической структуры популяций <i>Xeropicta krynickii</i> Kryn. (Geophila: Hygromiidae) .....	94

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

<b>Аськеев О.В., Аськеев И.В., Ананин А.Н., Тишин Д.В.</b> Обнаружение девятииглой колючки ( <i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus, 1758) в бассейне р. Камы (г. Нижнекамск, Республика Татарстан) .....	103
<b>Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю.</b> Динамика распространения чижа ( <i>Spinus spinus</i> ) на юге ареала в Нижнем Поволжье .....	107
<b>Орлов В.Н., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М.</b> Новый подвид кавказской бурозубки <i>Sorex satunini</i> (Mammalia) и филогенетические связи вида по мтДНК последовательностям и хромосомным маркерам .....	111
<i>Содержание журнала за 2009 г.</i> .....	115
<i>Авторский указатель за 2009 г.</i> .....	121
<i>Правила для авторов</i> .....	123



## CONTENTS

<b>Belyachenko A.V., Zaharov K.S., and Filipichiev A.O.</b> Ecological features of stone marten <i>Martes foina</i> (Carnivora, Mustelidae) in the northern Lower-Volga region . . . . .	3
<b>Zinchenko T. D., Golovatjuk L.V., Vykhristjuk L.A., and Shitikov V.K.</b> Diversity and structure of macrozoobenthos communities in the highly mineralized Hara river (near Elton Lake) . . . . .	14
<b>Kirillova N.Yu.</b> Structure and seasonal dynamics of the helminth community of bank vole ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ) in the Samarskaya Luka . . . . .	31
<b>Konstantinov A.V.</b> Changes in pine forest ecosystem elasticity to fire disturbances . . . . .	42
<b>Krylov A.V., Romanenko A.V., Trankvilevsky D.V., Chubirko M.I., and Stepinkin J.I.</b> Plankton and ecological status of water currents on territories of various types (with the Voronezh region as an example) . . . . .	52
<b>Mazei Yu.A. and Belyakova O.I.</b> Testate amoebae community structure in the moss biotopes of streams . . . . .	62
<b>Oparin M.L., Oparina O.S., Matrosov A.N., and Kuznetsov A.A.</b> Mammalian fauna dynamics in Volga-Ural interfluvial steppes in the last century . . . . .	71
<b>Semenova A.S.</b> Changes in Curonian Lagoon zooplankton during the hyperbloom period . . . . .	86
<b>Khlus L.N.</b> Some aspects of mathematico-statistical analysis of the morphometric structure of <i>Xeropicta krynickii</i> Kryn. (Geophila: Hygromiidae) populations . . . . .	94

## SHORT COMMUNICATIONS

<b>Askeyev O.V., Askeyev I.V., Ananin A.N., and Tishin D.V.</b> A record of nine-spined stickleback ( <i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus, 1758) in the Kama river basin (Nizhnekamsk, Republic Tatarstan) . . . . .	103
<b>Zavialov E.V., Tabachishin V.G., and Mosolova E.Yu.</b> Distribution dynamics of <i>Spinus spinus</i> in its southern habitat in the Lower-Volga region . . . . .	107
<b>Orlov V.N., Balakirev A.E., and Borisov Yu.M.</b> A new subspecies of the Caucasian shrew <i>Sorex satunini</i> (Mammalia) and phylogenetic relationships of the species inferred from mtDNA sequences and chromosomal markers . . . . .	111
<i>Table of contents 2009</i> . . . . .	115
<i>Author index 2009</i> . . . . .	121
<i>Rules for authors</i> . . . . .	123

УДК [599.742.41:591.52/53](470.44/47)

**ЭКОЛОГИЯ КАМЕННОЙ КУНИЦЫ –  
*MARTES FOINA* (CARNIVORA, MUSTELIDAE)  
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

**А.В. Беляченко, К.С. Захаров, А.О. Филипьев**

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского  
Россия, 410026, Саратов, Астраханская, 83  
E-mail: veliger59@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.02.09 г.

**Экология каменной куницы – *Martes foina* (Carnivora, Mustelidae) на севере Нижнего Поволжья.** – Беляченко А.В., Захаров К.С., Филипьев А.О. – На территории севера Нижнего Поволжья каменная куница является редким видом. Размещение хищника связано со структурой гидрологической сети, лесополосами агроценозов и населенными пунктами. В суточной активности характерны вечерний и утренний пики. В питании куницы преобладают мышевидные грызуны, велика доля наземногнездящихся птиц, насекомых, ягод и плодов. Изучены структура ее индивидуального участка и способы маркировки границ.

*Ключевые слова:* каменная куница, пространственная структура, индивидуальный участок, маркировка границ, суточная активность, состав кормов.

**Ecological features of stone marten *Martes foina* (Carnivora, Mustelidae) in the northern Lower-Volga region.** – Belyachenko A.V., Zaharov K.S., and Filipichiev A.O. – Stone marten is a rare species in the northern Lower-Volga region. The spatial distribution of stone marten is related to the local hydrological network structure and the forest belts of agrocenoses, towns, and villages. There are evening and morning peaks in the daily activity of this predator. Small rodents prevail in its nutrition, the fraction of land-nesting birds, insects, berries, and fruits being rather high. Features of the individual field structure and boundary marking ways were studied.

*Key words:* stone marten, spatial structure, individual field, boundary marking, daily activity, nutrition composition.

## **ВВЕДЕНИЕ**

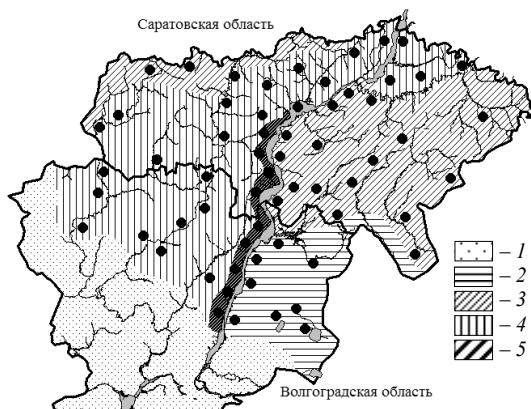
Каменная куница *Martes foina* (Erxleben, 1777) относится к животным, у которых в пределах России ареал разорванный, что затрудняет определение его границ. Под воздействием как природных, так и антропогенных факторов распространение этого вида в последние десятилетия постоянно расширялось, охватывая все новые регионы. В некоторых современных определителях Нижнее Поволжье вообще не входит в ареал каменной куницы (Павлинов и др., 2002). Между тем здесь хищник впервые появился в 1970-х гг. в результате расселения в восточном и юго-восточном направлениях из центральной России (Ильин и др., 1996). Уже через несколько лет куница достигает Волги у Саратова (Сигарев и др., 1986), где встречается в настоящее время на пойменных островах. Имеются сведения об обитании вида в сопредельных регионах: Воронежской, Тамбовской и Волгоградской областях в начале последней трети прошлого века (Рябов, Соколов, 1988); в Среднем Поволжье – в Ульяновской (Бородин, 2001; Красная книга Ульяновской области, 2004) и Самарской областях; в Нижнем Поволжье – в волгоградском левобережье

(Линдемман и др., 2005) и Астраханской области. Обобщение данных по распространению каменной куницы в поволжском регионе, а также описание коллекционных образцов музея Зоологического института РАН (коллекторы В.Н. Мосейкин, 1987; В.Ю. Ильин, 1996) и Зоологического музея Московского государственного университета (коллектор В.А. Лопушков, 2003), собранных на этой территории, сделаны в статье А.В. Абрамова с соавторами (Abramov et al., 2006).

Каменная куница является одним из самых экологически пластичных видов семейства Mustelidae, который успешно адаптируется к антропогенному воздействию. Распространение хищника в Нижнем Поволжье, как и в других частях ареала, тесно связано с населенными пунктами, лесопосадками в агроценозах, заброшенными садами и т.п. Целью настоящей работы являлось изучение особенностей экологии каменной куницы на территории Нижнего Поволжья в условиях быстрого расширения ареала этого животного, а также исследование некоторых экстерьерных и краниометрических признаков особей из саратовской популяции.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы к статье были собраны на территории Саратовской и Волгоградской областей в 1982 – 2008 гг. Размещение точек сбора данных приведено на рис. 1. Морфология каменной куницы изучалась по экспонатам Зоологического музея Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского. Всего исследованы 5 черепов этого хищника: №12 04.12.1991, S., Саратовская обл., г. Саратов, пос. Поливановка, Романов; № 16 14.02.1993, S., Волгоградская обл., Еланский р-н, р. Терса, Романов; № 42 31.01.1997, S., Саратовская обл., г. Саратов, Романов; № 245 13.07. 2006, S., Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Каменка, Филипечев; № 246 14.05.2008, M., Саратовская обл., Воскресенский р-н, шоссе, Захаров. Измерялись краниометрические признаки: кондиллобазальная длина, скуловая ширина и высота черепа. Экстерьерные промеры были сделаны по тушкам 4 экз., добытых в 1978, 1982 гг. на островах верхней зоны Волгоградского водохранилища в Энгельском районе и в 1994, 1997 гг. в окрестностях с. Вязовка Татищевского района Саратовской области.



**Рис. 1.** Размещение точек сбора материала и средняя многолетняя (1992 – 2008 гг.) плотность каменной куницы *Martes foina* (Erxleben, 1777) на севере Нижнего Поволжья: 1 – оригинальные данные отсутствуют; 2 – 1 – 2 особи/100 км<sup>2</sup>; 3 – 3 – 5 особей/100 км<sup>2</sup>; 4 – 4 – 6 – 8 особей/100 км<sup>2</sup>; 5 – 5 – 8 – 10 особей/100 км<sup>2</sup>

При изучении пространственной структуры популяций каменной куницы применялись маршрутные учеты по следам на снегу (Новиков, 1953; Туманов,

Смелов, 1980; Корьгин, Соломин, 1995; Сидорович, 1997); всего пройдено около 1624 км. Учетные данные (1996 – 2007 гг.) были использованы для расчета среднегодовой плотности куницы в разных местообитаниях (Новиков, 1953); в некоторых из них она оценивалась по результатам картирования индивидуальных участков. Проводились также наблюдения за маркировкой границ охотничьих участков куниц (всего 47). Состав кормов хищника изучался путем круглогодичного сбора экскрементов (754 экз.) и остатков пищи зверька (87 экз.) (Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, 1997). Для исключения неправильного определения видовой принадлежности найденных образцов применялась предварительная сортировка данных: анализировались только те образцы, которые были найдены на следовых тропах, ранее выявленных охотничьих участках или непосредственно у убежищ каменной куницы. Данные по временной активности хищника были получены в 2000 – 2008 гг. Использовались как прямые наблюдения возле убежищ, на охотничьих тропах куниц и их водопоях, так и косвенные данные – следы на снегу или песчаных дорогах. Для точного фиксирования времени активности применялись специальные «следовые площадки» (Новиков, 1953). Общее время наблюдений за суточной активностью каменной куницы составило около 780 ч.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Морфология каменной куницы.* На территории севера Нижнего Поволжья зверьки саратовской популяции имеют светло-коричневую или буроватую окраску; конечности и хвост темно-бурые; цвет горлового пятна чисто белый. Размеры по сравнению с животными других подвидов средние: по промерам четырех взрослых особей длина тела составляет от 49.5 до 52.5 см, длина хвоста – 27.0 – 30.5 см. Средняя кондилобазальная длина черепа составляет  $79.3 \pm 0.98$  мм с размахом 75.3 – 82.3 мм; ширина скул –  $50.0 \pm 1.02$  мм и 47.4 – 56.3 мм; высота черепа –  $30.9 \pm 0.93$  мм и 29.3 – 33.7 мм. Промеры черепов куниц из саратовской популяции укладываются в пределы географической и половой изменчивости особей других подвидов. Этот факт подтверждает ранее установленную закономерность, заключающуюся в том, что для вида в целом характерна незначительная региональная вариабельность, которая нередко оказывается менее заметной, чем индивидуальная (Громов и др., 1963; Гептнер и др., 1967).

*Размещение и плотность каменной куницы на севере Нижнего Поволжья.* В настоящее время, по данным авторов, каменная куница распространена в исследованном регионе повсеместно; плотность везде низка и не превышает 8 – 10 зверьков на  $100 \text{ км}^2$  в самых благоприятных местообитаниях (см. рис. 1). Наиболее точно обилие хищника было установлено на правом берегу Волги, наименее достоверные данные о плотности вида получены с севера Саратовской области и из волгоградского Заволжья. Была выявлена значительная многолетняя и сезонная изменчивость плотности в различных местообитаниях. Это заставляет отнести к представленным на рис. 1 данным не как к неизменным абсолютным величинам, а, скорее, как к относительной оценке обилия куницы в разных регионах Нижнего Поволжья.

Заметные отличия природных условий в заволжских и западных частях Саратовской и Волгоградской областей обуславливают как особенности размещения

хищника в этих регионах, так и различный уровень плотности животного. Вместе с тем в распространении каменной куницы прослеживаются и общие закономерности. Прежде всего, на размещение хищника большое влияние оказывают пространственная структура речных бассейнов (взаимное расположение долин рек, надпойменных террас и водоразделов с сопутствующей растительностью), хозяйственное использование территории (размещение и площадь агроценозов, наличие полей защитных лесополос), плотность населенных пунктов.

В саратовском Заволжье постоянные участки обитания каменной куницы связаны с прибрежной древесной растительностью в долинах рек Еруслана, Малого и Большого Караманов, Малого и Большого Узеней, Чалыклы, Большого Иргиза, Камелика, Сестры, Чагры; массивом Дьяковского леса, который произрастает на песчаных отложениях дельты Палеоеруслана; лесопосадками по левобережным надпойменным террасам Волги. На водораздельных поверхностях каменная куница обитает в государственной лесной полосе, пересекающей саратовское Заволжье с севера на юг между бассейнами рек Еруслан – Малый Узень, Большой Иргиз – Большой Узень, Большой Иргиз – Малый Иргиз; в лесах колкового типа на склонах возвышенностей Синие Горы, по закустаренным оврагам Каменного Сырта в междуречье Большого и Малого Иргизов. С левого берега Волги хищник проникает на острова Волгоградского водохранилища: участки куницы охватывают Черebaевский, Квасниковский, Красноярский и Караманский участки поймы. Зверек встречается в древесных насаждениях у городов Энгельса, Красного Кута, Маркса, Балакова, Пугачева, Ершова, Новоузенска; пгт. Ивanteeвки, Ровного, Степного, Озинок, Александрова Гая. Незаселенными каменной куницей остаются около 92% территории саратовского Заволжья, которую занимают агроценозы.

Еще заметнее отмеченные закономерности пространственного размещения хищника проявляются в волгоградском Заволжье. Участки каменной куницы тянутся узкими лентами вдоль рек Еруслана и Торгуна, по лесопосадкам надпойменных террас Волги. В Эльтонской котловине хищник редок по оврагам и закустаренным берегам рек Хара и Ланцуг, впадающих в озеро. В окрестностях оз. Булухта куница тяготеет к местам бывших поселений человека с сохранившейся древесно-кустарниковой растительностью. В последние десятилетия зверек все чаще делает убежища по высоким обваловкам оросительных каналов, что связано с их постепенным зарастанием деревьями и кустарниками. Зимой 1995 г. хищник был встречен в г. Палласовка, есть сведения об обитании его в хуторе Прудентов. По устному сообщению одного из охотников, в 2003 г. каменная куница была завезена по железной дороге вместе с грузом леса в пос. Эльтон. Сведения об обитании животного в разные годы в населенных пунктах Палласовка, Эльтон, Джаныбек приведены в монографии Г.В. Линдемана с соавторами (2005).

В саратовском и волгоградском Заволжье в последние десятилетия проявляются некоторые своеобразные особенности в размещении каменной куницы. Большинство лесополос, посаженных в середине прошлого века, в настоящее время сильно разрослись и деревья в них достигли большой высоты. Это привело к заметному увеличению плотности гнездовых колоний грачей. Каменная куница поселяется в пустующих грачиных или сорочьих гнездах, что обеспечивает ей

обильный корм в период, когда у грачей происходит насиживание кладок, а затем выкармливание птенцов. В начале осени лесопосадки становятся единственным убежищем, где ночуют пролетные птицы, нередко крупными стаями. Это вяхири, горлицы, дрозды, зяблики, щеглы, овсянки – виды, на которые куница успешно охотится в ночное время, когда птицы не успевают быстро взлететь с присады. Поздней осенью и зимой из посадок хищники откочевывают к населенным пунктам.

Западная часть Саратовской и северо-западные районы Волгоградской областей включают Окско-Донскую равнину и южную часть Приволжской возвышенности. В ее пределах каменная куница распространена по окраинам байрачных лесов, занимающих восточные и юго-восточные склоны Волго-Донского водораздела. Она встречается в овражных ландшафтах правого берега Волги, по склонам Приволжских венцов. Живет в небольших лесах по долинам рек в западной части Приволжской возвышенности: Широкого Карамыша, Латрыка, Идолги, Малого и Большого Колышлея; в Волжском бассейне обычна в долинах рек Чардыма, Курдюма, Карабулака, Казанлы, Алая, Терешки, Терсы. Постоянное обитание хищника отмечено в лесополосах по водоразделам различных порядков. С правого берега Волги куница проникает на острова Волгоградского водохранилища в районе сел Чардым, Елшанка и Усовка (Сигарев и др., 1986; Беляченко и др., 1996). В последнее время хищник интенсивно расселяется по дачным и садовым кооперативам в окрестностях Саратова, Вольска, Красноармейска. К югу, в Волгоградской области, хищник обитает по оврагам правого берега Волги, Волго-Донскому водоразделу и долине реки Иловли. Распространена в пригородах и на территории Саратова, встречается в городах Красноармейске, Вольске, Хвалынске, Базарном Карабулаке; в Волгоградской области, в пределах района исследования, – в городах Камышине, Петровом Вале, Михайловке.

На Окско-Донской равнине наибольшая численность каменной куницы отмечена в долинах рек донского бассейна – Медведицы и Хопра, а также их притоках. По р. Медведице каменная куница распространена от д. Старые Бурасы недалеко от ее истока до впадения в Дон; на р. Хопре обычна от северных границ Саратовской области до его устья. Заселяет, как правило, надпойменные террасы, но встречается и по окраинам пойменных лесов; на р. Медведице – по Медведицким Ярам и в Арчединских песках, на р. Хопре – по лесам Хоперско-Карайского водораздела. Обитает во многих населенных пунктах по берегам этих рек, включая города (Петровск, Аткарск, Лысье Горы, Ртищево, Балашов), но численность значительно меняется по годам и сезонам.

*Стациональное размещение каменной куницы.* Хищник занимает самые разнообразные местообитания. В Заволжье в пределах Дьяковского леса каменная куница обитает в колках дубового и березового леса, встречается в старых, заброшенных садах по окраинам сел Дьяковка и Усатово. В 1994 – 1996 гг. куница охотилась на территории нежилой деревни Шмыглино, где охотничий участок охватывал фундаменты нескольких разрушенных домов, приусадебные одичавшие сады и ивовые кустарники по берегу р. Еруслана. На большей части саратовского Заволжья куница обитает в лесополосах, ее численность повышается в самой крупной гослесополосе (Чапаевск – Николаевск), заложенной в конце 1950-х гг.

Здесь размещение хищника неравномерное: на юге области (Краснокутский район) гослесополосу заселяет каменная куница (плотность около 2.4 особи/10 км<sup>2</sup>), затем, примерно на широте г. Ершова, хищник исчезает. Видимо, это связано с тем, что лесополоса изреживается, а возраст деревьев уменьшается. Далее к северу, у р. Б. Иргиз, в гослесополосе обитает лесная куница, а каменной нет. На границе с Самарской областью, по Каменному Сырту, в лесополосе обитает лесная куница, каменная же занимает небольшие дубовые или осиновые колки по крупным оврагам, лишь изредка охотясь в лесополосе. Такая закономерность сохраняется и в долине р. Чагра Самарской области: в небольших лесах по оврагам, пересекающих долину, встречается как лесная, так и каменная куница; соотношение видов составляет примерно 3:1. По левому берегу Волги в лесополосах (Ровенский район) обитает каменная куница, однако ее распределение очень неравномерное: охотничьи участки, занимающие от нескольких сот метров до 3.5 км лесополосы, чередуются с незаселенными отрезками, достигающими иногда десятков километров.

В западных частях Саратовской и Волгоградской областей каменная куница в ландшафтах, где она обитает, сосуществует с близким видом – лесной куницей. В долинах рек лесная куница предпочитает держаться в пойменных осокорниках и дубравах, а каменная обитает по надпойменным террасам, где ее участки расположены среди колков берез и дубов по понижениям мезорельефа, в посадках сосны и лиственницы, по окраинам населенных пунктов. Нередко каменная куница длительное время охотится на обширных открытых пространствах суходольных лугов, встречается на залежах. По водоразделам предпочитает держаться в многоярусных зрелых лесополосах. На юго-восточных склонах Волго-Донского водораздела сплошных массивов густого леса избегает, обитает в залесенных балках, нередко выходя по ним в агроценозы. В правобережных оврагах Приволжских венцов, обнажающих твердые меловые отложения или палеогеновые песчаники, она легко находит круглогодичные убежища, а охотиться выходит на степные участки, окраины овражно-балочных лесов, лесопосадки или берег Волги у самой кромки воды.

На островах верхней зоны Волгоградского водохранилища каменная куница обитает по разреженным дубравам, в кустарниках на суходольных лугах; зимой часто добывает ночующих птиц в зарослях рогоза и тростника. Держится у турбаз и лодочных стоянок; здесь хищник становится очень скрытным, а его активность связана только с ночным периодом – так куница спасается от сторожевых собак.

Отдельно остановимся на описании стаций каменной куницы в населенных пунктах. В крупных городах куница населяет пригородные лесные массивы: лесопарк «Кумысная поляна» у Саратова и «Лесной поселок» у г. Энгельса (Захаров, Филиппечев, 2006 а). Убежища устраивает в разрушенных строениях человека – старых дачах, нежилых летних домиках пионерских лагерей, сараях; в Саратове куница обитает в урочище «Корольков сад». Непосредственно в черте этих городов куница постоянно держится в древесных насаждениях вдоль железнодорожных путей, дачных массивах, гаражах, по берегам городских водоемов в зарослях рогоза, тростника или кустов ивы. Так, в Саратове каменная куница обитает в Токмаковском овраге у очистных прудов, в г. Энгельсе – по берегам старичных притеррасных водоемов среди одноэтажной застройки. Заселяет центральные рай-



оны Саратова: неоднократно хищника наблюдали у университетской библиотеки, во дворах по ул. Московской, у здания аэровокзала, на территории 3-й городской клинической больницы, на старом городском кладбище. В г. Михайловка Волгоградской области куница держится по берегу р. Медведица, куда выходят массивы малоэтажной частной застройки с садами и огородами. В г. Камышине зверек обычен по берегу Волги, встречается в многочисленных оврагах, пересекающих городские кварталы и выходящих к Волге, в устье р. Камышанки. В крупных селах каменная куница может поселиться в полуразрушенных церквях (с. Урусово Ртищевского района, с. Урицкое Лысогорского района и с. Лебедевка Краснокутского района Саратовской области), пустующих фермах, среди сломанной сельхозтехники на мехдворах.

*Участок обитания, маркировка территории, суточная и сезонная активность.* В пределах участка каменной куницы выделяют сезонную территорию, на которой зверь держится в тот или иной период года, и суточную территорию, которую хищник обходит в течении суток. На индивидуальном участке располагаются от 5 до 23 различных убежищ. Размер ядра участка и кормовой зоны варьирует в незначительных пределах: средняя площадь в районе исследования – 32 га. Это соответствует территориям, окружающим убежища в период размножения, и регулярно посещаемым кормовым угодьям; непостоянные буферные зоны сюда не входят. С учетом сезонных переходов в отдельных местообитаниях площадь участка может возрасти до 120 – 150 га. Границы участков часто совпадают с естественными границами фитоценозов, геоморфологических структур или населенных пунктов: балками, крупными оврагами, участками лесополос или леса, районами застройки или лесопарковой зоной в городах.

Обычно каменная куница залегает на дневку в дуплах деревьев, кучах валежника, расщелинах и иных естественных пустотах. В урбанизированном ландшафте часто использует в качестве укрытий чердаки домов, ниши под фундаментами зданий, лестницами, а также любые подходящие, открытые для постоянного доступа полости (неработающие сточные трубы, пространства под бетонными плитами, поленницы и т.п.) (Захаров, Филипьев, 2006 б). Отмечено несколько фактов обитания хищника в зимнее время в подземных бетонных траншеях теплотрасс, куда он проникает через незакрытые отверстия возле труб. Одно и то же убежище куница может использовать в течение нескольких лет; так, на чердаке одного из зданий в г. Ртищево (Саратовская область) куница периодически наблюдалась в 1999 – 2003 гг., а на чердаке девятиэтажного дома в г. Саратове – с 2003 по 2006 гг. Как правило, в убежищах не используется никакой подстилки, но часто находятся различные пищевые остатки: перья, куски шкур добычи, мех.

В большинстве местообитаний индивидуальный участок используется равномерно; в любое время года хищник посещает все его границы не реже, чем раз в 10 – 12 дней. Как и у лесной куницы, у изучаемого вида преобладают мочевые метки, а также совместные метки экскрементами и мочой. Все метки располагаются невысоко от поверхности земли. Границы участка фиксируются на местности, как правило, постоянно обновляемыми метками на одних и тех же предметах окружающей обстановки; значительно реже границы кормовой зоны помечаются времен-

ными, не обновляемыми метками (Филиппчев, 2006, 2007). В качестве объектов метчения в естественном ландшафте чаще всего используются камни, пни, стволы упавших деревьев, а также предметы искусственного происхождения. На территории населенных пунктов метки располагаются непосредственно на дорогах, кучах мусора, отдельных крупных объектах (автомобильных шинах, кусках металла, кирпичах). Нередко метки обнаруживались недалеко от убежищ животного у чердаков, подвалов, канализационных труб.

У каменной куницы в основном наблюдается сумеречная активность, с утренним и вечерним пиками (рис. 2). В отличие от лесной, каменная куница заметно чаще появляется вне убежищ днем, особенно весной, во время гона, и осенью, в период расселения молодых. Если у лесной куницы в осенний и зимний периоды в

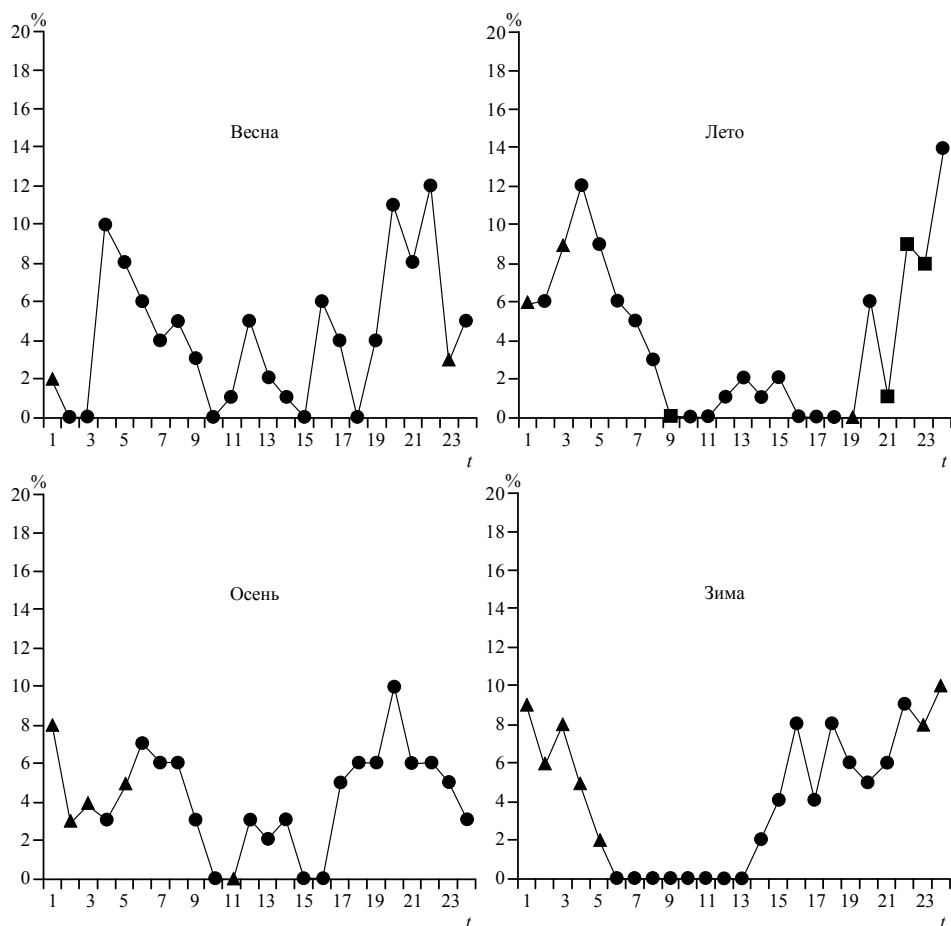


Рис. 2. Суточная активность каменной куницы *Martes foinea* (Erxleben, 1777) в разные сезоны года. Число наблюдений ▲ – до 50, ● – от 50 до 100, ■ – свыше

дневные часы активны в основном молодые зверьки, то у каменной куницы с равным успехом охотятся и молодые, и взрослые животные. Они предпочитают пасмурную погоду, покидают дневку после небольшого дождя или снегопада, иногда активны и в полдень. Четкий период дневного отдыха выражен у хищника только летом и зимой. Весной – летом 2004 г. на территории Заводского района Саратова куница с чердака высотного дома отправлялась на охоту в сумерки в 21 – 22 ч, а возвращалась ранним утром в 4.30 – 5 ч; в дневное время своего убежища не покидала.

*Особенности питания.* Способы добычи кормов, а также стратегия охоты у каменной куницы в исследованном регионе не отличаются от таковых в других частях ареала. Хищник во время охоты в основном передвигается по земле, как правило, в открытых биотопах (в зимнее время чащи леса вообще избегает, так как из-за слабого развития опушения на лапах проваливается в снег). Именно такие особенности куницы определяют соотношение кормов в ее рационе (таблица). Основу питания составляют мелкие млекопитающие: мышевидные грызуны и насекомоядные. Среди первых преобладают массовые виды региона – малая лесная и желтогорлая мыши, рыжая полевка, среди вторых – бурозубка обыкновенная. К другим млекопитающим в питании куницы относятся обыкновенная белка, кутора (на севере Саратовской области) и домашняя кошка (в населенных пунктах). Велико также значение насекомых и птиц, доля которых заметно увеличивается в бесснежный период года.

Питание каменной куницы *Martes foina* (Erxleben, 1777) в различных местообитаниях на севере Нижнего Поволжья, %

Группы кормов	Леса по склонам Волго-Донского водораздела (n = 220)	Овражно-балочная сеть (n = 172)	Надпойменные террасы рек Медведицы и Хопра (n = 243)	Антропогенный ландшафт (n = 206)
Мышевидные грызуны	17.3	18.9	18.3	19.3
Насекомоядные	5.6	4.9	5.5	2.5
Другие млекопитающие	2.0	2.3	2.2	2.8
Падаль	6.5	7.2	6.5	2.1
Птицы околотовные	1.1	0.4	0.4	0.0
Птицы наземногнездящиеся	5.3	5.9	7.0	9.4
Птицы-кронники	4.0	5.6	4.6	6.8
Птицы-дуплогнездящие	2.7	5.0	3.0	5.0
Яйца птиц	7.1	8.8	8.2	8.7
Домашняя птица	3.1	1.4	1.0	9.4
Ящерицы	0.8	0.8	0.8	0.0
Лягушки	4.2	2.0	2.2	0.0
Насекомые наземные	11.5	11.4	12.7	1.0
Насекомые древесные	6.0	7.0	6.6	4.4
Орехи	10.7	0.0	0.0	0.0
Ягоды	6.8	0.0	15.0	9.8
Плоды	5.0	11.3	5.7	13.2
Семена	0.0	7.0	0.0	0.0
Случайные включения	0.3	0.1	0.3	5.6

В весеннее время к традиционным кормам нередко добавляется падаль: в селитебных ландшафтах хищник часто кормится на свалках, собирая различные пи-

щевые отходы. Если по соседству с основным участком обитания находится водоем, куница может ловить амфибий, идущих на нерест. В летний период в ее рационе преобладают наземногнездящиеся птицы (лесной конёк, лесной жаворонок, обыкновенная овсянка); среди млекопитающих в процентном отношении доминируют мышевидные. Куница ловит крупных жуков (жук-олень, бронзовка, жужелицы), а на степных участках также некоторых саранчовых. В урожайные годы она в большом количестве поедает незрелые плоды лещины вместе с личинками долгоносиков; собирает падалицу плодов или ягоды (полевую клубнику, ежевику). Во второй половине лета и осенью в питании увеличивается доля ящериц и молодых птиц. Так, в городах ловит птенцов больших синиц, сизых голубей, искусно разоряет гнезда воробьев, доставая их из различных ниш. Куницы, постоянно обитающие на чердаках, часто подолгу их не покидают как раз из-за доступности голубей, которых хищники легко добывают ночью. В осеннее-зимний период каменная куница часто посещает дачные участки и разнообразит рацион виноградом, сливами, которые практически не встречаются в питании родственного вида – лесной куницы. В пригородных лесах она кормится в местах пикников лыжников, на территориях санаториев, домов отдыха и турбаз. В поймах рек и лесополосах куница в зимнее время питается в основном мелкими млекопитающими, плодами и ягодами.

Таким образом, на территории севера Нижнего Поволжья каменная куница распространена до границ с западным Казахстаном. Размещение хищника тесно связано со структурой гидрологической сети, лесополосами агроценозов и населенными пунктами. В суточной активности характерны вечерний и утренний пики. В питании куницы преобладают мышевидные грызуны, велика доля наземногнездящихся птиц, насекомых, ягод и плодов. Состав кормов определяется соотношением доступных ресурсов в конкретном местообитании. Каменная куница является в регионе редким видом, нуждающимся в мониторинге его состояния в природной среде (Беляченко, Завьялов, 2006).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Беляченко А.В., Пискунов В.В., Сонин К.А.* Редкие виды млекопитающих поймы Волгоградского водохранилища // Фауна Саратовской области. Проблемы сохранения редких и исчезающих видов. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1996. Т. 1, вып. 1. С. 63 – 77.

*Беляченко А.В., Завьялов Е.В.* Аннотированный перечень таксонов и популяций животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде. Класс Млекопитающие – Mammalia // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники, Растения. Животные. Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. С. 521.

*Бородин О.В.* Новая находка каменной куницы в Среднем Поволжье // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Изд-во Ульянов. гос. техн. ун-та, 2001. Вып. 2. С. 168 – 169.

*Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чирков А.Ф., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 2, ч. 1. Морские коровы и хищные. М.: Высш. шк., 1967. С. 585 – 604.

*Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К.* Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Ч. 2. С. 836.

*Данилов П.И., Туманов И.Л.* Куныи Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 256 с.

Захаров К.С., Филиппов А.О. Особенности экологии каменной куницы (*Martes foina* Erxl. 1777) на территории ЛПХ «Кумысная поляна» в окрестностях г. Саратова // Исследования молодых учёных и студентов в биологии: Сб. науч. тр. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006 а. Вып. 4. С. 21 – 24.

Захаров К.С., Филиппов А.О. Особенности пространственной структуры индивидуального участка каменной куницы (*Martes foina* Erxleben, 1777) на территории г. Саратова // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006 б. Вып. 9. С. 77 – 81.

Ильин В.Ю., Ермаков О.А., Лукьянов С.Б. Новые данные по распространению млекопитающих в Поволжье и Волго-Уральском междуречье // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1996. Т. 101, вып. 2. С. 30 – 37.

Красная книга Ульяновской области (грибы, животные): В 2 т. Ульяновск: Изд-во Ульянов. гос. ун-та, 2004. Т. 1. 172 с.

Корытин С.А., Соломин И.Н. Суточная активность и учеты зверей // Охотоведение и природопользование: Тез. докл. науч.-произв. конф. / НИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова. Киров, 1995. С. 49 – 51.

Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. Динамика населения позвоночных животных заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. С. 17.

Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 499 с.

Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России: Справочник-определитель. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. С. 97.

Рябов Л.С., Соколов М.С. Каменная куница и выдра в Воронежской области // Охота и охотничье хозяйство. 1988. № 11. С. 18 – 21.

Сигарев В.А., Агафонова Т.К., Иванченко Г.А. Влияние гидрологического режима на формирование териофауны и состояние эпидемиологической обстановки в пойменных биотопах верхней зоны Волгоградского водохранилища // Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. С. 69 – 75.

Сидорович В.Е. Куньи в Беларуси. Эволюция, биология, демография и биоценологическая связи. Минск: Ураджай, 1997. 263 с.

Туманов И.Л., Смелов В.А. Кормовые связи куньих на северо-западе РСФСР // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 10. С. 1536 – 1544.

Филиппов А.О. Эколого-фаунистическая характеристика хищных млекопитающих семейства Куньи (Carnivora, Mustelidae) севера Нижнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2006. 24 с.

Филиппов А.О. Особенности маркировки индивидуального участка хищниками семейства Куньи на территории Нижнего Поволжья // Сб. тез. IV Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 221 – 222.

Abramov A.V., Kruskop S.V., Lissovsky A.A. Distribution of the stone marten *Martes foina* (Carnivora, Mustelidae) in the European part of Russia // Rus. J. of Theriology. 2006. Vol. 5, № 1. P. 35 – 39.

УДК 574.587.(282.471.45)

## РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННОЙ р. ХАРА (ПРИЭЛЬТОНЬЕ)

Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк, Л.А. Выхристюк, В.К. Шитиков

*Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: tdz@mail333.com*

Поступила в редакцию 19.02.09 г.

**Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной р. Хара (Приэльтоне).** – Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. – Впервые проведенные исследования высокоминерализованной р. Хара (апрель, август 2006, 2007 гг.) позволили изучить таксономический состав макрозообентоса, включающий 35 видов и таксонов рангом выше вида. Получены данные пространственной динамики видового состава и количественного развития сообществ макрозообентоса. Определена зависимость структуры донных сообществ от показателей трофического статуса реки, биотопического разнообразия, изменения гидрохимических характеристик. Выделены факторы среды (общая минерализация, ионный состав, pH, концентрация кислорода, температура воды, зарастаемость), влияющие на структурные изменения макрозообентоценозов. Показано, что разнообразие, численность и биомасса галотолерантных сообществ макрозообентоса возрастают при увеличении минерализации от 6.9 до 14 мг/л. Зарегистрирован новый для науки галофильный вид хирономид подсемейства Chironominae – *Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko.

*Ключевые слова:* соленые реки, минерализация, биоразнообразие, макрозообентос, структура донных сообществ.

**Diversity and structure of macrozoobenthos communities in the highly mineralized Hara river (near Elton Lake).** – Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Vykhristyuk L.A., and Shitikov V.K. – Our pioneer survey of the highly mineralized Hara river (April and August of 2006 and 2007) has allowed studying the taxonomic structure of its macrozoobenthos, including 35 species and taxa. Data on the spatial dynamics of the specific structure and quantitative development of macroinvertebrate communities were obtained. The benthos community structure is determined by indicators of the river trophic status, biotope diversity, changes in hydrochemical characteristics. Environmental factors (water mineralization, ionic structure, pH, oxygen concentration, water temperature, overgrowth of macrophytaes) influencing the structural changes in macrozoobenthos were revealed. It is shown that the diversity, number, and biomass of halotolerant macrozoobenthos increase with salinity from 6.9 to 14 mg/L. A new halophilic chironomid species of the subfamily Chironominae (*Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko) was revealed.

*Key words:* saline river, water mineralization, biodiversity, macrozoobenthos, macroinvertebrate community structure.

### ВВЕДЕНИЕ

Водоемы с естественным высоким уровнем минерализации географически широко распространены, особенно в аридных зонах мира, и являются объектом многочисленных исследований, связанных с различными аспектами экологических изменений под влиянием внешних воздействий (Первольф, 1953; Балушкина, Пет-

рова, 1989; Балушкина и др., 2007; Laprise, Dodson, 1993; Williams D., Williams N., 1998; Williams, 2002). Вместе с тем практически не изученными остаются соленые реки, несмотря на то, что мезо- и гипергалинные речные системы представляют значительный интерес в плане развития в них галотолерантных и галофильных видов, обычно редких, имеющих ограниченное распространение или относящихся к эндемичным формам (Williams, 1987; Moreno et al., 1997).

Одним из наиболее уникальных и ценных природно-территориальных комплексов региона бассейна Нижней Волги является Приэльтонье. Интерес к изучению экологии планктонных и донных сообществ водоемов этого региона возник в начале XX в., когда в 1914 – 1925 гг. были проведены исследования рек в окрестностях оз. Эльтон, включая устье р. Хара, в которых принимали участие А.Л. Бенинг и Н.Б. Медведева (1926), а также А.Н. Крашенинников, В.В. Фофонов и др. Ф. Ленц (Германия), собиравший хирономид. О реке Хара (Заха), которая считалась главным поставщиком соли в оз. Эльтон, авторы приводят краткие сведения, почерпнутые у П. Палласа (Pallas), и несколько более подробные – у Е. Гобеля (Goebel). Фаунистические находки включали 86 видов, в основном представителей фито- и зоопланктона с единичными находками донных организмов (Бенинг, Медведева, 1926). Авторы выделили виды, относящиеся к галоксенам, галофилам и галобиям. Были найдены (июнь, сентябрь 1925 г.) из бокоплавов *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) в прибрежных зарослях Enteromorpha, личинки *Corixa* sp., представители семейства Stratiomyidae. Ракообразные *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) как представитель «галобиев», были отмечены в устье р. Хара. Личинок хирономид ранее до вида не определяли. Указывается на наличие представителей родов *Orthocladius* и *Tendipes*, определенных профессором А. Тинеманном в 1912 г. и «недостаточно подробное определение этих в общем крайне интересных в жизни соленых водоемов форм» (Бенинг, Медведева, 1926; с. 34).

Особую важность приобретают фаунистические и биоценотические исследования водотоков аридной зоны Приэльтонья, объединенных в широкий спектр экосистем – водно-болотные угодья (ВБУ), «в которых вода является основным фактором, определяющим экологические характеристики территории, и, в первую очередь, условия жизни растений и животных» (Водно-болотные..., 2005, с. 3). Актуальность исследований ВБУ связана с проведением экологически неадаптивной хозяйственной деятельности в регионе, связанной с нерациональным природопользованием, что привело к ухудшению состояния рек и самого озера Эльтон, изменению биотических комплексов, снижению видового разнообразия и численности наиболее уязвимых видов растений и животных.

При исследовании рек, впадающих в гипергалинные озера, особое внимание уделяется структурирующему влиянию абиотических факторов, действующих дискретно и создающих определенный временной, пространственный и сезонный градиент воздействия. Величина этого градиента определяет характер функционального отклика экосистемы и скорость изменения ее биологического разнообразия (Wetzel, 2001). Считается, что в небольшом диапазоне изменений уровня минерализации рек более существенное влияние на макробеспозвоночных оказывают скорость потока, содержание биогенных веществ, степень зарастаемости участков

макрофитами и другие биотопические различия (Williams, 1998, 2001). Анализ литературных данных свидетельствует о том, что долгосрочное антропогенное воздействие, связанное с возрастанием солености (или ее уменьшением) в реках может привести к существенным биологическим изменениям, связанным с выпадением галофильных видов и снижением биоразнообразия на региональных и глобальных уровнях. Это наблюдалось при исследовании соленых рек США, Канады, Испании, Австралии и других регионов (Short et al., 1991; Boulton et al., 1999; Abellán et al., 2005; Sánchez-Fernández et al., 2005).

Цель работы – изучение таксономического состава, структуры и распределения сообществ макрозообентоса солоноватой р. Хара в природных условиях воздействия градиента внешних факторов. В качестве основной гипотезы проверяется решающая роль минерализации в изменении биоразнообразия и структуры донных сообществ.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

*Физико-географическая характеристика.* Гидрографическая сеть территории Приэльтонья слабо развита и представлена малыми реками, относящимися к водосборному бассейну оз. Эльтон, солеными озерами, лиманами, временными водотоками и родниками. Расположена на юго-востоке Европейской территории России, в пределах северной части Прикаспийской низменности (Водно-болотные..., 2005). Наиболее крупным водотоком является р. Хара. Протяженность реки вместе с притоками 59,5 км, площадь долины 18,3 км<sup>2</sup>, площадь водосбора 177,0 км<sup>2</sup>. Морфометрические и гидролого-географические показатели реки представлены в табл. 1.

**Таблица 1**

Некоторые гидролого-географические характеристики р. Хара в местах отбора проб

Показатели	Станции наблюдений						
	1	2	3	4	5	6	7
Координаты	49°20' N 46°29' E	49°20' N 46°30' E	49°20' N 46°31' E	49°18' N 46°34' E	49°17' N 46°35' E	49°14' N 46°39' E	49°12' N 46°40' E
Ширина, м	1,5–2,0	15	70	50	80	20	50
Глубина, см	10	80	50	10	30	25	20
Прозрачность, см	10	80	50	10	10	25	20
Т°С (август)	22,0	21,9	24,0	26,0	22,5	21,5	22,8
Тип грунта	П, ЧИ, РО	П, Г, РО	СИ, Г, П, РО	ЧИ	Г, РО	П, Г	ЧИ
Зарастаемость, %	80	50–70	50	40	20–30	50–80	0

*Примечание.* П – почва, ЧИ – черный ил, СИ – серый ил, Г – глина, П – песок, РО – растительные остатки.

Река Хара – равнинный водоток с медленным течением, согласно Венецианской системы (Романенко, 2004) относится к солоноватым (минерализация < 30‰), мезогалинным (< 18‰) водотокам аридной зоны. Ее гидрология, наряду с другими факторами (климат, рельеф и др.), в значительной мере определяется геологическим строением водосборного бассейна с преобладанием соленосных и карбонат-



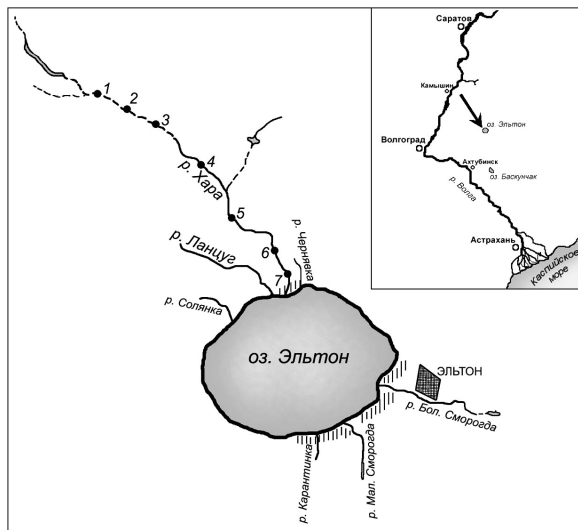
## РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА

ных отложений. В нижнем течении реки бьют родники с железистыми горько-солеными водами (минерализация до 14 г/л).

Основное питание реки происходит за счет поступления химических веществ с подземными водами и атмосферными осадками. На естественный гидрохимический фон водотока накладывается антропогенное воздействие (загрязнение отходами, зарегулирование стока, рекреационная деятельность). Приустьевая часть является местом концентрации гнездящихся, пролетных водоплавающих и околоводных птиц. Эта зона испытывает сезонные и кратковременные изменения, обусловленные в значительной степени стонно-нагонными явлениями. Соленость воды в пределах зоны смешения «река – озеро» возрастает. Кроме того, в низовьях реки под слоем соли залегает черная органико-минеральная грязь с характерным запахом сероводорода, обладающая уникальными бальнеологическими свойствами (Водно-болотные..., 2005).

Исследование р. Хара от истока до устья проводилось в августе 2006, 2007 гг. и в апреле 2007 г. Образцы макрозообентоса собирали на семи станциях (рис. 1, табл. 1), расположенных в рипали и медиали реки. Всего отобрано 17 качественных и количественных образцов

образов грунта. Количественные сборы бентоса осуществляли штанговым дночерпателем 1/400 м<sup>2</sup> (0.0025 м<sup>2</sup>), по 8 повторностей проб на каждой станции в медиали реки и гидробиологическим скребком (длина ножа 20 см, протягивание скребка 1 м) на прибрежных заросших мелководьях и вдоль уреза воды. Грунт промывали через сито (капроновый газ № 21) с размером ячеек 300 – 310 мкм. Образцы бентоса фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку собранного материала проводили по общепринятым методикам (Методика..., 1975). Для анализа полученных данных и характеристики сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (экз. / м<sup>2</sup>), биомасса (г / м<sup>2</sup>) гидробионтов, относительные величины численности и биомассы, встречаемость видов и групп (%), число видов, индекс видового разнообразия Шеннона (Shannon, Weaver, 1949), индекс доминирования (Палий, 1961; Kowpaski, 1971), рассчитанный по численности и биомассе видов в сообществе, индекс выровненности Пиелу, показатель разнообразия сообществ Симпсона (Одум, 1986;



**Рис. 1.** Карта-схема района исследований с указанием станций отбора проб на р. Хара

Методика..., 1975). Для анализа полученных данных и характеристики сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (экз. / м<sup>2</sup>), биомасса (г / м<sup>2</sup>) гидробионтов, относительные величины численности и биомассы, встречаемость видов и групп (%), число видов, индекс видового разнообразия Шеннона (Shannon, Weaver, 1949), индекс доминирования (Палий, 1961; Kowpaski, 1971), рассчитанный по численности и биомассе видов в сообществе, индекс выровненности Пиелу, показатель разнообразия сообществ Симпсона (Одум, 1986;

Шитиков и др., 2005). Пространственная гетерогенность донных сообществ оценивалась с учетом распределения организмов на различных биотопах участков реки.

Для определения видовой принадлежности массовых видов хирономид производили фиксацию имаго хирономид жидкостью Удеманса; для проведения карбиологического анализа личинок IV возраста фиксировали в жидкости Карнуа (Шилова, 1976; Определитель..., 2006). Идентификацию хирономид в лабораторных условиях проводили путем выведения имаго из личинок IV возраста при их содержании в воде естественного обитания (минерализация до 14 г/л).

Гидрохимические показатели (солевой состав, биогенные и органические вещества) и физико-химические параметры измерялись в августе в соответствии с общепринятыми методическими указаниями (Алекин и др., 1973). Аналитическая обработка образцов произведена аккредитованной гидрохимической лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды» г. Самара.

Для статистического анализа были использованы результаты обработки образцов бентоса в августе 2006, 2007 гг., включающие данные обилия 27-ми таксонов макрозообентоса из характерных биотопов: истока (ст. 1), среднего течения (ст. 5) и устьевых участков реки (ст. 6, 7). Все найденные виды были предварительно ранжированы на 4 класса в соответствии с ранее предложенной классификацией (Зинченко, 2002): 0 – отсутствие вида, 1 – низкая численность, 2 – средняя, 4 – высокое обилие. Абиотические факторы включали минерализацию воды (с учетом ионного состава), содержание  $O_2$ , температуру воды, pH, зарастаемость участков макрофитами. Оценка взаимосвязи между популяционной плотностью видов макрозообентоса и множеством гидрохимических факторов, а также других абиотических показателей проводилась на основе канонического корреспондентного анализа (Canonical Correspondence Analysis – CCA), предложенного С. Тер-Брааком (Ter Braak, 1986). Метод прямой ординации CCA позволяет одновременно расположить в многомерном пространстве станции наблюдения, векторы гидрохимических параметров и показатели обилия видов. С использованием регрессионного анализа проведена оценка связи структурных характеристик сообществ бентоса (число видов, численность) и степени минерализации воды. Расчеты выполняли по программам Canono 4.5 и Statistica 6.0 for Windows, а также с применением электронных таблиц Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

По соотношению главных ионов вода р. Хара по данным за август в верхнем и среднем течении относится к сульфатному классу натриево-калиевой группы, в приустьевой части меняется на хлоридный класс натриево-калиевой группы (табл. 2). От истока к устью минерализация воды возрастает до 14.02 г/л.

Газовый режим р. Хара благоприятен для гидробионтов. Насыщение воды кислородом составило 59 – 192% (табл. 3). Водородный показатель изменяется в диапазоне 6.99 – 9.24; преобладают значения pH, лежащие в области слабощелочных вод.

Таблица 2

Минерализация воды на разных участках р. Хара

Участок реки	Сумма ионов, г/дм <sup>3</sup>	Солевой состав воды, г/дм <sup>3</sup>						Класс воды
		Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na+K <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	
Верхнее течение	<u>6.99</u>	<u>0.16</u>	<u>0.18</u>	<u>1.95</u>	<u>1.78</u>	<u>2.32</u>	<u>0.3</u>	S <sub>Na+K</sub>
	11.46	0.30	0.37	3.20	3.91	3.22	0.60	
Среднее течение	13.10	0.48	0.15	3.28	2.49	2.94	0.32	S <sub>Na+K</sub>
Нижнее течение	<u>12.73</u>	<u>0.52</u>	<u>0.54</u>	<u>3.33</u>	<u>5.95</u>	<u>2.03</u>	<u>0.24</u>	Cl <sub>Na+K</sub>
	14.02	0.75	0.60	3.48	6.21	2.84	0.42	

*Примечание.* В числителе – минимальные показатели, в знаменателе – максимальные показатели.

Из биогенных элементов наиболее высокими концентрациями характеризуется аммонийный азот и фосфатный фосфор, величины которого достигают значительных, характерных для вод эвтрофного типа (более 0.200 мг/л). Возрастание нитритной (от 0.010 до 0.910 мг/л) и аммонийной форм азота (от 2.35 до 13.3 мг/л) в нижнем течении (ст. 7) обусловлено внутриводоемными процессами (фотосинтез, поступление из донных отложений в виде продуктов жизнедеятельности и распада отмерших организмов), привнесением биогенов поверхностным стоком с водосборной площади реки, течением и нагонными водными массами из оз. Эльтон. Содержание органического вещества (ХПК) составляет 15.0 – 18.0 мг/л.

Таблица 3

Физико-химические характеристики воды р. Хара (август 2006 – 2007 гг.)

Характеристика	Станции отбора проб						
	1	2	3	4	5	6	7
	Верхнее течение		Среднее течение			Нижнее течение	
pH	6.99	7.87	8.66	9.24	8.76	7.53	8.35
O <sub>2</sub> , мг/дм <sup>3</sup>	8.80	10.56	9.98	10.2	5.32	10.70	17.15
O <sub>2</sub> %	97	115	115	121	59	117	192
Электропроводность, мС/см	10.21	18.30	11.56	12.35	12.94	18.62	19.40

Концентрации загрязняющих веществ в воде находятся в пределах нормативных показателей, за исключением локальных превышений марганца и нефтепродуктов в устьевом участке.

*Таксономический состав макрозообентоса.* В составе макрозообентоса реки нами впервые зарегистрировано 36 видов и таксонов рангом выше вида. Наибольшим таксономическим богатством представлены личинки двукрылых – 22 таксона, среди которых хирономиды составляют 13 видов и форм (табл. 4). Из других групп отмечено 7 видов олигохет, по 3 таксона личинок жуков и клопов. Богатством фауны выделяется устьевой участок – 27 видов; в верхнем течении реки (включая исток) зарегистрировано 16 таксонов, в среднем течении (зарегулированный земляной плотинной слабо проточный участок реки) число видов не превышало 14. На отдельных станциях, в зависимости от биотопического разнообразия, зарегистрировано от одного до 22-х видов и таксонов рангом выше вида.

Таблица 4

Таксономический состав и распределение макрозообентоса на различных участках р. Хара (апрель, август 2006, 2007 гг.)

Код	Таксон	Участок реки						
		Верхнее течение (ст. 1 – 2)		Среднее течение (ст. 3 – 5)			Нижнее течение (ст. 6 – 7)	
		Станция						
		1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Oligochaeta							
OIEnh.a	<i>Enchytraeus albidus</i> Henle, 1837	–	–	+	–	–	–	–
OILim.h	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	–	–	+	–	+	+	–
OILim.p	<i>L. profundicola</i> (Verrill, 1871)	–	–	–	–	–	–	+
OILim.s	<i>L. sp.</i>	–	–	–	–	–	–	+
OINai.c	<i>Nais communis</i> Piguët, 1906	–	–	+	–	+	+	+
OI	<i>Oligochaeta</i> gen. sp.	–	+	–	–	–	+	+
OIPot.b	<i>Potamothrix bedoti</i> (Piguët, 1913)	–	–	–	–	–	–	+
	Insecta							
	Heteroptera							
He	<i>Heteroptera</i> gen. sp.	–	–	–	–	–	–	+
HeMic.s	<i>Micronecta</i> sp.	–	–	–	–	–	+	+
HeCal.g	<i>Callicorixa gebleri</i> (Fieber, 1848)	–	+	–	–	–	–	–
	Coleoptera							
CoBer.s	<i>Berosus (Enoplurus) spinosus</i> (Steven, 1878)	–	–	+	–	–	+	+
CoBer.p	<i>Berosus</i> sp.			+			+	+
Co	<i>Coleoptera</i> gen. sp.	+	+	–	–	–	–	–
CoHel.s	<i>Helochares</i> sp.	–	–	+	–	–	–	–
	Diptera							
Di	<i>Diptera</i> gen. sp.	–	–	–	–	–	–	+
	Ceratopogonidae							
CeCul.s	<i>Culicoides (Monoculicoides)</i> sp.	+	+	+	+	–	+	+
DI	Dolichopodidae	–	+	–	–	–	+	–
Eb	Ephydriidae							
EbSet.s	<i>Setacera</i> sp.	+	–	–	–	–	+	–
	Psychodidae							
PsUlm.s	<i>Ulomyia</i> sp.	–	+	–	–	–	–	–
	Sphaeroceridae							
SpThr.z	<i>Thoracochaeta zosteræ</i> (Haliday, 1833)	–	–	–	–	–	–	+
	Stratiomyidae							
StNem.p	<i>Nemotelus pantherinus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	+	–
StOdn.s	<i>Odontomyia</i> sp.	+	–	–	–	–	–	–
StStr.c	<i>Stratiomys chamaeleon</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–	–	–	–	–
	Chironomidae							
	Orthoclaadiinae							
ChCri.c	<i>Cricotopus (Cricotopus)</i> sp.	–	+	–	–	–	+	+
ChCri.s	<i>C. sylvestris</i> (Fabricius, 1794)	+	–	–	–	+	+	+
ChCri.p	<i>Cricotopus</i> sp.	+	–	–	–	–	+	+
	Chironominae							
ChChi.a	<i>Chironomus aprilinus</i> Meigen, 1838	–	–	–	–	–	+	+
ChChi.p	<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–	–	–	–
ChChi.s	<i>Ch. salinarius</i> Kieffer, 1915	–	+	–	–	+	–	+
ChClId.l	<i>Cladopelma gr. lateralis</i>	–	–	–	–	–	–	+

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
ChCld.m	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	–	–	–	–	+	–	+
ChDic.n	<i>Dicrotendipes notatus</i> (Meigen, 1818)	–	–	–	–	–	+	–
ChGly.b	<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeger, 1839)	–	–	–	–	+	+	+
ChMch.t	<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	+	–	–	–	+	+	+
ChPtt.i	<i>Paratanytarsus inopertus</i> (Walker, 1856)	–	–	–	–	+	–	–
ChTar.k	<i>Tanytarsus kharaensis</i> Zorina et Zinchenko, 2009	+	–	–	–	+	+	+
Всего: 36 видов и таксонов		16		14		27		

Примечание. «+» – присутствие вида, «–» – отсутствие; код вида соответствует ранжированию таксонов в базе данных (Шитиков, Зинченко, 1997).

Лишь немногие организмы – Culicoides (Monoculicoides) sp. зарегистрированы на всем протяжении реки (табл. 4) с частотой встречаемости до 70.3%. В различные сезоны года встречаемость олигохет и личинок двукрылых насекомых достигает 89 – 88%; личинок хирономид – 44 – 63%, личинок жуков не превышает 50% (рис. 2).

Характерными для верхнего течения реки (исток, пересыхающее мелководье) являются эврибионтные *Callicorixa gebleri* (Fieber, 1848), *Coleoptera* sp., двукрылые *Setacera* sp., *Ulomyia* sp., *Odontomyia* sp., *Stratiomys chamaeleon* (Linnaeus, 1758), *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) (см. табл. 4). Исключительно в среднем течении на серых илах при минерализации воды 13.1 г/л зарегистрированы олигохеты *Enchytraeus albidus* Henle, 1837 и личинки жуков *Helochaeres* sp. Здесь же обитают эврибионтные олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Nais communis* Piquet, 1906, жуки *Berosus* (*Enoplurus*) *spinus* (Steven, 1878), *Helochaeres* sp., хирономиды *Cricotopus sylvestris* (Fabricius, 1794), *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Microchironomus tener* (Kieffer, 1918), *Paratanytarsus inopertus* (Walker, 1856) и личинки галофильных хирономид *Chironomus salinarius* Kieffer, 1915 *Chironomus* и *Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko. Среди последних вид *Tanytarsus kharaensis* описан впервые для мировой фауны (Зорина, Зинченко, 2009); имеет массовое развитие в устье р. Хара в августе 2007 г. Известен только из типового местообитания рек окрестностей оз. Эльтон.

Отдельные виды специфичны только для «соленого» устьевое участка р. Хара. Например, олигохеты *Limnodrilus profundicola* (Verril, 1871), *Limnodrilus* sp.,

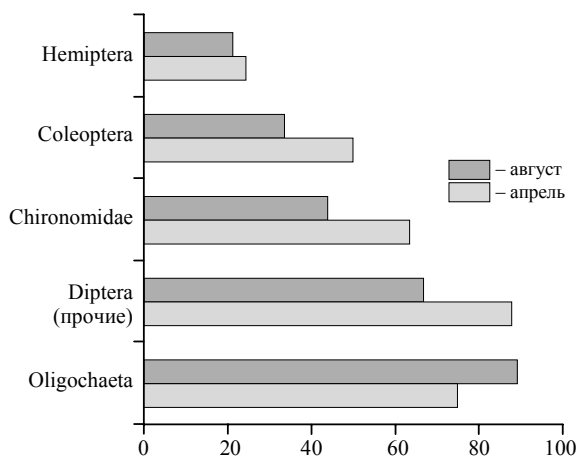


Рис. 2. Частота встречаемости основных групп макрозообентоса в р. Хара (апрель, август 2006, 2007 гг.), %

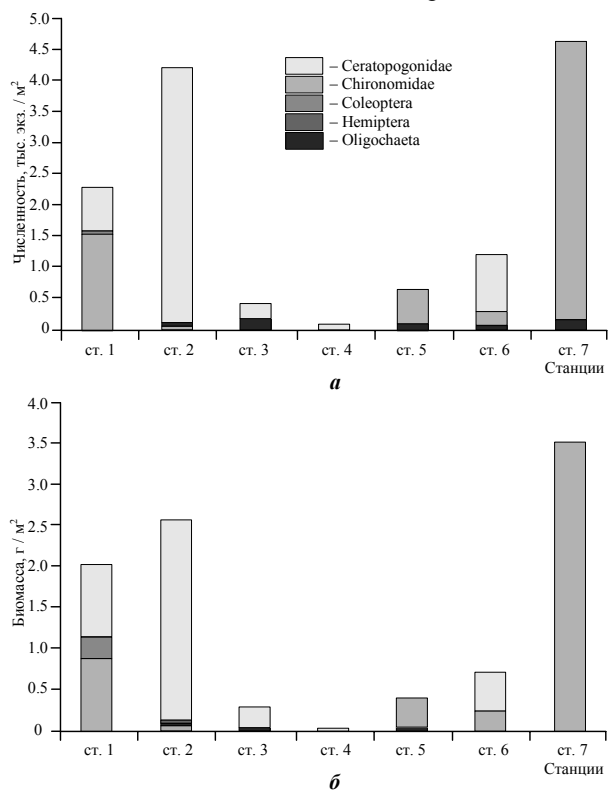
*Potamothenix bedoti* (Piguet, 1913), представители двукрылых сем. Dolichopodidae, Ephydriidae, Sphaeroceridae, Stratiomyidae, хирономиды *Cricotopus* sp., *Chironomus aprilinus* Meigen, 1838 *Cladopelma* gr. *lateralis*, *Dicrotendipes notatus* (Meigen, 1818).

Увеличение числа видов в нижнем течении происходит по мере насыщения реки биогенными элементами и возрастанием минерализации (см. табл. 2) от 6.9 г/л (в истоке) до 14.02 г/л (в устьевом участке). По-видимому, уровень минерализации и изменения в ионном составе (Журавлева, 1998) являются средообразующими факторами в формировании донной фауны реки и распределении сообществ макрозообентоса.

**Структурные показатели сообществ макрозообентоса.** Численность донных организмов в реке в среднем за период исследований составила 4400 экз. / м<sup>2</sup> при биомассе 1.76 г/м<sup>2</sup>. На различных участках, как по численности, так и по биомассе, преобладают личинки двукрылых (рис. 3), из которых максимальные количественные показатели имеют личинки хирономид в нижнем течении (4.5 тыс. экз. / м<sup>2</sup>; 3.5 г/м<sup>2</sup>).

Изменение структурных характеристик сообществ макрозообентоса в р. Хара представлено в табл. 5. В пределах диапазона минерализации воды (см. табл. 2) увеличиваются численность и биомасса организмов, возрастает число видов от 13 – 16 в верхнем и среднем течении реки до 26 в устьевом участке.

Из общего числа выявленных таксонов лишь немногих можно отнести к доминирующим, что обусловлено в значительной степени биотопической дифференциацией донных таксоценозов. Так, доминантами по численности в истоке реки на глинистых илах с примесью почвы и дернины являются двукрылые *Ceratopogonidae* gen sp. ( $d = 72.0$ ), а субдоминантами – эврибионтные личинки хирономид *Cricotopus* sp., *C. sylvestris*, *M. tener*, *Ch. plumosus* (см. табл. 5). Среднее



**Рис. 3.** Распределение численности (а) и биомассы (б) таксономических групп макрозообентоса на станциях р. Хара от истока (ст. 1) до устья (ст. 7) (апрель, август 2006 – 2007 гг.)

РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА

течение реки характеризуется доминированием (в зависимости от локальной биотопической приуроченности организмов) пелофильных олигохет *L. hoffmeisteri* ( $d = 29.6$ ), фитофильных *N. communis* ( $ds = 1.5$ ) и хирономид *C. sylvestris* ( $ds = 5.0$ ). Величины показателей видового разнообразия Симпсона и индекса выровненности Пиелу имеют максимальные значения, характеризую сообщество макрозообентоса этого участка достаточно равномерным распределением донных организмов. *Culicoides* (*Monoculicoides*) sp. и *L. hoffmeisteri* можно отнести к структурообразующим таксонам сообществ макробеспозвоночных специфических биотопов верхнего и среднего участков реки (см. табл. 5).

Таблица 5

Структурные показатели донных сообществ р. Хара  
(апрель, август 2006 – 2007 гг.)

Показатель	Участки реки		
	Верхний	Средний	Нижний
Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	3.26±0.96 2.30–4.23	0.39±0.29 0.1–0.85	6.64±9.5 0.16–54.2
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	2.30±0.26 2.04–2.57	0.27±0.23 0.03–0.71	2.41±2.8 0.12–16.1
Число видов	16	13	26
Индекс Шеннона ( <i>H</i> )	2.38	2.07	1.52
Виды – доминанты ( <i>d</i> ) и субдоминанты ( <i>ds</i> ), рассчитанные по численности	<i>Culicoides</i> sp. ( $d = 72$ ), <i>Cricotopus</i> sp. ( $ds = 7.3$ ), <i>Cricotopus sylvestris</i> ( $ds = 1.5$ ), <i>Microchironomus tener</i> ( $ds = 1.5$ ), <i>Chironomus plumosus</i> ( $ds = 1.1$ )	<i>Culicoides</i> sp. ( $d = 29.6$ ), <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> ( $d = 26.0$ ), <i>Cricotopus sylvestris</i> ( $ds = 5.0$ ), <i>Nais communis</i> ( $ds = 1.5$ )	<i>Tanytarsus kharaensis</i> ( $d = 53.1$ ), <i>Cricotopus</i> sp. ( $ds = 5.6$ ), <i>Culicoides</i> sp. ( $ds = 4.0$ ), <i>Chironomus salinarius</i> ( $ds = 1.8$ ), <i>Chironomus aprilinus</i> ( $ds = 1.7$ )
$N_x/N_m$	0.38	0.37	0.05
Показатель разнообразия сообществ Симпсона ( <i>Dc</i> )	1.77	3.74	1.70
Индекс выровненности Пиелу ( <i>e</i> )	1.29	2.08	1.04

*Примечание.* В числителе – средние значения и ошибка среднего, в знаменателе – минимальное-максимальное значения;  $N_x/N_m$  – соотношение численности хищных и мирных животных.

В нижнем течении, в зоне смешения речных и нагонных соленых вод из озера, доминирующими становятся галофильные личинки хирономид *T. kharaensis* ( $d = 53.1$ ). Они обитают обычно совместно с галобионтами *Cricotopus* sp. ( $d = 5.6$ ), *Ch. salinarius* ( $d = 1.8$ ), *Ch. aprilinus* ( $ds = 1.7$ ). Последние характерны для морей, солоноватых вод, выдерживают соленость до 74‰ (Панкратова, 1983; Кикнадзе и др., 1991; Ward, 2002; Mirabdullayev et al., 2004; Fuentes et al., 2005). *T. kharaensis*, по видимому, относится к галофилам, с учетом установленного диапазона минерализации вод от 6.99 до 14.38 г/л в реках Приэльтона, где, помимо р. Хара, зарегистрированы личинки вида.

Трофическая структура донных сообществ характеризуется снижением в устье реки относительной доли хищников ( $N_x/N_m$ ) (см. табл. 5). Их численность (отдельные представители Ceratorogonidae, Dolichopodidae, Chironomidae, Coleop-

tera, Heteroptera и др.) на порядок уменьшается, в сравнении с мирными детритофагами (Oligochaeta, Chironomidae, Stratiomyidae, Ephydriidae), в массе развивающимися в прибрежье и медиали реки на черных илах с высоким уровнем содержания биогенных веществ. По-видимому, большую часть своих пищевых потребностей массовые пелофилы Oligochaeta, Chironomidae удовлетворяют за счет донных отложений и продукции бактериальной флоры, что было убедительно показано при исследовании гипергалинных водоемов (Балушкина, Петрова, 1989).

Пространственная динамика макрозообентоса в различные сезоны года претерпевает изменения, связанные с перераспределением численности гидробионтов: в апреле пик численности личинок двукрылых (Culicoides (Monoculicoides) sp., Orthocladus sp.) отмечен в верхнем течении реки (2300 экз. / м<sup>2</sup>), тогда как в августе обилие хирономид достигает максимальных значений (3325 – 54200 экз. / м<sup>2</sup>) в нижнем течении (ст. 7), в период откорма перелетных птиц. Ранее регистрируемые в р. Хара гаммариды и рачок артемия (Бенинг, Медведева, 1926) в период исследования не установлены.

В р. Хара выявлена положительная зависимость числа видов донных организмов от величины минерализации ( $r = 0.64$ ,  $p < 0.01$ ) и более слабая связь с изменением численности организмов, оцениваемая в диапазоне изменения минерализации от 6 до 14 г/л ( $r = 0.31$ ,  $p < 0.01$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Высокий уровень минерализации в реках приводит к изменению всего комплекса абиотических факторов, оказывая прямое или косвенное влияние на рН водных масс, растворенный кислород и другие геоморфологические, гидрологические и гидрохимические особенности водотоков (Nielsen et al., 2003). Это приводит к коренной перестройке всех процессов функционирования лотических экосистем соленых рек, в том числе к структурным изменениям донной фауны (Wolheim, Lovvorn, 1996). В частности, увеличение биомассы эпифитов, макрофитов и других водорослей, характерное для минерализованных вод, является определяющим условием развития макробеспозвоночных, которые находят в них убежища и дополнительный источник питания.

В литературе широко обсуждаются вопросы, связанные с адаптационной способностью гидробионтов к условиям их обитания в меняющейся среде (Bauly, 1972; Timms, 1993). Однако детально проследить влияние минерализации в диапазоне ее изменения в реке от 6 до 35 г/л на донных беспозвоночных не представляется возможным ввиду отсутствия исследований по осмотическому регулированию и толерантности отдельных палеарктических видов. Известны литературные сведения об обитании отдельных представителей двукрылых семейств Ephydriidae, Dolichopodidae, жесткокрылых и Heteroptera, имеющих широкий диапазон обитания при солености до 118 г/л (Rawson, Moore, 1944).

Среди жесткокрылых представители семейств Hydraenidae, Dytiscidae, Hydrophilidae обитают в диапазоне солености до 100 г/л; Corixidae – типичные представители солоноватых и соленых вод, отмечены при солености от 3.5 до 134 г/л

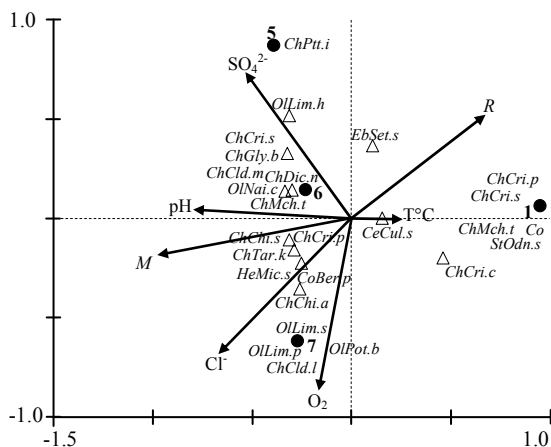


(Barahona et al., 2005). Литературные данные свидетельствуют о снижении числа видов донных организмов и упрощении структуры сообществ макробеспозвоночных при увеличении минерализации воды от 0.05 до 340 г/л, что было показано для озер Европы, Канады, Сибири, Африки, Боливии, Австралии, Крыма (Балушкина, Петрова, 1989; Шадрин и др., 2004; Балушкина и др., 2007; Williams, 1987, 1991). В озерах с различным уровнем минерализации было установлено, что в среднем наибольшее число видов донных животных (51 вид) обитает при величине минерализации вод 0.443 г/л (Алимов, 2008).

В наших исследованиях формирование донных сообществ с преобладанием галофильных комплексов хирономид *C. aprilinus*, *C. salinarius*, *T. kharaensis* отмечено в устье реки при солености 14‰. Выявлено отсутствие таких групп организмов, как брюхоногие моллюски, личинки стрекоз, поденок. Последние являются типичными представителями пресных вод, но в отдельных случаях личинки рода *Cloeon* зарегистрированы при солености не выше 2‰, в диапазоне изучаемой от 0.12 до 31.3‰ (Short et al., 1991), или могут встречаться в солоноватых водах до уровня солености 75 г/л (Ward, 2002; Velasco et al., 2006). Отмечена колонизация брюхоногих моллюсков семейств Hydrobiidae, Melanopsidae (*Melanopsis*) и стрекоз Aeschnidae (*Anax*) в реках с соленостью 35.3‰ (Velasco et al., 2006).

Математические методы прямой ординации (Джонгман и др., 1999; Goodall, 1954) позволяют отобразить изменение видового состава сообществ макрозообентоса вдоль экологических градиентов водной среды (векторы минерализации, содержания кислорода, ионного состава, степени зарастаемости и др.). При анализе влияния факторов среды, которые являются зависимыми друг от друга, нами был использован канонический анализ соответствий ССА. При этом станции были упорядочены относительно друг друга в соответствии с численностями видов, характерными для этих станций, т.е. относительное расстояние между точками станций в многомерном пространстве соответствовало их близости в отношении структурных особенностей сообществ макрозообентоса.

На рис. 4 показаны результаты оценки методом ССА взаимного расположения 4-х станций р. Хара из разных участков реки после редукции многомерного пространства признаков,



**Рис. 4.** Ординационная диаграмма ССА взаимосвязи факторов среды и видового состава макрозообентоса на участках р. Хара (1, 5, 6, 7 – станции отбора проб; векторы: R – зарастаемость; M – минерализация; ионы Cl<sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; T°C – средняя за сезон температура; O<sub>2</sub> – содержание кислорода в придонном слое воды; объяснение рисунка см. в тексте; коды видов представлены в табл. 4

соответствующего 27-ми найденным видам макрозообентоса. Оси главных компонент 1 и 2 являются проекциями плоскостей наибольшей вариации совокупной численности видов, что вносит наименьшие искажения во взаимном расположении видов и станций.

Интерпретация ССА-диаграмм основана на учете следующих закономерностей, характерных для методов прямой ординации и использующих двухмерное проецирование:

– треугольники на рис. 4 соответствуют пространственным координатам экологических оптимумов обозначенных видов: средняя численности или вероятность встречаемости вида уменьшается с увеличением расстояния от его позиции на графике;

– точки, соответствующие станциям (1, 5, 6, 7), лежат на диаграмме ординации в центре тяжести тех видов, которые преимущественно встречаются на этих станциях (если координата вида находится близко от точки местообитания, то высока вероятность высокого обилия вида, связанного с его биотопической принадлежностью).

Хотя гидрохимические показатели сами по себе не влияют на пространственную ординацию видов относительно станций наблюдения, имеется возможность проследить причинно-следственную связь между распределением точек (видов и станций) и условиями среды биотопов. ССА позволяет точно указать расположение векторов семи указанных на рисунке гидрохимических и гидрофизических параметров на основе оценок корреляции последних со структурными параметрами сообществ.

Векторы факторов среды (см. рис. 4) образуют две группы: характеристики условий обитания (степень зарастаемости  $R$ , средняя температура  $T^{\circ}C$ ) и комплекс показателей, связанных с минерализацией (векторы  $pH$ , общей минерализации  $M$ , содержания  $Cl^{-}$  и  $SO_4^{2-}$  ионов). Оценить статистическую взаимосвязь каждого из перечисленных факторов с популяционной плотностью можно, спроецировав точку центра тяжести каждого вида на вектор параметра среды.

Очевидно, что специфический ценоз эврибионтных видов (*Ch. plumosus*, *Cricotopus* sp., *M. tener*, личинок жуков и двукрылых семейства Stratiomyidae рода *Odontomyia* sp.) сформирован в верхнем течении реки (ст. 1), где относительно низкая минерализация ( $M$ ) и более высокая температуры воды ( $T^{\circ}C$ ). Эти виды тяготеют к биотопам с высокой степенью зарастаемости ( $R$ ) макрофитами, глинистым грунтам с задернованной почвой.

При анализе ординационной диаграммы (см. рис. 4) можно отметить некоторую обособленность хирономид рода *Cricotopus* (*Cricotopus*) sp., свидетельствующую о влиянии двух факторов – степени зарастаемости биотопов в истоке (численность личинок 950 экз. /  $m^2$ ) и концентрации кислорода в устье реки (2000 экз. /  $m^2$ ), что не противоречит, а, скорее, подтверждает окси- и фитофильность хирономид подсемейства *Orthocladinae*. По отношению к солености имеются литературные сведения о нахождении палеоостатков хирономид *Orthocladius* / *Cricotopus* из поверхностных слоев донных отложений 86-ти озер британской Колумбии (Канада) с уровнем минерализации 10 г/л (Walker et al., 1995; цит. по: Ильяшук, Илья-

шук, 2004) и обитании галобионтов *Cricotopus (C.) zavreli* среди водорослей *Rhizoclonium* (Agarth) и *Microspora stagnorum* (Kütz) в 12-ти водных объектах Польши при солёности воды от 18.4 до 84.6‰ (Szadziwski, Hirvenoja, 1981). Дальнейшие исследования солёных рек Приэльтона позволяют идентифицировать хирономид *Cricotopus (Cricotopus)* sp. до вида и выявить их аутоэкологическую специализацию, в том числе и по отношению к солёности.

В левой части рис. 4 представлены сообщества видов (ст. 6, 7), имеющие тесную связь с вектором общей минерализации (ось *M*) – *Ch. salinarius*, *T. kharensis*, *Cricotopus* sp. При этом в зависимости от преимущественного ионного состава, можно выделить подмножество видов в биотопах (ст. 7), экологический оптимум которых связан с более высоким содержанием кислорода и хлоридов (хирономиды *Ch. aprilinus*, *C. lateralis*, жуки *B. spinosus*, клопы *Micronecta* sp.). Прослеживается некоторая индифферентность олигохет (ст. 7) к уровню минерализации и их четкая оксифильность (*L. sp.*, *L. profundicula*, *P. bedoti*). По-видимому, в условиях эвтрофирования в нижнем течении реки (ст. 6, 7) личинки эврибионтных хирономид, жуков и олигохет, имея опосредованную связь с концентрацией биогенных веществ, зависят тем самым от содержания кислорода в воде и наличия доступной для них пищи. В свою очередь, интересно отметить, что в разные годы в устье р. Хара массовыми среди хирономид были галофильные представители родов *Chironomus*, *Tanytarsus* и *Cricotopus* с разным аутоэкологическим спектром, для которых изменение концентрации кислорода в придонных горизонтах не являлось средообразующим фактором (ст. 7, рис. 4).

Определенный комплекс видов хирономид и олигохет обитает в условиях высоких значений рН и концентрации сульфат-ионов (ст. 5, 6) при относительном дефиците кислорода (хирономиды *M. tener*, *G. barbipes*, *D. notatus*; олигохеты *N. communis*, *L. hoffmeisteri*), что можно объяснить опосредованным влиянием, возможно, через трофические цепи (бактериальное звено) этих показателей. Не выявлена четкая взаимосвязь популяционной плотности отдельных видов (см. рис. 4), например, личинок хирономид *P. inopertus* (ст. 5), *Cricotopus (Cricotopus)* sp. (ст. 2, 6.7) и двукрылых рода *Setacera* sp. (ст. 1, 6), с множеством выявленных факторов воздействия.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В формировании разнообразия сообществ макрозообентоса р. Хара, расположенной в аридной зоне достаточно изолированных водно-болотных угодий Приэльтона, определяющую роль играют изменение уровня минерализации и биотопические особенности реки. Вдоль градиента солёности (в пределах диапазона мезогалинных вод 6 – 14 г/л) структура таксоценозов макрозообентоса изменяется в сторону увеличения числа видов, численности и биомассы гидробионтов при снижении видового разнообразия. При минерализации 14 г/л выделяются таксоценозы специфических галобионтов, характеризующиеся высоким обилием и доминированием узкоспециализированных хирономид, относящихся, по-видимому, к субэндемикам (*Tanytarsus kharaensis*). Пространственное изменение трофической структуры сообществ макрозообентоса характеризуется снижением относительной

доли хищных форм в нижнем течении реки за счет развития специализированных галофильных детритофагов, представленных видами, которые обитают на мелко-алевритовых илах с высоким содержанием биогенных веществ.

Авторы благодарят директора природного парка «Эльтонский» В.Д. Гердта за помощь в организации и проведении исследовательских работ, студента Тольяттинского университета им. В.Н. Татищева В.А. Чурбанова за участие в сборе полевого материала, а также сотрудников Московского педагогического университета кандидата биологических наук А.О. Шубина и его коллег за консультацию и участие в обсуждении материалов статьи в процессе совместных экспедиционных исследований.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-96610) и в рамках программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (раздел «Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем»).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексин О.А., Семёнов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 269 с.

Алимов А.Ф. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с морфометрией и минерализацией вод // Биол. внутр. вод. 2008. №1. С. 3 – 8.

Балушкина Е.В., Петрова Н.А. Функционирование популяций хирономид в гипергалинных озерах Крыма // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 205. С. 129 – 138.

Балушкина Е.В., Голубков С.М., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф. Структурно-функциональные характеристики экосистем малых соленых озер Крыма // Биол. внутр. вод. 2007. №2. С. 11 – 19.

Бенинг А.Л., Медведева Н.Б. О микрофауне водоемов окрестностей Эльтона и Баскунчака // Изв. краевед. ин-та изучения Юж.-Волж. обл. Саратов: Сарполиграфпром, 1926. Т. 1. 39 с.

Водно-болотные угодья Приэльтона. Волгоград, 2005. 28 с.

Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.

Журавлева Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра // Гидробиол. журн. 1998. Т. 34, № 4. С. 88 – 96.

Зинченко Т.Д. Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколого-фаунистический обзор / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Самара, 2002. 174 с.

Зорина О.В., Зинченко Т.Д. Новый вид рода *Tanytarsus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из солёной реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразият. энтомол. журн. 2009. Т. 8, вып. 1. С. 105 – 110.

Ильяшук Е.А., Ильяшук Б.П. Анализ остатков хирономид из донных отложений водоемов при палеоэкологической реконструкции // Водные ресурсы. 2004. Т.31, № 2. С. 223 – 235.

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 112 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Одум Ю. Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV, ч. 4. Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука, 2006. 936 с.

## РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА

*Панкратова В.Я.* Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 296 с.

*Палий В.Ф.* О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. 1961. Т. 60, вып. 1. С. 3 – 12.

*Первольф Ю.В.* Илы и условия их илообразования в соляных озерах Крыма // Тр. Лаб. озероведения АН СССР. 1953. Т. 2. С. 154 – 228.

*Романенко В.Д.* Основы гидроэкологии. Киев: Генеза, 2004. 664 с.

*Шадрин Н.В., Голубков С.М., Балушкина Е.В., Орлеанский В.К., Миходюк О.С.* Отклик экосистемы гиперсоленого Бакальского озера (Крым) на климатические особенности 2004 года // Морск. экол. журн. 2004. Т. 3, № 4. С. 74.

*Шилова А.И.* Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 251 с.

*Шутиков В.К., Зинченко Т.Д.* Создание базы данных и алгоритм обработки информации // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация) / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Гольягти, 1997. С. 40 – 55.

*Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология. Методы, критерии, решения: В 2 кн. М.: Наука, 2005. Кн. 2. 337 с.

*Abellán P., Sánchez-Fernández D., Ribera I., Velasco J., Millán A.* Ochthebius glaber (Coleoptera: Hydraenidae), un coleóptero acuático endémico de la península ibérica con elevada especificidad de habitat // Bol. Soc. Ent. Arag. 2005. Vol. 36. P. 9 – 14.

*Barahona J., Millán A., Velasco J.* Population dynamics, growth and production of Sigara selecta (Fieber, 1848) (Hemiptera, Corixidae) in a Mediterranean hypersaline stream // Freshw. Biol. 2005. Vol. 50. P. 2101 – 2113.

*Bayly L.A.E.* Salinity tolerance and osmotic behaviour of animals in athalassic saline and marine hyperhaline waters // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1972. Vol. 3. P. 233 – 268.

*Boulton A.J., Marmonier P., Davis J.* Hydrological exchanges and subsurface water chemistry in streams varying in salinity in South-Western Australia // Intern. J. Salt Lake Res. 1999. Vol. 8. P. 361 – 382.

*Fuentes C., Green A.S., Orr J., O'lafsson S.S.* Seasonal variation in species composition and larval size of the benthic chironomid communities in brackish wetlands in Southern Alicante, Spain // Wetlands. 2005. Vol. 25, № 2. P. 289 – 296.

*Goodall D.W.* Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis // Austral. J. Bot. 1954. Vol. 2. P. 304 – 324.

*Kownacki A.* Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish High Tatra Mts // Acta Hydrobiol. 1971. Vol. 13, № 2. P. 439 – 463.

*Laprise R., Dodson J.J.* Nature of environmental variability experienced by benthic and pelagic animals in the St. Lawrence Estuary, Canada // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. Vol. 94. P. 129 – 139.

*Moreno J.L., Millán A., Suarez M.L., Vidal-Abarca M.R., Velasco J.* Aquatic Coleoptera and Heteroptera assemblages in water bodies from ephemeral coastal streams (“ramblas”) of south-eastern Spain // Archiv Hydrobiol. 1997. Vol. 141. P. 93 – 107.

*Mirabdullayev I.M., Joldasova I.M., Mustafaeva Z.A., Kazakhbaev S., Lyubimova S.A., Tashmukhamedov B.A.* Succession of the ecosystems of the Aral Sea during its Transition from oligogaline to polyhaline water body // J. Marine Systems. 2004. Vol. 47. P. 101 – 107.

*Nielsen D.L., Brock M.A., Rees G.N., Baldwin D.S.* Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia // Austr. J. Bot. 2003. Vol. 51. P. 655 – 665.

*Shannon C.E., Weaver W.* The mathematical theory of communication. Urbana: Illinois Univ. Press, 1949. 117 p.

*Short T.M., Black J.A., Birge W.J.* Ecology of a saline stream: community responses to spatial gradients of environmental conditions // Hydrobiologia. 1991. Vol. 226, № 3. P. 167 – 178.

- Rawson D.S., Moore J.E.* The saline lakes of Saskatchewan // *Can. J. Res. D.* 1944. Vol. 22. P. 141 – 201.
- Sánchez-Fernández D., Abellán P., Ribera I., Velasco J., Millán A.* Estado de amenaza de *Othebius montesi* (Coleoptera, Hydraenidae), un coleóptero acuático muy raro y endémico del sur de la Peínsula Ibérica // *Bol. Soc. Ent. Arag.* 2005. Vol. 36. S. 15 – 19.
- Szadziewski R., Hirvenoja M.* *Cricotopus zavreli* sp. n. (Diptera, Chironomidae), a halobiontic non-biting midge from Poland // *Ann. Ent. Fenn.* 1981. Vol. 47. P. 111 – 118.
- Ter Braak C.J.F.* Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // *Ecology.* 1986. Vol. 67. P. 1167 – 1179.
- Timms B.V.* Saline lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia // *Hydrobiologia.* 1993. Vol. 267, № 1 – 3. P. 269 – 289.
- Velasco J., Millán A., Hernández J., Gutiérrez C., Abellán P., Sánchez D., Ruiz M.* Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream // *Saline Systems* [Electronic resource]. 2006. Vol. 2. P. 1 – 15. Mode of access: <http://www.salinesystems.org/content/pdf/1746-1448-2-12.pdf>. 18.01. 2009.
- Walker I.R., Wilson S.E., Smol J.P.* Chironomidae (Diptera): quantitative palaeosalinity indicators for lakes of western Canada // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995. Vol. 52, № 6. P. 950 – 960.
- Ward J.V.* *Aquatic Insect Ecology.* Vol. 1. *Biology and Habitat.* New York: Wiley J. and Sons, 2002. 452 p.
- Wetzel R.G.* *Limnology: Lake and River Ecosystems* / 3rd ed. San Diego: Academic Press, 2001. 1006 p.
- Williams W.D.* Salinization of rivers and streams: an important environment hazard // *Ambio.* 1987. Vol. 16. P. 180 – 185.
- Williams W.D.* Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // *Hydrobiologia.* 1998. Vol. 381, № 1 – 3. P. 191 – 201.
- Williams W.D.* Chinese and Mongolian saline lakes: limnological overview // *Hydrobiologia.* 1991. Vol. 210, № 1 – 2. P. 39 – 66.
- Williams W.D.* Anthropogenic salinisation of inland waters // *Hydrobiologia.* 2001. Vol. 466, № 1 – 3. P. 329 – 337.
- Williams W.D.* Environmental threats to salts lakes and the likely status of inland saline ecosystems 2025 // *Environ. Conserv.* 2002. Vol. 29. P. 154 – 167.
- Williams D.D., Williams N.E.* Aquatic insects in an estuarine environment: densities, distribution and salinity tolerance // *Freshw. Biol.* 1998. Vol. 39. P. 411 – 421.
- Wollheim W.M., Lovvorn J.R.* Effects of macrophyte growth forms on invertebrate communities in saline lakes of the Wyoming High Plains // *Hydrobiologia.* 1996. Vol. 323, № 2. P. 83 – 96.

УДК 576.895: 599.323.4

## СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) САМАРСКОЙ ЛУКИ

Н.Ю. Кириллова

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

Поступила в редакцию 16.12.08 г.

**Структура и сезонная динамика сообщества гельминтов рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) Самарской Луки.** – Кириллова Н.Ю. – Проведен анализ структуры сообществ гельминтов субпопуляций рыжей полёвки в разных точках Самарской Луки. Изучена сезонная динамика сообщества паразитов грызуна. Гельминтофауна рыжей полёвки Самарской Луки включает в себя 23 вида паразитов. Основу сообщества паразитов грызуна образуют нематоды и цестоды. Трематоды и скребни у рыжей полёвки встречаются единично. Во все сезоны года в сообществе гельминтов грызуна встречаются 3 – 5 фоновых (доминантных и субдоминантных) видов. Сезонная динамика сообщества гельминтов рыжей полёвки связана с появлением, либо выпадением редких и единичных паразитов.

*Ключевые слова:* гельминты, сообщество, сезонная динамика, рыжая полёвка, Самарская Лука.

**Structure and seasonal dynamics of the helminth community of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in the Samarskaya Luka.** – Kirillova N.Yu. – The helminth community structure of bank vole subpopulations in several districts of the Samarskaya Luka is analyzed. The seasonal dynamics of the parasite community of rodents was studied. The helminthofauna of bank vole in the Samarskaya Luka includes 23 species. Nematodes and cestodes form the core of the parasite community, whereas trematodes and acanthocephalans are met very seldom. 3 – 5 dominant and subdominant parasite species are met in the helminth community of rodents during all year seasons. The seasonal dynamics of the helminth community is related to the appearance or loss of rare and sole parasites.

*Key words:* helminths, community, seasonal dynamics, bank vole, Samarskaya Luka.

### ВВЕДЕНИЕ

Рыжая полёвка *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – один из самых массовых и широко распространенных видов лесных грызунов России, служит важным звеном в циркуляции паразитов позвоночных животных высших трофических уровней.

Этот вид микромаммалий играет существенную роль в поддержании природных очагов гельминтозов – опасных заболеваний человека и животных, таких как дикроцелиоз, гименолепидоз, стробилоцеркоз и др. В связи с этим изучение сообщества паразитов грызуна представляет собой не только теоретическое, но и важное практическое значение. Несмотря на широкое распространение грызуна на территории России, гельминтофауна рыжей полёвки изучена в недостаточной степени по сравнению с сопредельными странами. В России и странах ближнего зару-

бежья у грызуна отмечено 49 видов гельминтов. Исследований по паразитам полёвки Поволжья крайне мало. Для рыжей полёвки Волжского бассейна известно только 14 видов паразитов (Определитель ..., 1978, 1979). Гельминты грызуна изучались в Татарстане, Астраханской, Волгоградской и Нижегородской областях (Кулаева, 1958; Тринклер, 1960 (1961); Шалдыбин, 1964; Семенова, 1969, 1975; Смирнова, 1976). Все они носили фаунистический характер.

Изучение закономерности изменения состава паразитов животных в зависимости от сезона года является важной задачей эколого-паразитологических исследований. Ещё В.А. Догель (1962), определяя задачи экологического направления паразитологии, отметил необходимость изучения зависимости паразитофауны животных в целом и от изменения внешних условий, окружающих хозяина. Сезонные изменения природных условий оказывают значительное влияние на хозяина, на состав его пищи, степень активности, поэтому паразиты, естественно, реагируют на изменения в окружающей их хозяина среде. Кроме того, сезонная зараженность животных гельминтами зависит не только от изменений в организме хозяина, но и от биологии самих паразитов (время развития паразитов в хозяине, их яиц и личинок во внешней среде до достижения инвазионности).

Сезонная динамика сообществ гельминтов рыжей полёвки фауны России практически не изучена. Известны лишь работы В.В. Васильева (1949), В.С. Суркова (1974) и С.В. Бугмырина (2003). На территории Самарской области исследования гельминтов рыжей полёвки не проводились.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928; Ивашкин и др., 1971) исследовано 795 особей рыжей полёвки из 5-ти точек Самарской Луки: в апреле – октябре 2000 – 2003 гг. в Жигулевском государственном заповеднике (ЖГЗ) (186 взрослых и 197 молодых грызунов), в апреле – октябре 2000 – 2004 гг. в Мордовинской пойме (стационар «Кольцовский» ИЭВБ РАН, г. Тольятти) (174 взрослых и 143 молодых полёвок), в мае, июле и сентябре 2000 г. в окрестностях с. Торное (36 взрослых и 26 молодых особей), в июле, августе 2000 г. в окрестностях с. Большая Рязань (16 взрослых полёвок) и в июле, августе 2004 г. на острове Мордово Саратовского водохранилища (16 взрослых грызунов).

Жигулевский заповедник расположен в северо-восточной части Самарской Луки. Жигули – это северная, наиболее возвышенная, изрезанная глубокими оврагами часть Самарской Луки. В Жигулевском государственном заповеднике (ЖГЗ) представлено большое разнообразие ландшафтов Среднего Поволжья. В Жигулях встречаются сосновые боры в тесном контакте с характерной степной растительностью. Южную часть заповедника занимает лесостепная растительность, перемежающаяся с лиственными и смешанными лесами.

Мордовинская пойма находится в южной части Самарской Луки вдоль правого берега Саратовского водохранилища. Основными структурными элементами ландшафта служат пойменные леса, луга и водоемы, характеризующиеся разнообразием во флоре и фауне.

Остров Мордово расположен в акватории Саратовского водохранилища напротив пос. Мордово. Он образовался в результате затопления поймы р. Волги



## СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ

водами водохранилища. Остров Мордово обладает сильно изрезанной береговой линией и расчлененным равнинно-холмистым характером рельефа. Для острова характерно разнообразие природных ландшафтов – пойменные леса, заливные луга, водоемы различной степени зарастания.

Село Большая Рязань находится в западной части Самарской Луки. Для этой местности характерны овраги, ложбины, сложные овражно-балочные системы. Близ с. Большая Рязань располагается широколиственный Большерязанский лес.

Окрестности с. Торное – юго-восточный лесной район Самарской Луки, отличающийся волнистым рельефом. Здесь преобладает плоскохолмистая поверхность, покрытая лиственным лесом.

С целью изучения сезонных изменений сообщества гельминтов рыжей полёвки в 2003 г. исследовано 105 особей грызуна разного возраста и пола из Жигулевского заповедника в период с апреля по октябрь включительно. Отлов рыжей полёвки проводили методом ловчих канавок в сочетании с конусами, давилками Геро и живоловками. Обработку паразитологического материала проводили по общепринятым методикам (Ивашкин и др., 1971; Аниканова и др., 2007). Для оценки зараженности рыжей полёвки паразитами использовали общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) и индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). Доминирование отдельных видов паразитов определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (Баканов, 1987). Группы доминирования гельминтов: 100 – 10 – доминанты; 10 – 1 – субдоминанты; 1 – 0.001 – адоминанты. Для определения видового разнообразия сообществ гельминтов рассчитывали индекс Шеннона (Мэгарран, 1992). Степень сходства сообществ гельминтов оценивали с помощью индексов Жаккара (качественные данные) и Серенсена (количественные данные) (Мэгарран, 1992). Для стандартизации объема выборок использовался индекс видового богатства, позволяющий прогнозировать количество видов паразитов, не попавших в сборы вследствие недостаточной выборки хозяев (Poulin, 1998). Оценка достоверности различий зараженности рыжей полёвки по сезонам года, а также между показателями индекса Шеннона проведена с использованием критерия Стьюдента.

В данной работе используется нейтральный термин «сообщество» гельминтов как совокупность видов паразитов в определенном хозяине без учета взаимодействия между видами (Балашов, 2000).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Структура сообщества гельминтов.* У рыжей полёвки Самарской Луки зарегистрировано 23 вида паразитов: Trematoda – 3, Cestoda – 11, Nematoda – 8, Acanthocephala – 1 (табл. 1). Из них 18 видов гельминтов являются широко специфичными паразитами грызунов, 5 – узкоспецифичными паразитами семейства Muridae (цестоды *A. dentata*, *P. omphalodes*, нематоды *S. montana*, *C. annulosa*, *E. bacillatus*). Впервые в Волжском бассейне у грызуна обнаружены трематода *C. vitta*, нематоды *H. mixtum*, *C. annulosa* и *E. bacillatus*. Рыжая полёвка указывается в качестве нового хозяина для трематод *P. elegans*, *D. lanceatum* и скребня *M. moniliformis*.

Таблица 1

Состав сообщества гельминтов рыжей полёвки Самарской Луки

Паразит	Жигулевский госзаповедник	Мордовин- ская пойма	Остров Мордово	с. Большая Рязань	с. Торновое
<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802)	$\frac{0.5 \pm 0.3}{0.01 \pm 0.01}$	$\frac{0.8 \pm 0.5}{0.02 \pm 0.01}$	–	–	–
<i>Corrigia vitta</i> (Dujardin, 1845)	$\frac{0.7 \pm 0.4}{0.4 \pm 0.3}$	–	$\frac{6.3 \pm 6.3}{0.3 \pm 0.3}$	–	–
<i>Dicrocoelium lanceatum</i> Stiles et Has- sall, 1896	$\frac{0.2 \pm 0.2}{0.03 \pm 0.03}$	–	–	–	–
<i>Aprostotandrya macrocephala</i> (Dout- hitt, 1915)	$\frac{0.3 \pm 0.2}{0.01 \pm 0.01}$	–	–	–	–
<i>A. caucasica</i> Kirshenblatt, 1938	$\frac{4.6 \pm 1.0}{0.07 \pm 0.03}$	$\frac{8.9 \pm 1.6}{0.1 \pm 0.1}$	$\frac{18.7 \pm 9.7}{0.2 \pm 0.1}$	$\frac{12.5 \pm 8.3}{0.2 \pm 0.1}$	–
<i>Anoplocephaloides dentata</i> Galli-Va- lerio, 1905	–	$\frac{1.4 \pm 0.6}{0.02 \pm 0.02}$	–	$\frac{12.5 \pm 8.3}{0.1 \pm 0.1}$	–
<i>Paranoplocephala omphalodes</i> (Her- mann, 1783)	$\frac{19.5 \pm 2.0}{0.7 \pm 0.2}$	$\frac{5.6 \pm 1.3}{0.09 \pm 0.05}$	$\frac{37.5 \pm 12.1}{0.8 \pm 0.3}$	–	$\frac{4.8 \pm 2.7}{0.11 \pm 0.07}$
<i>Catenotaenia cricetorum</i> Kirshen- blatt, 1949	$\frac{2.6 \pm 0.8}{0.07 \pm 0.06}$	–	–	–	$\frac{3.2 \pm 2.2}{0.07 \pm 0.05}$
<i>Hymenolepis diminuta</i> Rudolphi, 1819	$\frac{9.6 \pm 1.5}{0.2 \pm 0.1}$	–	–	$\frac{18.7 \pm 9.7}{0.3 \pm 0.1}$	$\frac{8.1 \pm 3.4}{0.5 \pm 0.2}$
<i>Rodentolepis straminea</i> (Goeze, 1782)	$\frac{0.7 \pm 0.4}{0.01 \pm 0.01}$	–	–	–	–
<i>Tetratirotaenia polyacantha</i> (Leuc- kart, 1856), larvae	$\frac{1.4 \pm 0.6}{0.02 \pm 0.02}$	$\frac{2.0 \pm 0.8}{0.1 \pm 0.1}$	$\frac{6.3 \pm 6.3}{0.1 \pm 0.1}$	–	–
<i>Taenia hydatigena</i> Pallas, 1766, larvae	–	$\frac{1.4 \pm 0.6}{0.02 \pm 0.02}$	–	–	–
<i>Hydatigera taeniaeformis</i> (Batsch, 1786), larvae	–	$\frac{0.8 \pm 0.5}{0.02 \pm 0.01}$	–	–	–
<i>Cladotaenia globifera</i> (Batsch, 1786), larvae	–	$\frac{5.3 \pm 1.3}{0.12 \pm 0.05}$	–	–	–
<i>Heligmosomum mixtum</i> (Schulz, 1952)	$\frac{66.3 \pm 2.4}{3.4 \pm 0.5}$	$\frac{5.9 \pm 1.3}{0.3 \pm 0.2}$	$\frac{62.5 \pm 12.1}{3.3 \pm 1.0}$	–	$\frac{48.4 \pm 6.3}{2.8 \pm 0.5}$
<i>Heligmosomoides polygyrus</i> (Dujar- din, 1845)	$\frac{52.1 \pm 2.5}{5.8 \pm 1.4}$	$\frac{57.7 \pm 2.8}{4.5 \pm 0.9}$	$\frac{25.0 \pm 10.8}{2.1 \pm 1.0}$	$\frac{56.3 \pm 12.4}{4.9 \pm 1.5}$	$\frac{12.9 \pm 4.2}{0.6 \pm 0.2}$
<i>Trichocephalus muris</i> Schrank, 1788	$\frac{7.8 \pm 1.4}{0.10 \pm 0.03}$	$\frac{3.3 \pm 1.0}{0.05 \pm 0.04}$	$\frac{12.5 \pm 8.3}{0.1 \pm 0.1}$	–	–
<i>Syphacia montana</i> Yamaguti, 1943	$\frac{7.0 \pm 1.3}{1.3 \pm 0.8}$	$\frac{14.7 \pm 1.9}{4.2 \pm 1.7}$	–	–	$\frac{4.8 \pm 2.7}{0.2 \pm 0.1}$
<i>Hepaticola hepatica</i> (Bancroft, 1893)	$\frac{0.3 \pm 0.3}{0.01 \pm 0.01}$	$\frac{0.4 \pm 0.4}{0.01 \pm 0.01}$	–	–	–
<i>Capillaria annulosa</i> (Dujardin, 1845)	$\frac{8.2 \pm 1.4}{0.7 \pm 0.2}$	$\frac{1.1 \pm 0.5}{0.02 \pm 0.02}$	–	–	–
<i>Eucoleus baccillatus</i> (Eberth, 1863)	$\frac{2.7 \pm 0.8}{0.2 \pm 0.1}$	–	–	–	–
<i>Mastophorus muris</i> (Gmelin, 1790)	$\frac{5.6 \pm 1.2}{0.2 \pm 0.1}$	$\frac{0.4 \pm 0.3}{0.01 \pm 0.01}$	–	–	–
<i>Moniliformis moniliformis</i> Bremser, 1811	$\frac{6.3 \pm 1.2}{0.2 \pm 0.1}$	$\frac{9.7 \pm 1.6}{0.3 \pm 0.1}$	–	–	$\frac{9.7 \pm 3.7}{0.2 \pm 0.1}$
Всего видов	19	16	7 (7.5)	4 (4.2)	7 (7.3)

Примечание. В числителе – экстенсивность инвазии (ЭИ, %), в знаменателе – индекс обилия гельминтов (ИО, экз.); в скобках – индекс видового богатства для малых выборок грызуна.

## СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ

Общая зараженность рыжей полёвки гельминтами составила 90.2%, 11.0 экз. Наиболее разнообразна фауна цестод, представленная взрослыми и личиночными формами. На их долю приходится 47.8% всех видов паразитов грызуна.

Общая зараженность рыжей полёвки цестодами относительно невысока (34.6%; 0.89 экз.). Наиболее высокие показатели инвазии среди половозрелых цестод имеет *P. omphalodes*. Среди личиночных форм наиболее часто встречается *C. globifera* (см. табл. 1).

Широко специфичные паразиты грызунов цестоды *A. macrocephala* и *R. straminea* обнаружены только в одном районе исследования – ЖГЗ. Также в одном районе исследований (Мордовинская пойма) отмечены личинки цестод *T. hydatigena* и *H. taeniaeformis* (см. табл. 1).

Нематоды составляют 34.8% от общего числа видов гельминтов рыжей полёвки. Общая зараженность полёвки нематодами значительно выше, чем цестодами (74.2%; 9.77 экз.). Среди нематод наиболее часто встречаются геогельминты *H. mixtum*, *H. polygyrus* и *T. muris* (см. табл. 1). Узко специфичный паразит мышевидных грызунов *E. baccillatus* отмечен только в одном районе исследования – ЖГЗ.

Зарегистрированы единичные случаи инвазии рыжей полёвки трематодами *P. elegans*, *C. vitta*, *D. lanceatum*. На их долю приходится всего 13.1% всех видов паразитов грызуна. Общая зараженность рыжей полёвки этими паразитами – 1.3%; 0.23 экз. Трематоды отмечены в трех районах исследований: *D. lanceatum* обнаружена только в ЖГЗ; *P. elegans* встречается в ЖГЗ и в Мордовинской пойме, а *C. vitta* – в ЖГЗ и на острове Мордово (см. табл. 1).

У грызуна отмечен только один вид скребней – *M. moniliformis*, который составляет 4.3% от общего числа видов гельминтов полёвки. Общая зараженность рыжей полёвки этим паразитом составила 7.2%; 0.23 экз.

Среди паразитов грызуна по показателям индекса доминирования Ковнацкого на территории Самарской Луки доминантом является *H. polygyrus* (21.8); субдоминантом – *H. mixtum* (7.3) и *S. montana* (2.1). Остальные 20 видов паразитов относятся к категории адоминантов.

Состав сообщества гельминтов грызуна сильно изменяется по районам исследований. Только один вид *H. polygyrus* встречается во всех районах исследования; три вида гельминтов зарегистрированы в 4-х районах из 5-ти: цестоды *A. caucasica* и *P. omphalodes*, нематода *H. mixtum* (см. табл. 1).

Сравнение общности сообществ гельминтов рыжей полёвки из разных точек Самарской Луки показало, что наиболее сходны по индексу Жаккара сообщества паразитов грызуна Мордовинской поймы и ЖГЗ (0.52). Менее сходны сообщества гельминтов полёвки ЖГЗ и острова Мордово (0.37); ЖГЗ и окрестностей с. Торновое (0.37); Мордовинской поймы и острова Мордово (0.35). Наименьшее сходство отмечено для сообществ гельминтов полёвки ЖГЗ и окрестностей с. Большая Рязань (0.15); Мордовинская пойма и с. Большая Рязань (0.18).

В количественном отношении (индекс Серенсена) высокое сходство сообществ паразитов грызуна острова Мордово и с. Большая Рязань (0.88), ЖГЗ и Мордовинской поймы (0.76). Менее сходны сообщества гельминтов рыжей полёвки острова Мордово и с. Торновое (0.57), с. Торновое и с. Большая Рязань (0.48). В

остальных случаях отмечен минимум сходства для сообществ гельминтов полёвки (от 0.03 до 0.16).

Наибольшее видовое разнообразие сообществ гельминтов рыжей полёвки отмечено в ЖГЗ ( $H' = 1.747$ ). Менее разнообразно сообщество паразитов грызуна в Мордовинской пойме (1.361), на острове Мордово (1.235) и в окрестностях с. Торное (1.189). Низко видовое разнообразие сообщества гельминтов *C. glareolus* из окрестностей с. Большая Рязань (0.451). Различия в показателях индекса видового разнообразия Шеннона сообществ гельминтов грызуна изучаемых точек статистически достоверны (при  $P < 0.001$ ). Исключение составляют различия индекса Шеннона сообществ паразитов полёвки Мордовинской поймы и острова Мордово; острова Мордово и с. Торное. Эти отличия недостоверны.

В сообществе гельминтов отдельных субпопуляций грызуна каждого района количество фоновых (доминантных и субдоминантных) видов паразитов колеблется от 2 до 4. При этом состав фоновых видов и степень их доминирования для каждого района изменяется.

Так, в сообществе гельминтов рыжей полёвки ЖГЗ доминируют геонематоды *H. polygyrus* (22.5) и *H. mixtum* (16.8). К категории субдоминантов относятся цестода *P. omphalodes* (1.01) и нематода *S. montana* (1.0). Остальные виды гельминтов в этом районе – адоминанты.

В Мордовинской пойме один вид паразитов является доминантом – *H. polygyrus* (26.3), *S. montana* – субдоминантом (6.25); остальные – адоминанты.

На острове Мордово доминантный вид в сообществе гельминтов рыжей полёвки – *H. mixtum* (29.6). Субдоминантными видами паразитов грызуна этой точки исследования являются *P. omphalodes* (4.4) и *H. polygyrus* (7.6). Остальные виды гельминтов относятся к категории адоминантов.

В окрестностях с. Торное в сообществе гельминтов рыжей полёвки доминирует *H. mixtum* (30.4). К категории субдоминантов относятся *H. polygyrus* (1.7) и *H. diminuta* (1.0). Остальные виды паразитов – адоминанты.

В окрестностях с. Большая Рязань в сообществе гельминтов грызуна к доминантам относится *H. polygyrus* (49.9). Субдоминантным видом здесь является *H. diminuta* (1.1). Все остальные виды паразитов относятся к адоминантам.

Таким образом, ни один вид паразитов не является фоновым для всех районов исследования. Только нематода *H. polygyrus* является доминантом в сообществах гельминтов рыжей полёвки в 3-х районах (ЖГЗ, Мордовинская пойма, с. Большая Рязань). У полёвки из ЖГЗ, острова Мордово и с. Торное имеется один общий доминантный вид – нематода *H. mixtum*.

Различия в структуре и видовом составе сообщества гельминтов рыжей полёвки в разных точках исследований связано с особенностями биоценозов разных районов Самарской Луки. На состав паразитов грызуна накладывает отпечаток разнообразие фауны позвоночных и беспозвоночных животных биоценоза (возможные промежуточные и окончательные хозяева гельминтов), микроклиматические условия станций обитания рыжей полёвки, плотность популяции хозяина и ряд других факторов. Так, на состав сообщества гельминтов грызуна острова Мордово существенное влияние оказывает затопление территории в весенний период, кото-

## СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ

рое оказывает неблагоприятное воздействие, как на промежуточных хозяев гельминтов, так и на самих паразитов (особенно на расселительные стадии паразитов).

Кроме того, имеет значение и степень антропогенного воздействия на природные экосистемы. Разнообразнее сообщество гельминтов рыжей полёвки в охраняемых территориях (ЖГЗ и Мордовинской пойме национального парка «Самарская Лука»). В окрестностях сел Большая Рязань и Торновое, где велико влияние человека, отмечено обеднение сообщества гельминтов рыжей полёвки.

*Сезонные изменения состава гельминтов.* Анализ сезонной динамики сообщества гельминтов рыжей полёвки показал, что наибольшее разнообразие паразитов отмечается у грызуна летом (13), менее разнообразно сообщество паразитов весной (9) и осенью (11).

Из обнаруженных у рыжей полёвки видов паразитов 5 встречаются на протяжении всего периода исследований. Это доминанты *H. polygyrus* (28.9) и *H. mixtum* (12.7), субдоминант *P. omphalodes* (2.1), адоминанты *T. muris* (0.2) и *C. annulosa* (0.1) (табл. 2).

**Таблица 2**

Сезонные изменения сообщества гельминтов рыжей полёвки  
Жигулевского государственного заповедника

Паразит	Весна (n = 30)	Лето (n = 45)	Осень (n = 30)
<i>P. elegans</i>	–	–	6.7±4.6/0.1±0.1
<i>C. vitta</i>	3.3±3.3/2.5±2.5	2.2±2.2/0.6±0.6	–
<i>P. omphalodes</i>	–	37.8±7.2/2.3±0.7	20.0±7.4/*0.7±0.5
<i>C. cricetorum</i>	3.3±3.3/0.1±0.1	13.3±5.1/0.1±0.1	–
<i>H. diminuta</i>	6.7±4.6/0.1±0.1	*28.9±6.8/*0.8±0.3	40.0±9.1/0.8±0.3
<i>R. straminea</i>	–	13.3±5.1/0.04±0.02	–
<i>T. polyacantha</i> , larvae	–	2.2±2.2/0.04±0.04	6.7±4.6/0.1±0.1
<i>H. mixtum</i>	46.7±9.3/1.3±0.5	*82.2±5.7/**3.7±0.4	86.7±6.3/5.0±1.2
<i>H. polygyrus</i>	66.7±8.8/7.7±3.4	86.7±5.1/7.4±1.2	**46.7±9.3/**5.0±3.0
<i>T. muris</i>	13.3±6.3/0.2±0.1	13.3±5.1/0.2±0.1	6.7±4.6/0.1±0.1
<i>S. montana</i>	13.3±6.3/10.0±7.0	–	6.7±4.6/3.1±2.7
<i>E. baccillatus</i>	–	4.4±3.1/0.2±0.1	3.3±3.3/0.2±0.2
<i>C. annulosa</i>	6.7±4.6/0.2±0.2	6.7±3.7/0.2±0.1	6.7±4.6/0.1±0.1
<i>M. muris</i>	–	24.4±6.5/1.0±0.4	*6.7±4.6/0.2±0.2
<i>M. moniliformis</i>	3.3±3.3/0.2±0.2	6.7±3.7/0.2±0.1	–
Всего видов	9	13	11

*Примечание.* В числителе – экстенсивность инвазии (ЭИ, %), в знаменателе – индекс обилия гельминтов (ИО, экз.); \* – достоверные различия при  $P < 0.05$ , \*\* – при  $P < 0.01$ , \*\*\* – при  $P < 0.001$ .

Рыжая полёвка активна в течение всего года. Сезонные изменения состава гельминтов грызуна связаны с особенностями спектра питания полёвки в разные сезоны года. Основу рациона рыжей полёвки на протяжении всего года составляет растительная пища, животный корм (наземные беспозвоночные) поедается редко, главным образом летом. Зимой доля животной пищи в рационе грызуна минимальна, что связано с периодом покоя беспозвоночных (Европейская рыжая полёвка..., 1981). Это снижает вероятность заражения рыжей полёвки гельминтами,

развитие которых протекает с участием промежуточных хозяев. Вероятность инвазии грызуна геогельминтами зимой минимальна в связи с неблагоприятными климатическими условиями этого сезона года (Киршенблат, 1951). Поскольку заражение хозяина паразитами новой генерации в этот период ограничено, гельминты старой генерации зимой полностью созревают и после откладки яиц элиминируют.

Общая зараженность грызуна гельминтами в весенний период составила 60.0%, 25.2 экз. Ранней весной основным кормом рыжей полёвки служат всходы травянистых растений и перезимовавшие наземные беспозвоночные (Аверин и др., 1979). В этот период начинается заражение рыжей полёвки трематодами *C. vitta*, цестодой *H. diminuta*, *C. cricetorum*, геонематодами *T. muris*, *S. montana*, *C. annulosa* и скребнем *M. moniliformis*. Отмечены высокие показатели инвазии полёвки геонематодами *H. mixtum*, *H. polygyrus* (см. табл. 2). Вероятно, заражение грызуна новыми генерациями этих геогельминтов наслаивается на раннюю инвазию.

В весенний период доминантным видом является *H. polygyrus* (20.5), к субдоминантам относятся *S. montana* (5.3), *H. mixtum* (2.5).

Общая зараженность грызуна гельминтами в летний период – 100.0%, 18.6 экз. Летом спектр питания рыжей полёвки наиболее разнообразен. Помимо зеленого корма, в рационе грызунов появляются свежие семена растений, ягоды, грибы и возрастает доля животного корма (Аверин и др., 1979). Кроме того, в летний период повышается количество стадий, осваиваемых рыжей полёвкой. Оба факта способствуют интенсивному заражению грызуна, как геогельминтами, так и паразитами со сложным циклом развития. Расширение сообщества гельминтов рыжей полёвки происходит за счет появления обычных и редких паразитов грызуна: цестод *P. omphalodes*, *R. straminea*, *T. polyacantha*, larvae, нематод *M. muris* и *E. baccillatus* (см. табл. 2).

В начале лета идет интенсивное заражение грызуна цестодой *P. omphalodes* и нематодой *M. muris*. Наблюдается увеличение зараженности цестодами *H. diminuta* и *C. cricetorum*, нематодами *H. mixtum* и *H. polygyrus*, о чем свидетельствует статистически достоверный рост показателей заражения полёвки этими гельминтами, кроме *C. cricetorum* и *H. polygyrus* (см. табл. 2). В отношении цестоды *H. diminuta* и нематоды *H. mixtum* различия достоверны как по показателю экстенсивности инвазии, так и по индексу обилия. Этот факт обусловлен активным питанием грызуна не только растительной пищей, но и наземными беспозвоночными (ногохвостками, насекомыми). В летний период доминантными видами паразитов рыжей полёвки являются *H. polygyrus* (38.0) и *H. mixtum* (18.1). К категории субдоминантов относятся *P. omphalodes* (5.2), *H. diminuta* и *M. muris* (по 1.4).

Общая зараженность рыжей полёвки гельминтами осенью составила 86.7%, 15.8 экз. Осенью потребление животного корма полёвкой уменьшается, что связано с разнообразием растительных кормов в этот период года (Аверин и др., 1979), поэтому из сообщества гельминтов грызуна выпадают редкие и единичные паразиты полёвки: трематода *C. vitta*, цестоды *R. straminea*, *C. cricetorum* и скребень *M. moniliformis*.

Осенью уменьшается зараженность грызуна цестодой *P. omphalodes* и нематодами *M. muris* и *H. polygyrus*. Об этом говорят статистически достоверные низ-

## СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ

кие показатели инвазии рыжей полёвки этими паразитами (см. табл. 2). В отношении *P. omphalodes* и *M. muris* это связано с сокращением доли животного корма в рационе грызуна в осенний период. Вероятно, промежуточные хозяева этих паразитов выпадают из спектра питания рыжей полёвки в этот сезон. Весной *P. omphalodes* и *M. muris* не зарегистрированы, что, по-видимому, связано с элиминацией гельминтов старой генерации в зимний период, а поступление новой генерации паразитов не происходит.

Низкие показатели заражения рыжей полёвки нематодой *H. polygyrus* в осенний период, вероятно, связаны с особенностями биологии паразита. Инвазионные личинки гельминта ведут свободный образ жизни, мигрируют в почву и локализуются на наземных растениях (Юшков, 1995). Неблагоприятные условия этого сезона года, главным образом низкая температура воздуха, оказывают существенное влияние на подвижность личинок нематоды.

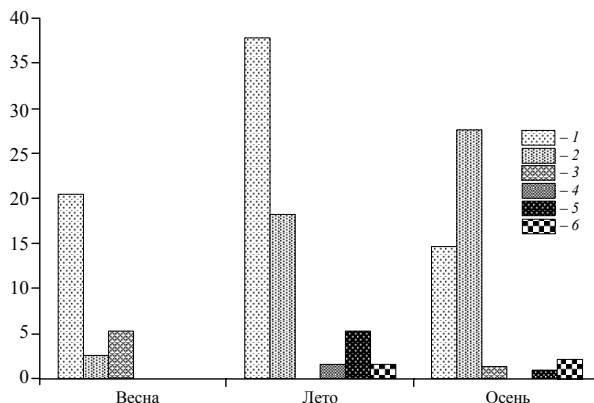
В осенний период у рыжей полёвки не встречается цестода *C. cricetorum*. Это говорит о том, что в летний период гельминт полностью созревает, у него формируются яйца, после откладки которых особи паразита элиминируют, а заражение грызуна новой генерацией цестоды осенью не происходит.

Исключения составляют цестода *H. diminuta* и нематода *H. mixtum*, заражение полёвки которыми осенью продолжается. Показатели заражения грызуна ими осенью достигают максимальных значений (см. табл. 2). Вероятно, это связано с особенностями биологии паразитов, для которых в это время складываются благоприятные условия: оптимальное сочетание абиотических (температура, влажность) и биотических (численность промежуточных хозяев) факторов.

В осенний период доминантными видами в сообществе гельминтов грызуна являются *H. mixtum* (27.4), *H. polygyrus* (14.7), *H. diminuta* (2.0), *S. montana* (1.3), *P. omphalodes* (1.0).

В сообществе гельминтов субпопуляции рыжей полёвки ЖГЗ состав и количество фоновых видов паразитов в разные сезоны года изменяются незначительно – от 3-х до 5-ти. Во все исследованные сезоны года доминантным видом являлась геонематода *H. polygyrus* (рисунок).

Цестода *H. diminuta*, нематоды *H. mixtum*, *H. polygyrus*, *T. muris*, *C. annulosa* встречаются у рыжей полёвки во все исследованные сезоны годы. Заражение рыжей полёвки цестодой *H. diminuta* связано с постоянным процессом потребления



Состав доминантных и субдоминантных видов сообщества гельминтов рыжей полёвки ЖГЗ по сезонам года (индекс Ковнацкого): 1 – *H. polygyrus*, 2 – *H. mixtum*, 3 – *S. montana*, 4 – *T. muris*, 5 – *P. omphalodes*, 6 – *H. diminuta*

грызуном имаго и личинок насекомых и многоножек. Это может происходить как случайно при поедании растительного корма, так и при непосредственном питании беспозвоночными. Тесный контакт грызуна с почвой и питание преимущественно растительной пищей на протяжении всего года приводят к интенсивному заражению рыжей полёвки геонематодами *H. mixtum*, *H. polygyrus*, *T. muris*, *C. annulosa* в период «весна – осень».

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сообщество гельминтов рыжей полёвки Самарской Луки включает в себя 23 вида паразитов. Основу сообщества паразитов грызуна составляют нематоды и цестоды. Трематоды и скребни относятся к редким и единичным паразитам полёвки.

Структура сообщества гельминтов отдельных субпопуляций рыжей полёвки различна в исследованных районах Самарской Луки, как по составу паразитов, так и по степени их доминирования, что обусловлено разными экологическими условиями стаций обитания грызуна.

Сообщество гельминтов рыжей полёвки характеризуется неустойчивостью в разные сезоны года (апрель – октябрь). Число фоновых видов гельминтов в разные сезоны года изменяется от 3-х до 5-ти. Во все исследованные сезоны года доминантным видом являлась геонематода *H. polygyrus*. Сезонные колебания числа видов гельминтов связаны с появлением (в летний период), либо выпадением (осенью) редких и единичных паразитов, передающихся главным образом через пищу.

Различия в зараженности рыжей полёвки гельминтами в разные сезоны года связаны как с особенностями биологии разных видов паразитов, так и с трофической адаптацией грызуна в условиях изменяющихся абиотических факторов. В разные сезоны года в рационе рыжей полёвки происходит изменение соотношения доли растительного и животного кормов, что влияет на зараженность грызуна теми или иными гельминтами. При инвазии рыжей полёвки геонематодами определяющее влияние имеют абиотические факторы (влажность среды и температура воздуха).

На структуру и состав сообщества гельминтов рыжей полёвки влияет целый ряд факторов, действующих в комплексе: особенности биологии паразитов, изменения абиотических условий, численность промежуточных хозяев, плотность и половозрастная структура популяции окончательного хозяина (рыжей полёвки).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аверин Ю.В., Лозан М.Н., Мунтяну А.И., Успенский Г.А.* Животный мир Молдавии. Млекопитающие. Кишинев: Штиинца, 1979. 188 с.

*Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П.* Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих / Карельский науч. центр РАН. Петрозаводск, 2007. 145 с.

*Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок: ВИНТИ, 1987. 64 с.

*Балашов Ю.С.* Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов // Паразитология. 2000. Т. 34, № 5. С. 361 – 369.

*Бугмырин С.В.* Эколого-фаунистический анализ паразитов мышевидных грызунов южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 18 с.



## СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ

- Васильев В.В.* Паразитофауна грызунов и насекомых из окрестностей Ленинграда // Учен. зап. Ленинград. гос. ун-та. Сер. биол. 1949. Т. 101, вып. 19. С. 73 – 81.
- Догель В.А.* Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.
- Европейская рыжая полёвка / Под ред. Н.В. Башениной. М.: Наука, 1981. 346 с.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С.* Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 123 с.
- Кулаева Т.М.* Материалы к паразитарной фауне рыжих полевок Татар. АССР // Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. наук. 1958. Т. 6. С. 137 – 142.
- Киришенблат Я.Д.* О возрастных и сезонных изменениях паразитофауны грызунов // Природа. 1951. № 5. С. 69 – 71.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Цестоды и трематоды. М.: Наука, 1978. 232 с.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы. М.: Наука, 1979. 270 с.
- Семенова Н.Н.* Экологический анализ гельминтофауны грызунов северной части Нижнего Поволжья // Паразитические животные Волгоградской области. Волгоград: Изд-во Волгогр. гос. пед. ин-та, 1969. С. 121 – 136.
- Семенова Н.Н.* Влияние некоторых экологических факторов на формирование гельминтофауны грызунов // Материалы науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М.: Наука, 1975. Вып. 27. С. 126 – 134.
- Скрябин К.И.* Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Смирнова М.И.* Гельминты мышевидных грызунов Сараловского участка Волжско-Камского заповедника // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. С. 157 – 164.
- Сурков В.С.* Сезонная динамика зараженности лесных полевок гельминтами на Сахалине // Зоол. журн. 1974. Т. LIII, вып. 2. С. 184 – 188.
- Тринклер О.К.* К гельминтофауне грызунов Ивановской и Горьковской областей // Учен. зап. Горьк. гос. пед. ин-та. 1960 (1961). Вып. 27. С. 102 – 107.
- Шалдыбин Л.С.* Гельминтофауна млекопитающих Мордовского Государственного заповедника // Учен. зап. Горьк. гос. пед. ин-та. Сер. зоол. 1964. Вып. 42. С. 52 – 81.
- Юшков В.Ф.* Гельминты млекопитающих. Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1995. Т. 3. 202 с.
- Poulin R.* Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities // J. Parasitology. 1998. Vol. 84, № 3. P. 485 – 490.

УДК 574.4:581.524.34

## ИЗМЕНЕНИЕ УПРУГОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ПОЛЕСИЙ К ПОЖАРНЫМ НАРУШЕНИЯМ

**А.В. Константинов**

*Государственный природный биосферный заповедник «Керженский»  
Россия, 603001, Нижний Новгород, Рождественская, 23, оф. 6-8  
E-mail: pisto@inbox.ru*

Поступила в редакцию 07.02.09 г.

**Изменение упругости экосистемы полесий к пожарным нарушениям.** – Константинов А.В. – Проведен ретроспективный анализ воздействия наиболее масштабных нарушений на структуру сосняков междуречья р. Черная и р. Пугай с конца XIX до начала XXI в. При совместном воздействии интенсивных рубок леса и пожаров на сосновые леса возник синергетический эффект и изменился пожарный режим: увеличилась суровость пожаров и частота опустошительных пожаров. Экосистема полесий, адаптированная к периодическим пожарам, в существенной степени утрачивает упругость к пожарным нарушениям, если возрастная структура популяций сосны становится относительно гомогенной, а в растительном покрове значительно преобладают сообщества, находящиеся на ранних стадиях сукцессии. Основной причиной крупнейшего опустошительного пожара, происшедшего в сосновых лесах Нижегородского Заволжья в 1972 г., является деятельность человека, а не природные и климатические особенности этой территории.

*Ключевые слова:* полесье, сосновый лес, упругость экосистемы, нарушения, синергетический эффект, частота пожаров, Керженский заповедник.

**Changes in pine forest ecosystem elasticity to fire disturbances.** – **Konstantinov A.V.** – Retrospective analysis of the influence of high disturbances on the pine forest structure in the territory between the Chernaya and Pugay rivers from the late 19 to early 21 century was carried out. Upon intense loggings and fires, a synergistic effect has arisen and the fire regime has changed, namely, the severity of fires and the frequency of devastating fires have increased. The ecosystem of pine forests on woody lowlands, somewhen adapted to periodic fires, loses its elasticity to fire disturbances to an essential degree if the age structure of pine populations becomes relatively homogeneous and the communities at early succession stages considerably prevail in the vegetative cover. The major cause of the largest devastating fire (1972) in the pine forests of the Nizhegorodskoye Zavolzhie is human activity rather than natural or climatic features of this territory.

*Key words:* pine forests on woody lowlands, elasticity of ecosystems, disturbances, synergistic effect, fire frequency, Kerzhensky reserve.

### ВВЕДЕНИЕ

«Стратегия» развития экосистем сходна со «стратегией» эволюции биосферы: усиление контроля над физической средой (или гомеостаз со средой) в том смысле, что система достигает максимальной защищенности от резких изменений среды. Но более или менее регулярные, но резкие физические возмущения могут поддерживать экосистему на некоторой промежуточной стадии развития. Таким физическим фактором может быть огонь. Целые биоты, такие как африканские степи и экосистемы чапарала на побережье Калифорнии, в Средиземноморье и в других районах, адаптировались к периодическим пожарам (Одум, 1986).

## ИЗМЕНЕНИЕ УПРУГОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ПОЛЕСИЙ

Полесья Русской равнины также можно отнести к экосистемам, адаптированным к периодическим пожарам. Возникновение здесь периодических пожаров признается многими исследователями вполне закономерным процессом, обусловленным климатическими и природными особенностями этой территории. В сосновых лесах в ходе филогенеза, протекающего в позднем кайнозое в условиях континентального климата и частых пожаров, сложился специфичный состав экобиоморф растений всех ярусов фитоценоза. В верхнем ярусе их доминирует пиропит-фанерофит сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* Linnaeus, 1753), а в травяно-кустарничковом ярусе преобладают относительно пожароустойчивые виды из групп гео- и гемикриптофитов (Смирнов, 1970, цит. по: Санников, 1992). С.Н. Санников (1992) отмечает, что при любой степени повреждения естественных древостоев сосны пожаром обеспечивается некоторый минимальный уровень инспермации территории гари и та или иная степень возобновляемости ценопопуляций сосны.

Однако в тех случаях, когда на экосистемы воздействуют более одного вида нарушений, сложенные эффекты этих воздействий могут привести к новому состоянию или непредсказуемым последствиям (Paine et al., 1998, цит. по: Dale et al., 2001).

В XX в. сосновые леса Нижегородского Заволжья, расположенные в восточной части полесий Русской равнины, подвергались воздействию двух наиболее масштабных нарушений – рубок леса и лесных пожаров. Так, например, в Семеновском лесхозе, расположенном в Нижегородском Заволжье, за два года (1950 и 1951 гг.) было вырублено 950 тыс. м<sup>3</sup> древесины, т. е. ежегодно вырубалось более трех расчётных лесосек (Константинов, 2004). А в 1972 г. пожарами было пройдено более 4000 км<sup>2</sup> лесов Нижегородской области, в том числе и в лесах Нижегородского Заволжья (Душа-Гудым, 1974).

Целью нашей работы была оценка сложного эффекта воздействия пожаров и рубок леса на сосновые леса Нижегородского Заволжья.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В этом исследовании слова «гарь» и «горельник» используются как два принципиально разных понятия. Под гарью понимается лесная площадь с древостоем, погибшим в результате *опустошительного пожара*. Горельник – лесная площадь с древостоем, частично погибшим в результате пожара. На гари могут находиться единичные деревья, поэтому горельник отличается от подобной гари полнотой древостоя: не менее 0.4 в молодняках и не менее 0.3 во всех остальных возрастных группах насаждений. Объединяет «гарь» и «горельник» слово «пожарище». Такой подход целесообразен также в связи с тем, что пожароустойчивость сосны с возрастом увеличивается до возраста естественной спелости (Мелехов, 1948).

Площадь пожарищ 1972 г. определялась на территории Керженецко-Людновского борово-болотного ботанико-географического подрайона хвойно-лесного района Горьковской (Нижегородской) области (Аверкиев, 1954), общая площадь этого подрайона составляет около 7500 км<sup>2</sup>. Пожарища 1972 г. выявлялись на космоснимках Landsat TM (30.05 – 20.07.1982 г. и 06.06.1983 г.; пространственное разрешение снимков 30 м) в результате экспертного визуального дешиф-

рирования космоснимков. В пределах этих пожарищ кроме гарей (на долю которых приходится около 90% от общей площади пожарищ) и горельников расположены открытые болота (на долю которых приходится около 1% от общей площади пожарищ), которые невозможно однозначно классифицировать (пройдены они огнем или нет) в рамках примененного метода.

Пространственно-временная динамика гарей определялась на территории междуречья<sup>1</sup> р. Большая Чёрная (здесь и далее с учётом р. Чёрной) и р. Пугай, которое является частью территории государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Общая площадь Междуречья составляет 136 км<sup>2</sup>. Ретроспективные сведения о состоянии сосняков, площади гарей и вырубок на территории Междуречья получены из материалов лесоустройства. Пространственно-временные изменения на территории Междуречья анализировались средствами ГИС (программы ArcView-3.3 и Quantum GIS), в частности использовался способ наложения (overlay). При помощи геоинформационной системы растровые изображения планов лесонасаждений различных туров лесоустройства совмещались с планом лесонасаждений последнего лесоустройства (1999 г.), при этом в качестве опорных точек использовались в основном пересечения квартальных просек. Эти данные служили в качестве графической основы для создания линейных и полигональных покрытий.

Для изучения нарушенности лесов использовался обобщающий показатель – коэффициент нарушенности, который основан на представлениях о характерных временах жизненного цикла лесных биогеоценозов, всегда направленного в сторону климакса или квазиклимакса. Биогеоценозы, находящиеся в климаксовом или квазиклимаксовом состоянии, имеют нулевую нарушенность, а лесные пустыри – полную; остальные в зависимости от своей структуры и состава имеют промежуточные показатели нарушенности (Шейнгауз, Шейко, 2001). Расчеты произведены для каждого тура лесоустройства, первичной единицей являлись лесохозяйственные выдела. Наруженность лесов Междуречья вычислена как средневзвешенная по доле каждого выдела. Динамика нарушенности проанализирована с использованием шкалы, разработанной для сосновых лесов Нижегородского Заволжья (Константинов, 2007).

При анализе и прогнозе динамики растительности использована концепция сукцессионной системы С.М. Разумовского (1999), в которую организованы все растительные ассоциации ботанико-географического района.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На территории Керженецко-Людновского борово-болотного ботанико-географического подрайона Нижегородской области площадь крупных пожарищ 1972 г. составляет 2775 км<sup>2</sup> или около 35% от площади этого района (рис. 1). Междуречье

---

<sup>1</sup> Междуречье – это внедолинная территория между двумя реками (Киреев, 1984); в данном случае это слово употребляется в более широком понятии. В состав территории, находящейся между р. Б. Чёрная и р. Пугай, включены кроме собственно междуречья долины рек; далее, для краткости, вся эта территория будет называться Междуречьем.

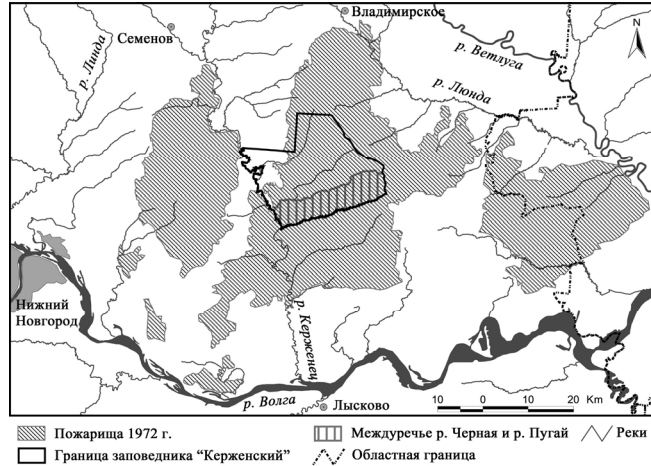
## ИЗМЕНЕНИЕ УПРУГОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ПОЛЕСИЙ

расположено в центральной части крупнейшего пожарища 1972 г. (1742 км<sup>2</sup>) на территории Нижегородской области.

Общая площадь сосняков на протяжении 100 лет (с конца XIX до конца XX в.) составляла около 70% от общей площади Междуречья, за исключением периода восстановления древостоев после крупнейшего пожара 1972 г. С конца XIX в. в течение 100 лет происходило постоянное увеличение площади сосновых молодняков (1-я группа возраста) в результате сокращения площади древостоев более старших возрастов (таблица).

Изменения в возрастной структуре сосняков происходили в основном в результате рубок лесов и пожаров.

Общая площадь гарей, возникавших с 1874 по 2003 гг., составляет 143 км<sup>2</sup> (Константинов, 2004), что на 7 км<sup>2</sup> больше, чем общая площадь Междуречья. Это связано с тем, что часть гарей неоднократно возникала на одних и тех же участках. Площадь каждой отдельно взятой гари составляет не более 8% от площади Междуречья за исключением гари 1972 г., площадь которой в 10 раз превышает этот показатель.



**Рис. 1.** Схема крупных пожарищ 1972 г. на территории Керженецко-Людновского борово-болотного ботанико-географического подрайона Нижегородской области (одно из пожарищ расположено и на территории республики Марий Эл)

Изменение площади сосняков по группам возраста на территории Междуречья, га

Возраст	Год					
	1899	1954	1967	1973	1983	1999
1-я группа	1560.9	2147.6	7005.9	64.9	7465.8	9047.7
2-я группа	4088.9	2664.3	469.2	76.1	153.0	356.2
3-я группа	2394.4	3629.3	996.7	26.8	24.7	64.0
4-я группа	1113.2	1174.2	1200.7	44.5	135.9	140.0

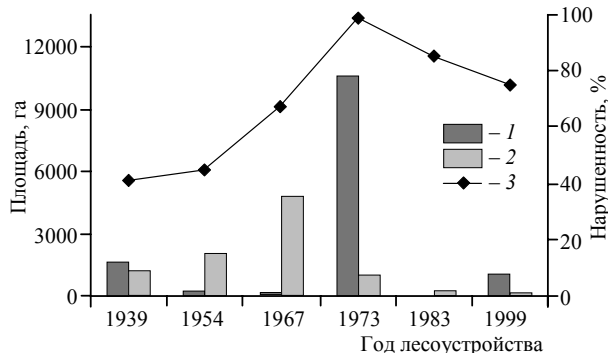
Наиболее интенсивные сплошные рубки леса на территории Междуречья в XX в. проводились в пятидесятые и шестидесятые годы. Суммарная площадь вырубок за эти два десятилетия составляет более половины (около 60%) от общей площади вырубок (94 км<sup>2</sup>), которые образовывались в течение всего прошлого столетия на территории Междуречья (рис. 2).

Динамика нарушенности лесов на территории Междуречья в течение столетия имела различную направленность. С начала XX в. и до сороковых годов нарушен-

ность практически оставалась постоянной, с сороковых годов и до начала семидесятых годов она резко возрастала (рис. 3), а с начала семидесятых годов и до конца XX в. снижалась.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Общая площадь пожаров в Нижегородской области по данным лесхозов за весь период их существования (1936 – 2007 гг.) составляет 7161 км<sup>2</sup> (Куприянов и др., 1995; отчетные данные Департамента лесного комплекса Нижегородской области за 1991 – 2007 гг.).



**Рис. 2.** Площади вырубок и гарей, возникавших в периоды между очередными турами лесоустройства (первый период – 1900 – 1939 гг., следующий – 1940 – 1954 гг. и т.д.), и изменение нарушенности лесов Междуречья: 1 – гари, 2 – вырубки, 3 – нарушенность лесов

Более половины (56%) от этой площади приходится на долю пожаров, произошедших всего за один 1972 г. Большая часть (более 60%) пожаров 1972 г. располагается на территории Керженецко-Люндовского борново-болотного ботанико-географического подрайона. По своим последствиям пожар 1972 г. для сосняков Междуречья был уникальным за последние как минимум 230 лет (Константинов, 2004).

По мнению авторов монографии «Леса и лесное хозяйство Нижегородской области» (Куприянов и др., 1995), основной причиной пожаров 1972 г. явилась засуха, а решающее влияние на распространение огня в 1972 г. оказал сильный ветер в ночь с 25 на 26 августа.

Известно, что засухи на исследуемой территории – это довольно частое явление (повторяемость засух до 30% (Мячкова, 1983, цит. по: Коломыц и др., 1995)) и что во время засух происходят крупные пожары. На территории Междуречья во время засух крупные гари возникали в 1921, 1972 и, возможно, в 1892 и 1939 гг. Но размеры гари, образовавшейся на территории Междуречья в 1972 г., существенно больше других, поэтому экстремальные погодные условия, в том числе и сильный ветер (во время пожара 1921 г. также отмечался сильный ветер (Курбатский, Валендик, 1974)), не могут быть основной причиной уникальности пожара 1972 г. Из всех ключевых факторов, определяющих параметры пожарного режима<sup>2</sup> экосистемы (климат, орография, рельеф, тип и структура растительности и др.), в течение XIX и XX вв. в первую очередь существенно изменилась деятельность человека. В результате интенсивных рубок леса произошли кардинальные изменения в

По мнению авторов монографии «Леса и лесное хозяйство Нижегородской области» (Куприянов и др., 1995), основной причиной пожаров 1972 г. явилась засуха, а решающее влияние на распространение огня в 1972 г. оказал сильный ветер в ночь с 25 на 26 августа.

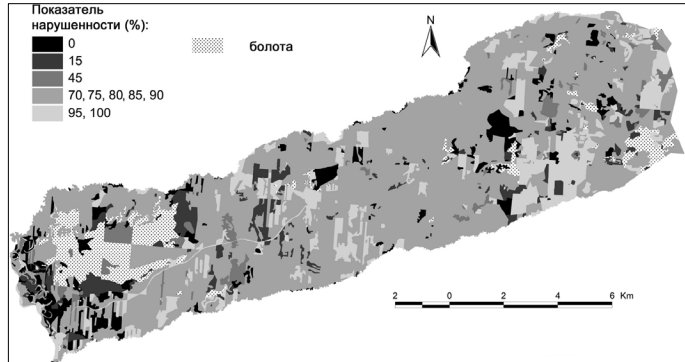
<sup>2</sup> Пожарный режим – это основные, долгосрочные параметры возникновения пожаров и их воздействие на экосистему (Fall, 1998).

## ИЗМЕНЕНИЕ УПРУГОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ПОЛЕСИЙ

возрастной и пространственной структуре сосняков, и поэтому деятельность человека является основной причиной возникновения крупнейшей гари 1972 г. на территории Междуречья.

При совместном воздействии на сосняки пожарных нарушений и интенсивных рубок леса возник эффект синергизма (Константинов, 2004) – интеграция двух (или более) факторов, действующих так, что их совместный эффект больше, чем сумма индивидуальных эффектов.

В прошлом в малонарушенных<sup>3</sup> сосновых лесах Междуречья в результате пожаров возникали горельники, в которых эдификаторный ярус сосны после лесных



**Рис. 3.** Нарушенность лесов Междуречья накануне пожара 1972 г. пожаров сохранялся (Константинов, Фуряев, 2004), и локальные гари. Этому способствовало преобладание в составе этих лесов наиболее пожароустойчивых сосновых древостоев (приспевающих и спелых). Периодические пожары, вызывающие образование горельников, повышали пожароустойчивость древостоев (происходило увеличение диаметра деревьев и толщины их коры). Также при этом исчезали условия для распространения верховых повалных пожаров (в результате уничтожения горючих материалов в нижних ярусах сосняков), возникновению которых способствует, как известно, вертикальная сомкнутость ярусов и пологое растительного покрова. В результате спонтанного развития лесов формировались древостои с так называемой пожароустойчивой структурой. На локальных гарях происходило не только успешное естественное возобновление сосны (как от стен леса, примыкавших к гари, так и единичных деревьев, сохранявшихся на гари (Константинов, 2004)), но и успешное формирование пожароустойчивых сосновых древостоев. Так, например, на гарях 1839 и 1840 гг. и на гари 1872 г., расположенных на территории Междуречья, произошло не только успешное естественное возобновление сосны, но и формирование пожароустойчивых 80 – 100-летних сосновых древостоев.

В середине XX в. на территории Междуречья в результате проведения концентрированных сплошных рубок с шириной лесосек до 500 м (Константинов, 2004) исчезли наиболее пожароустойчивые сосновые древостои и произошло

<sup>3</sup> Малонарушенный естественный лес – лес, в течение длительного времени развивающийся без катастрофических воздействий человека, в котором смена поколений деревьев происходит постепенно естественным путем, имеющий площадь, достаточную для функционирования естественных механизмов такой смены, и соответствующую им мозаику участков (Ярошенко, 1999).

ухудшение условий естественного возобновления сосны. На вырубках в результате искусственного и естественного возобновления возникали сосновые молодняки, которые в течение продолжительного периода времени (несколько десятков лет) сохраняли повышенную пожароопасность. Появились участки, где из-за частых опустошительных пожаров не успевал сформировываться пожароустойчивый сосновый древостой. Площадь лесных участков, имеющих низкую пожароустойчивость (сосновые молодняки) и высокую пожароопасность (сосновые молодняки и вырубки), постоянно увеличивалась. В итоге произошло существенное изменение возрастной и пространственной структуры сосняков Междуречья, а это, в свою очередь, привело к изменению пожарного режима. Изменение пожарного режима проявилось в существенном усилении суровости пожаров<sup>4</sup> (стали возникать гари) и частоты опустошительных пожаров (на гаях не успевал сформировываться пожароустойчивый сосновый древостой), а также в существенном увеличении размеров гарей (естественное возобновление сосны из-за больших размеров гарей ухудшалось или вовсе прекращалось), на которых отсутствовали семенные деревья сосны или их количество было недостаточным для эффективного естественного возобновления сосны.

Вывод, сделанный для территории Междуречья об основной роли человека в причинах возникновения и последствий опустошительного пожара 1972 г., вполне применим и в целом для сосновых лесов Нижегородского Заволжья, поскольку в этих лесах также проводились интенсивные сплошные рубки леса. С 1946 по 1966 гг. в европейской части РСФСР и районах Урала с 22% лесопокрытой площади и 18% эксплуатационных запасов от всех лесов СССР заготавливалось 70% общего плана заготовки древесины. Для выполнения сортиментного плана заготовки требовалось перерубать хвойные породы и недобирать лиственные, что и делалось. В 1968 г., например, в европейской части РСФСР и районах Урала переруб в хвойном хозяйстве по II группе лесов составил 8.5 млн м<sup>3</sup>, а в III группе лесов – 22 млн м<sup>3</sup> (Колданов, 1992).

Ожидается, что любая система упруга по отношению к нарушениям и изменениям, находящимся в пределах того нормального «репертуара», с которым она сталкивается на протяжении всего своего экологического времени. Упругость – это величина нарушения, которую экосистема может поглотить или сгладить, прежде чем ее структура будет кардинально трансформирована в другое состояние (Holling 1973, 1986, цит. по: Meffe, Carrol, 1997).

В XIX и начале XX в. экосистема полесий на территории Междуречья была достаточно упруга к пожарным нарушениям. Согласно гипотезе «импульсной пирогенной стабильности» (Санников, 1992, с. 207 – 208) природные популяции сосны способны успешно возобновляться, выживать и длительно доминировать в составе фитоценозов в условиях «циклически пожарного» режима среды. Эта стабильность обеспечивается мозаично-ступенчатой возрастно-высотной гетерогенной (обычно с разрывом поколений во времени не менее 30 – 60 лет) структурой

---

<sup>4</sup> Суровость пожара (fire severity) – это качественный показатель, характеризующий прямые (первичные) эффекты пожара на экосистему, и он оценивается через смертность и выживаемость растительности (Agee, 1993, цит. по: Fall, 1998).



## ИЗМЕНЕНИЕ УПРУГОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ПОЛЕСИЙ

популяций сосны. К концу XIX в. на территории Междуречья еще сохранялись сосновые древостои с подобной структурой (Отчёт по ревизии..., 1899).

Во второй половине XX в. экосистема полесий на территории Междуречья в существенной степени утратила упругость к пожарным нарушениям в результате катастрофических нарушений (рубок леса и пожаров). Возрастная структура популяций сосны стала относительно гомогенной и на территории Междуречья стали значительно преобладать по площади растительные сообщества, находящиеся на ранних стадиях сукцессии, когда экологические свойства местообитаний в основном определяются абиотическими факторами, а ценогическая среда недостаточна развита. В конце XX в. на территории Междуречья уже преобладали сосновые молодняки в возрасте 20 – 25 лет (Таксационное описание Черноозёрского лесничества, лесоустройство 1998 – 1999 гг.).

Если в прошлом для образования на территории Междуречья крупнейшей гари 1972 г. потребовалось возникновение синергетического эффекта при взаимодействии двух видов нарушений, то в настоящее время – после изменения пожарного режима на этой территории – для возникновения аналогичной гари будет достаточным «традиционного» для сосновых лесов пожарного нарушения. Это связано с тем, что значительную часть территории этих лесов занимают массивы сосновых молодняков, имеющие низкую пожароустойчивость и высокую степень пожарной опасности.

Известно, что синергизм ведет к точке бифуркации, за которой происходит или распад системы, или её переход в новое качество. В малонарушенных сосновых лесах Междуречья периодические пожары вызывали образование рецидивного субклимакса, в результате этого сосняки сохраняли свое постоянное господство в течение неопределенно долгого периода времени, но после широкомасштабных сплошных рубок леса и пожара 1972 г. произошло качественное изменение воздействия пожарных нарушений на сосновые леса Междуречья. Если произойдет очередной опустошительный пожар, рецидивный субклимакс в сосновых лесах Междуречья, по крайней мере, на отдельных участках, может смениться диаспорическим субклимаксом. Если же на протяжении достаточно продолжительного периода времени на территории Междуречья не будут происходить катастрофические нарушения, то произойдет существенное изменение возрастной и пространственной структуры сосняков и, как следствие, восстановление утраченного пожарного режима, характерного для малонарушенных сосновых лесов.

### ВЫВОДЫ

1. В XX в. при совместном воздействии на сосняки Междуречья интенсивных рубок леса и пожаров возник синергетический эффект, в результате произошло кардинальное изменение их структуры и, как следствие, изменение пожарного режима.

2. Пожарный режим малонарушенных сосновых лесов Междуречья в XIX в. характеризовался не сильными по суровости пожарами и редкими по частоте опустошительными пожарами: а) возникали горельники и локальные гари, а небольшие размеры гарей и (или) достаточное количество единичных семенных со-

сных деревьев на гаях не препятствовали эффективному естественному возобновлению сосны; б) на локальных гаях формировывался пожароустойчивый сосновый древостой.

3. Изменение пожарного режима в нарушенных сосновых лесах Междуречья проявилось в существенном увеличении суровости пожаров, частоты опустошительных пожаров и размеров гарей, на которых отсутствовали единичные семенные деревья сосны или их количество было недостаточным для эффективного естественного возобновления сосны: а) стали возникать гари; б) на гаях не успевал формировываться пожароустойчивый сосновый древостой; в) естественное возобновление сосны ухудшалось или прекращалось.

4. Экосистема полесий на территории Междуречья во второй половине XX в. в существенной степени утратила упругость к пожарным нарушениям в результате того, что возрастная структура популяций сосны стала относительно гомогенной и стали преобладать по площади растительные сообщества, находящиеся на ранних стадиях сукцессии, когда экологические свойства местообитаний в основном определяются абиотическими факторами, а ценотическая среда недостаточна развита. В результате этих изменений стала возможной смена рецидивного субклимакса на диаспорический субклимакс в случае возникновения очередного опустошительного пожара (аналогичного пожару 1972 г.), по крайней мере, на отдельных участках Междуречья. Этот вывод применим и к другим сосновым лесам Нижегородского Заволжья, пройденных опустошительными пожарами в 1972 г. и позже.

5. Основной причиной возникновения опустошительного пожара 1972 г., вызвавшего образование обширных гарей в сосновых лесах Нижегородского Заволжья, является деятельность человека (интенсивные рубки леса), а не природные и климатические особенности этой территории.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аверкиев Д.С.* История развития растительности Горьковской области и ее ботанико-географическое деление // Учен. зап. Горьк. гос. ун-та. 1954. Вып. XXV. С. 119 – 136.

*Душа-Гудым С.И.* Пожарная опасность и горимость лесов Горьковской области // Лесное хозяйство. 1974. № 11. С. 83 – 87.

*Киреев Д.М.* Эколого-географические термины в лесоведении (словарь-справочник). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 182 с.

*Колданов В.Я.* Очерки истории советского лесного хозяйства. М.: Экология, 1992. 254 с.

*Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Колкутин В.И., Юнина В.П., Сидоренко М.В., Орлова М.В., Сурова Н.А.* Экология ландшафтов Волжского бассейна в системе глобальных изменений климата (прогнозный Атлас-монография). Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 1995. 163 с.

*Константинов А.В.* Жаровой лес. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2004. 70 с.

*Константинов А.В.* Динамика нарушенности лесов заповедника «Керженский» // О состоянии и перспективах развития сети ООПТ в республике Алтай: Материалы Междунар. науч.-практич. конф. / Петровская академия наук и искусств. Горно-Алтайск, 2007. С. 148 – 150.

*Константинов А.В., Фуряев В.В.* Пожароустойчивость сосняков Низменного Заволжья // Лесное хозяйство. 2004. № 6. С. 29 – 31.

*Куприянов Н.В., Веретенников С.С., Шишов В.В.* Леса и лесное хозяйство Нижегородской области. Н. Новгород: Волго-Вятское кн. изд-во, 1995. 350 с.

## ИЗМЕНЕНИЕ УПРУГОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ПОЛЕСИЙ

- Курбатский Н.П., Валендик Э.Н.* Еще раз к опыту прошлого // Лесное хозяйство. 1974. № 3. С. 56 – 60.
- Мелехов И.С.* Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гос. лесотехн. изд-во, 1948. 126 с.
- Одум Ю.* Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Отчёт по ревизии хозяйства Лыковской дачи Лыковского лесничества, хозяйственная часть «В» Семёновского уезда Нижегородской губернии, т. 4. 1899. ГАНО. Ф. 55. Оп. 209.
- Разумовский С.М.* Избранные труды: Сб. науч. ст. / Сост. К.В. Киселева, О.Г. Чертов, Е.М. Веселова. М.: КМК Scientific Press, 1999. 560 с.
- Санников С.Н.* Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.
- Шейнгауз А.С., Швейко С.В.* Динамика нарушенности лесного покрова юга Дальнего Востока // Лесоведение. 2001. № 2. С. 3 – 8.
- Ярошенко А.Ю.* Европейская тайга на грани тысячелетий. М.: Гринпис России, 1999. 66 с.
- Dale V.H., Joyce L.A., McNulty S., Neilson R.P., Ayres M.P., Flannigan M.D., Hanson P.J., Irland L.C., Lugo A.E., Peterson C.J., Simberloff D., Swanson F.J., Stocks B.J., Wotton B.M.* Climate change and forest disturbances // BioScience. 2001. Vol. 51, № 9. P. 723 – 734.
- Fall J.G.* Reconstructing the historical frequency of fire: a modeling approach to developing and testing methods // Research project submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of master of natural resources management / Simon Fraser University. Burnaby, 1998. 102 p.
- Meffe G.K., Carroll C.R.* Principles of conservation biology. N.Y.: Sinauer Associates Inc. Publ., 1997. 729 p.

УДК 574.583(282.2:47)+574.5(282.2)

**ПЛАНКТОН И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОТОКОВ  
НА РАЗНЫХ ТИПАХ ТЕРРИТОРИЙ  
(на примере Воронежской области)**

**А.В. Крылов<sup>1</sup>, А.В. Романенко<sup>1</sup>, Д.В. Транквилевский<sup>2</sup>,  
М.И. Чубирко<sup>3</sup>, Ю.И. Степкин<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок  
E-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

<sup>2</sup> *ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Воронежской области»  
Россия, 394038, Воронеж, Космонавтов, 21  
E-mail: dtrankvilevskij@yandex.ru*

<sup>3</sup> *Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей  
и благополучия человека по Воронежской области  
Россия, 394038, Воронеж, Космонавтов, 21А*

Поступила в редакцию 15.01.09 г.

**Планктон и экологическое состояние водотоков на разных типах территорий (на примере Воронежской области).** – Крылов А.В., Романенко А.В., Транквилевский Д.В., Чубирко М.И., Степкин Ю.И. – Показаны различия сообществ бактерио- и зоопланктона малых и средних водотоков Воронежской области на территориях, выделенных по признакам развития природных процессов и последствиям хозяйственной деятельности человека. Наибольшее воздействие оказывает эродированность почв, а также загрязнение поверхностных вод промышленно-коммунальными стоками и ядохимикатами. На количественный и качественный состав планктона локальных участков водотоков влияет скорость течения, загрязнение органическими и биогенными веществами и степень зарастания макрофитами.

*Ключевые слова:* бактериопланктон, зоопланктон, число видов, численность, биомасса, территория водосбора.

**Plankton and ecological status of water currents on territories of various types (with the Voronezh region as an example).** – Krylov A.V., Romanenko A.V., Trankvilevsky D.V., Chubirko M.I., and Stepkin J.I. – Distinctions in the bacterioplankton and zooplankton communities of small and medium water currents in the Voronezh region on several territories selected on the basis of natural process development and human economic activity consequences are shown. The degree of soil erosion and surface waters pollution with artificial wastes and chemicals render the greatest influence. The quantitative and qualitative structure of the plankton in local sites of water currents is influenced by water flow speed, organic and biogenic pollution, and macrophyte development.

*Key words:* bacterioplankton, zooplankton, number of species, abundance, biomass, drainage region.

## **ВВЕДЕНИЕ**

В последнее время пристальное внимание уделяется изучению гидрологического, химического и биологического режима малых и средних рек. Причин такому явлению несколько. Во-первых, по сравнению со всеми типами водных объек-

## ПЛАНКТОН И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОТОКОВ

тов они относительно слабо изучены и оставляют достаточно широкое поле для деятельности по более полному представлению сведений о биоресурсном потенциале и биоразнообразии пресноводных экосистем. Во-вторых, результаты исследований на малых и средних реках позволяют раскрыть как вопросы фундаментальной экологии и гидробиологии, так и их важные прикладные аспекты – грамотную организацию мониторинга, природопользования и охраны природных объектов. В-третьих, экосистемы малых и средних рек наиболее быстро и ярко реагируют на антропогенные и естественные нарушения, а экологическое состояние водотоков тесно связано с ландшафтом бассейна, что обуславливает их уязвимость при чрезмерном использовании не только водных ресурсов, но и освоении водосбора (Чубирко и др., 2000). Таким образом, они являются индикаторами экологического состояния территорий в зависимости от интенсивности хозяйственной деятельности человека. Необходимо отметить, что в настоящее время малые и средние водотоки испытывают наиболее мощную рекреационную нагрузку, а в регионах с развитым и/или интенсивно развивающимся сельским хозяйством, к которым относится Воронежская область, – влияние избыточного поступления взвеси, органических и биогенных веществ.

Основная цель работы – анализ бактерио- и зоопланктона малых и средних рек Воронежской области на территориях водосборов, типизированных по условиям развития природных процессов и результатам последствий хозяйственной деятельности человека. Кроме этого в рамках работы исследовали реакцию планктона локальных участков рек на зарегулирование, точечное и рассеянное загрязнение, высокую степень зарастания макрофитами, изменение скорости течения воды, а также выявляли корреляционные связи между характеристиками развития бактерио- и зоопланктона.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первичный материал собран в мае и июле 2008 г. на 17 малых и средних реках Воронежской области. Обследовали участки среднего течения – выше зон разлива принимающей реки, чтобы исключить влияние водотоков-приемников. Основные сборы проводили на незарегулированных участках при скоростях течения не более 0.25 м/с; исключение составляли специальные сборы на отдельных участках водотоков с целью изучения реакции планктона на зарегулирование, точечное и рассеянное загрязнение, высокую степень зарастания макрофитами, изменение скорости течения воды.

Интегральные пробы бактериопланктона собирали мерным сосудом 1 л с разных биотопов медиали и рипали участка реки длиной 20 – 50 м (всего 10 л); на этих же биотопах с помощью ведра объемом 5 л через газ с размером ячеи 64 мкм процеживали от 40 до 100 л воды для сбора проб зоопланктона. Методом эпифлюоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ (Porter, Feig, 1980) в лабораторных условиях были получены количественные и структурные характеристики бактериопланктона: численность, биомасса, доля групп бактерий, различающихся по форме и объему клеток. Камеральную обработку проб зоопланктона проводили согласно принятой в гидробиологии методике (Методика

изучения..., 1975). Для оценки состояния зоопланктона использовали широко применяемые характеристики: число видов, численность, биомасса, доля таксономических групп, индексы видового разнообразия Шеннона (рассчитанные по численности и по биомассе), сапробности Пантле – Букк в модификации Сладечека (Pantle, Buck, 1955; Sladěček, 1971), коэффициент трофности (Мязметс, 1980).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Бактерио- и зоопланктон рек территорий, типизированных по развитию природных процессов.* Было выделено VI типов водосборных площадей (Смольянинов и др., 2007). Территории I и II типов (по которым протекают реки Хава, Усманка, Хворостань, Игорец, Березовка, Токай, Елань, Савала, Карачан) отличаются малой степенью развития почвенно-эрозийных процессов и зарастающей макрофитами рипалью. На водосборах III – V типов (реки Ведуга, Девица, Потудань, Черная Калитва, Богучарка) отмечена относительно высокая крутизна склонов и слабая залесенность, что вызывает интенсивные почвенно-эрозийные процессы. На территории VI типа (реки Толучеевка, Белая) – крутые склоны, распространены меловые породы и ледниковые суглинки, развиты почвенно-эрозийные процессы.

К сожалению, не были собраны пробы бактериопланктона на водотоках территории I типа. На реках большинства исследованных территорий численность и биомасса микроорганизмов существенно не отличалась, минимальные величины были характерны для водотоков территории VI типа, характеризующихся наибольшими скоростями течения из-за крутых уклонов русел (табл. 1). По величинам численности микроорганизмов реки территорий II – V типов характеризовались как «умеренно загрязненные», реки территории VI типа – «удовлетворительной чистоты» (Оксиюк и др., 1993). Основу общей численности и биомассы бактериопланктона на реках большинства территорий составляли одиночные свободноживущие бактерии – соответственно 62.2 – 86.7 и 47.6 – 59.9%. Однако на водотоках территорий III – VI типов их доля была минимальной, здесь заметно возрастала роль палочковидных форм размером  $\geq 2.5$  мкм и бактерий, ассоциированных с частицами детрита – соответственно 17 – 50.6 и 44.3 – 50.6% против 12.3 и 34.4% на реках территории II типа.

Максимальным разнообразием отличался зоопланктон рек, протекающих по территории I типа, в водотоках на других типах водосборов разнообразие было крайне низким (табл. 2). Основу видового состава зоопланктона в реках территорий I и II типов составляли ветвистоусые ракообразные, на остальных – коловратки.

Наибольшие численности зоопланктона отмечены в реках с водосборами II и IV типов, наименьшие – VI (см. табл. 2). Основу численности в реках на территории I типа составляли Cladocera при доминировании *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller); на территориях II – III типов – Copepoda за счет массового развития ювенильных Cyclopoida, *Eucyclops serrulatus* (Fischer); на территориях IV – V типов – Rotifera за счет представителей рода *Euchlanis*; на территории VI типа обилие всех таксономических групп беспозвоночных было примерно одинаковым, доминировали циклопы ювенильных стадий, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Pleuroxus aduncus* (Jurine).

ПЛАНКТОН И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОТОКОВ

Таблица 1

Средние величины показателей развития бактериопланктона рек на территориях, выделенных по развитию природных процессов

Показатель		Тип территории				
		II	III	IV	V	VI
Численность, 10 <sup>3</sup> кл/мл	Одиночные	4620.8	3160.5	2599.5	3007.9	1929.0
	На детрите	475.9	1812.0	333.5	3007.9	287.7
	Нити	12.2	5.1	17.2	5.7	4.4
	Микроколонии	39.7	1.7	2.9	10.1	3.2
	Палочковидные	179.3	100.3	202.7	91.5	130.8
	Всего	5327.8	5079.5	3155.7	6123.1	2355.1
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Одиночные	456.5	317.8	393.4	276.7	210.3
	На детрите	45.1	164.8	22.6	231.6	27.3
	Нити	41.4	12.2	37.9	10.4	11.2
	Микроколонии	2.4	0.8	0.2	0.4	1.2
	Палочковидные	216.9	107.5	268.8	62.7	150.0
	Всего	762.3	603.1	722.8	581.8	400.0
Объем, мкм <sup>3</sup>	Одиночные	0.110	0.102	0.149	0.092	0.109
	На детрите	0.107	0.083	0.068	0.077	0.095
	Нити	2.776	2.802	2.186	1.811	2.567
	Микроколонии	0.052	0.167	0.039	0.042	0.393
	Палочковидные	1.221	1.016	1.337	0.685	1.146

По биомассе первенствовали сообщества рек на территориях II и I типов (см. табл. 2). Основу биомасс зоопланктона водотоков с водосборами I, II, V и VI типов составляли ветвистоусые рачки за счет развития представителей семейства Chydoridae и *Scapholeberis mucronata*. В реках территорий III и IV типов преобладали веслоногие ракообразные при доминировании науплиусов и копепоидов Cyclopoidea, *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus* (Sars), *E. macruroides* (Lilljeborg), *Macrocyclus albidus* (Jurine).

Таблица 2

Средние величины показателей развития зоопланктона рек на территориях, выделенных по развитию природных процессов

Тип	Sp	N	B	От общей N, %			От общей B, %			H <sub>N</sub>	H <sub>B</sub>	S	E
				Rotifera	Copepoda	Cladocera	Rotifera	Copepoda	Cladocera				
I	14	9523	0.145	8.0	35.5	56.5	1.1	19.8	79.1	2.97	2.59	1.72	0.6
II	7	12957	0.483	18.7	45.9	35.4	6.3	37.7	56.0	2.13	1.79	1.63	1.0
III	6	962	0.010	35.0	47.1	17.8	14.2	50.3	35.5	2.01	1.63	1.71	1.5
IV	6	12831	0.046	58.3	40.3	1.4	28.7	65.3	6.0	1.51	1.63	1.14	1.2
V	5	4280	0.031	50.7	31.9	17.3	6.0	42.3	51.7	1.90	1.15	1.66	2.9
VI	4	413	0.002	34.3	30.0	35.7	10.1	30.6	59.3	2.07	1.26	1.56	2.3

Примечание. Sp – число видов; N – численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>; B – биомасса, г/м<sup>3</sup>; H<sub>N</sub> – индекс Шеннона, рассчитанный по численности; H<sub>B</sub> – индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе; S – индекс сапробности; E – коэффициент трофности.

В большинстве водотоков отмечена низкая выравненность сообществ по биомассе, лишь реки территорий I и II типов отличались относительно высокими ве-

личинами индекса Шеннона (см. табл. 2). По индексу сапробности воды рек на всех типах территорий характеризовались как  $\beta$ -мезосапробные, а по величине коэффициента трофности водотоки с водосборами I типа относились к мезотрофным, II – к мезо-эвтрофным, III – VI – к эвтрофным (см. табл. 2).

*Бактерио- и зоопланктон рек на территориях, типизированных по результатам последствий хозяйственной деятельности человека на природную среду.* Территория области была разделена на пять типов (Смольянинов и др., 2007), на четырех из которых были проведены исследования (II – V). Территория II типа (по которому протекают реки Ведуга, Трещевка, Девица, Потудань) характеризуется высоким показателем эродированности почв, однако здесь небольшие показатели безвозвратных потерь водных ресурсов и загрязнения поверхностных вод. Территория III типа (реки Черная Калитва, Богучарка, Толучеевка) отличается наибольшим ухудшением качества земельных ресурсов. На территории IV типа (реки Усманка, Хава, Хворостань, Токай, Елань, Савала, Карачан) низкий показатель эродированности почвы и площади оврагов. Необходимо отметить, что большая часть исследованных участков рек, протекающих по территории IV типа, отличалась медленным течением воды и обилием зарослей высших водных растений. Территория V типа (реки Березовка, Икорец, Белая) характеризуется крутыми склонами и ухудшением состояния водных ресурсов за счет сокращения подземного стока.

Наиболее высокие численности и биомассы бактерий были зарегистрированы в реках на территории IV типа, низкие – соответственно III и V типов (табл. 3). По величинам общей численности микроорганизмов реки территорий III и V типов относились к «слабо загрязненным», реки территорий II и IV типов – к «умеренно загрязненным» (Оксиук и др., 1993). Основной вклад в общую численность и биомассу микроорганизмов вносили одиночные свободноживущие клетки – 62.2 – 86.4 и 52.5 – 62.0% соответственно. Однако в водотоках, протекающих по территориям с высоким показателем эродированности почв (II тип территорий) и ухудшением качества земельных ресурсов (III тип территорий) существенную долю составляли палочковидные формы размером  $\geq 2.5$  мкм и развивающиеся на детрите клетки: 31 и 37.6% от общей численности и 43.4 и 45.1% от общей биомассы. В то же время на водотоках с низким показателем эродированности почв и площади оврагов на водосборах (IV тип территорий) их доля была соответственно 12.8 и 32.9%, а при повышенных скоростях течения (V тип территорий) они составляли соответственно 15.4 и 34.8%.

Наибольшее число видов зоопланктов зафиксировано в реках с водосборами IV и V типов, при этом в водотоках территории IV типа основу составляли ветвистоусые ракообразные, на остальных – коловратки (табл. 4).

Зоопланктон рек исследованных территорий различался по численности: наибольшие величины характерны для водотоков территории IV типа, наименьшие – II и V типов (см. табл. 4). Основу численности зоопланктов в реках с водосборами II и IV типов составляли веслоногие ракообразные, доминировали науплиусы и копеподиты циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus*, в реках с водосборами III типа – коловратки за счет представителей родов *Keratella*, *Brachionus*, *Euchlanis*,



ПЛАНКТОН И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОТОКОВ

*Mytilina mucronata* (Müller), *Cephalodella catellina* Müller, V типа – коловратки и веслоногие рачки при господстве *Euchlanis dilatata*, *Notholca acuminata* (Ehrenberg), *Eucyclops serrulatus*.

Таблица 3

Средние величины показателей развития бактериопланктона рек на территориях, выделенных по результатам последствий хозяйственной деятельности человека

Показатель		Тип территории			
		II	III	IV	V
Численность, 10 <sup>3</sup> кл/мл	Одиночные	3160.5	2534.0	5210.3	3645.5
	На детрите	1812.0	990.7	590.5	497.0
	Нити	5.1	11.1	13.0	17.0
	Микроколони	1.7	4.8	38.5	44.5
	Палочковидные	100.3	156.9	178.9	176.6
	Общее	5079.5	3697.4	6031.3	4380.4
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Одиночные	317.8	318.4	519.9	319.0
	На детрите	164.8	76.0	55.8	26.3
	Нити	12.2	24.3	40.4	61.3
	Микроколони	0.8	0.5	2.2	4.4
	Палочковидные	107.5	187.6	219.7	179.3
	Общее	603.1	606.8	837.9	590.2
Объем, мкм <sup>3</sup>	Одиночные	0.102	0.125	0.112	0.089
	На детрите	0.083	0.077	0.112	0.061
	Нити	2.802	2.187	2.583	3.574
	Микроколони	0.167	0.128	0.050	0.093
	Палочковидные	1.016	1.126	1.229	1.073

Максимальные биомассы зоопланктона зарегистрированы в реках территории IV типа, где наибольшего обилия достигали Cladocera за счет развития *Chydorus sphaericus*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller), *Ceriodaphnia pulchella* Sars (см. табл. 4). В водотоках остальных типов территорий биомасса была меньше в 18 – 55 раз, преобладали Copepoda, доминировали copepodиты циклопов, представители родов *Eucyclops* и *Macrocyclus*. Исключение составлял зоопланктон рек, протекающих по территории V типа, где основу биомассы составляли ветвистоусые рачки за счет развития представителей семейства хидорид.

Таблица 4

Средние величины показателей развития зоопланктона рек на территориях, выделенных по результатам последствий хозяйственной деятельности человека

Тип	Sp	N	B	От общей N, %			От общей B, %			H <sub>N</sub>	H <sub>B</sub>	S	E
				Rotifera	Copepoda	Cladocera	Rotifera	Copepoda	Cladocera				
II	6	962	0.010	35.0	47.1	17.8	14.2	50.3	35.5	2.01	1.63	1.71	1.5
III	5	7589	0.031	50.4	35.6	14.0	18.3	50.9	30.8	1.75	1.42	1.58	1.9
IV	8	15193	0.550	13.6	46.9	39.6	2.9	37.1	60.0	2.22	1.92	1.66	0.7
V	7	1180	0.015	36.6	36.3	27.1	18.9	31.4	49.7	2.14	1.59	1.55	2.0

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2.

Наибольшие величины индекса Шеннона были характерны для сообществ рек, находящихся на территории IV типа (см. табл. 4). По индексу сапробности воды рек всех типов территорий относились к  $\beta$ -мезосапробным, по величине коэффициента трофности – к эвтрофным, исключение составляли водотоки на территории IV типа, характеризующиеся как мезотрофные (см. табл. 4).

**Таблица 5**

Корреляционные зависимости развития бактерио- и зоопланктона ( $P \leq 0.05$ )

Бактерио-Зоо-	Sp				N				B				$N_{Ros}\%$	$B_{Ros}\%$	$H_N$	$H_B$	E	
	Rot.	Cop.	Clad.	Всего	Rot.	Cop.	Clad.	Всего	Rot.	Cop.	Clad.	Всего						
Численность	Общая	–	0.57	–	0.59	0.81	0.80	0.82	0.81	0.79	0.78	0.79	0.79	–	–	0.52	–	–
	Одиночные	–	0.63	0.50	0.66	0.84	0.84	0.85	0.84	0.82	0.82	0.82	0.82	–	–	0.56	–	–
	На детрите	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.54	0.53	–	0.73
	Нити	0.52	–	0.45	0.59	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.50	0.49	–
	Микроколони	–	0.69	–	0.50	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	–	–	0.47	–	–
Биомасса	Палочковидные	–	–	0.50	0.49	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.51
	Общая	0.70	–	0.48	0.62	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.53	0.54	–
	Одиночные	0.65	–	0.47	0.56	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.45	0.54	–
	На детрите	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.54	0.65	–	0.75
	Нити	–	0.69	–	0.56	0.89	0.89	0.89	0.89	0.88	0.88	0.88	0.88	–	–	0.53	–	–
Объем	Микроколони	–	0.64	–	0.50	0.84	0.83	0.84	0.84	0.83	0.82	0.83	0.83	–	–	0.50	–	–
	Одиночные	–	-0.65	–	–	-0.52	-0.53	-0.54	-0.53	-0.53	-0.53	-0.53	–	–	–	–	–	–
	Нити	–	0.70	–	–	0.88	0.88	0.87	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	–	–	–	–	–
	Микроколони	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.67	–	–	–

*Примечание.* Rot. – Rotifera; Cop. – Copepoda; Clad. – Cladocera; прочерк – отсутствие достоверных корреляционных связей. Остальные условные обозначения см. табл. 2.

*Бактерио- и зоопланктон локальных участков водотоков.* Среди основных факторов, оказывающих влияние на зоопланктон локальных участков рек, в первую очередь необходимо назвать скорость течения. Так, при замедлении скорости течения с  $\sim 0.25$  до  $\sim 0.05$ – $0.1$  м/с в толще воды возрастала численность и биомасса бактерий (с 5779 до  $11171 \times 10^3$  кл/мл и с 654 до 1250 мг/м<sup>3</sup>), в зоопланктоне увеличивалось число видов (с 7 до 19), возрастала его численность (с 0.7 до 14.1 тыс. экз./м<sup>3</sup>), биомасса (с 0.06 до 0.16 г/м<sup>3</sup>) и доля Cladocera (с 0 до 56% по численности и с 0 до 85% по биомассе). Кроме того, повышалась выравненность (до величин индекса Шеннона  $>2.0$  бит), величина коэффициента трофности (до показателей, характерных для эвтрофных вод), доля индикаторов высокотрофных вод. Впрочем, все эти изменения были вызваны не просто снижением скорости потока, но усилением процессов седиментации и влиянием избыточного количества биогенных и органических веществ, поступающих с водосборов, на большинство которых ведется интенсивная сельскохозяйственная деятельность без соблюдения водоохраных зон. Все это вызывало увеличение степени зарастания макрофитами участков рек с медленным течением воды, на которых развивались фитофильные виды – *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia pulchella*. При увеличении скорости течения до величин более 0.25 м/с в планктоне наблюдались обратные процессы изменений.

Кроме этого, на планктон и экологическое состояние рек оказывало влияние прямое и рассеянное поступление сточных вод. В частности, в черте г. Россошь в

## ПЛАНКТОН И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОТОКОВ

р. Черная Калитва по сравнению с участком водотока выше населенного пункта возрастала численность (в 1.6 раза) и биомасса (в 1.8 раза) бактериопланктона. При изучении влияния сточных вод г. Усмань (Липецкая область) на экологическое состояние р. Усманка выяснено, что они способствуют практически 100%-ному зарастанию участка реки (не менее 150 м) макрофитами. Среди зарослей высших водных растений наблюдалась высокая численность и биомасса бактерио- и зоопланктона ( $15364 \times 10^3$  кл/мл и 240 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 1148 мг/м<sup>3</sup> и 9.4 г/м<sup>3</sup> соответственно), в зоопланктоне, кроме крупных фитофильных рачков, доминировали индикаторы вод с высоким содержанием органических и биогенных веществ – коловратки р. *Brachionus* (до 38% от общей численности). Формирование мощной буферной зоны из зарослей макрофитов и зоопланктонов-фильтраторов способствовало интенсивному биологическому самоочищению загрязняемых вод. Благодаря этому на территории Воронежской области (Воронежский государственный биосферный заповедник) в реке снижалась численность бактерий, в том числе и клеток, развивающихся на детрите, зоопланктонов (до  $3390 \times 10^3$  кл/мл и 0.2 тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно), биомасса (до 672 мг/м<sup>3</sup> и 0.001 г/м<sup>3</sup> соответственно), доля ветвистых рачков (до 12.5%) и индикаторов загрязненных вод (до 6.5%). Однако зарегулирование стока реки в районе центральной усадьбы заповедника вызывало увеличение количества планктонных организмов, что особенно ярко проявлялось в сообществе бактериопланктона, численность которого возрастала до  $6607 \times 10^3$  кл/мл, биомасса – до 1118 мг/м<sup>3</sup>, в то время как численность зоопланктона увеличивалась лишь до 1.0 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса – до 0.01 г/м<sup>3</sup>.

*Корреляционные зависимости между показателями бактерио- и зоопланктона.* Как известно, бактерио- и зоопланктон имеют тесную трофическую связь. Результаты наших исследований показывают, что увеличение общей численности бактерий способствует возрастанию числа видов, численности и биомассы всех таксономических групп зоопланктонов и выравниванию сообществ (табл. 5). При этом роль клеток, отличающихся по форме и объему, различна. В частности, ведущее значение имеет численность и биомасса микроколоний, численность одиночных и нитевидных клеток. В свою очередь, трофическая деятельность зоопланктонов способствует преобладанию одиночных клеток, отличающихся меньшим объемом, а также наиболее крупных форм нитевидных клеток. Увеличение коэффициента трофности, а также доли коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона – показателей, характеризующих изменения сообществ зоопланктона при повышении степени органической нагрузки, – происходит на фоне возрастания численности и биомассы бактериальных клеток на детрите.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности развития природных процессов и последствий хозяйственной деятельности человека на исследованных территориях водосборов в пределах Воронежской области оказывали влияние на развитие сообществ бактерио- и зоопланктона малых и средних водотоков. В частности, планктон рек, протекающих по территориям с малыми уклонами, в условиях слабых почвенно-эрозионных процессов характеризовался наибольшим количественным и качественным составом.

вом, формирующимся и благодаря зарослям высших водных растений, среди которых в зоопланктоне преобладали ветвистоусые рачки, доминировали индикаторы мезотрофных вод. В реках, находящихся на территориях, отличающихся крутизной склонов, наличием интенсивных почвенно-эрозионных процессов, сообщества зоопланктона отличались низким разнообразием видов, численностью и биомассой, доминированием индикаторов мезо- и эвтрофных вод, лидирующее положение занимали коловратки и/или веслоногие ракообразные, ведущие прикрепленно-плавающий образ жизни, в бактериопланктоне наблюдалась тенденция повышения доли палочковидных форм размером  $\geq 2.5$  мкм и развивающихся на детрите клеток, а в условиях высоких скоростей течения – снижения численности и биомассы микроорганизмов.

Из последствий хозяйственной деятельности человека наибольшее воздействие оказывала эродированность почв, т.е. количество взвеси, поступающей в результате антропогенных нарушений, а также загрязнение поверхностных вод стоками и ухудшение качества земельных ресурсов. В реках, протекающих по территориям, где самая большая доля загрязняемых вод, степень почвенно-эрозионных процессов и ухудшение качества земельных ресурсов, в зоопланктоне зарегистрирована относительно высокая численность организмов за счет развития коловраток, в том числе и индикаторов высокой степени органической нагрузки, низкая выравненность сообществ; в бактериопланктоне повышалась доля палочковидных форм размером  $\geq 2.5$  мкм и развивающихся на детрите клеток. Максимальное количественное и качественное развитие бактерио- и зоопланктона наблюдалось на территории, характеризующейся низкими показателями эродированности и невысоким процентом загрязнения поверхностных вод. На водотоках этой группы отмечены черты организации зоопланктона, характерные для относительно чистых вод: основу сообществ по численности составляли Copepoda, по биомассе – Cladocera, коэффициент трофности соответствовал мезотрофным водам, зарегистрированы максимальные величины индекса Шеннона, а среди микроорганизмов обнаружена минимальная доля палочковидных форм размером  $\geq 2.5$  мкм и развивающихся на детрите клеток. Необходимо напомнить, что при определении экологического состояния пресных вод на основе анализа сообществ бактериопланктона в качестве одного из основных критериев рекомендуется использовать общую численность микроорганизмов (Оксиук, 1993). Однако при исследованиях водотоков этот показатель должен применяться осторожно. Так, например, при анализе рек, протекающих по территории IV типа, выделенной по результатам последствий хозяйственной деятельности человека, где низкий показатель эродированности почвы, площади оврагов и загрязненных вод, но и меньшие уклоны, и, соответственно, минимальные скорости течения, бактериопланктон отличался высокими численностями и характеризовал воды, как «умеренно загрязненные». В то же время бактериопланктон рек на территориях с высоким показателем почвенно-эрозионных процессов и/или загрязнения поверхностных вод, но и с более крутыми склонами и, как следствие, большими скоростями течения отличался меньшей численностью и характеризовал воды как «слабо загрязненные». То есть основным фактором, оказывающим влияние на количество бактериопланктона, выступала

## ПЛАНКТОН И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОТОКОВ

скорость течения и благодаря ее меньшим величинам и, соответственно, активным процессам седиментации, на реках территории IV типа численность микроорганизмов была больше. И в данном случае показателем экологического состояния рек может выступать доля развивающихся на детрите и палочковидных клеток размером  $\geq 2.5$  мкм. Таким образом, при анализе экологического состояния малых и средних рек по численности микроорганизмов необходимо учитывать гидрологический режим и для получения наиболее корректных результатов сравнивать участки с одинаковыми скоростями течения. При определении качества среды на разнотипных по скорости течения участках рек или целых водотоков в качестве основного показателя может использоваться обилие палочковидных (размером  $\geq 2.5$  мкм) клеток и бактерий, связанных с детритом.

На количественный и качественный состав бактерио- и зоопланктона локальных участков малых и средних рек основное влияние оказывает рассеянное и точечное загрязнение органическими и биогенными веществами, изменение скорости течения и степени зарастания макрофитами, точно так же, как это характерно для водотоков бассейна Волги (Крылов, 2005; Крылов и др., 2003).

Количественное развитие сообществ зоопланктона исследованных водотоков зависит от обилия бактериопланктона и, одновременно, выступает в роли фактора, определяющего представленность групп бактерий, выделенных по форме и объему клеток.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №08-04-99024-р\_офи).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А.В., Моржухина С.В., Романенко А.В. Влияние антропогенной нагрузки на качество воды и состояние сообществ планктонных организмов малой реки (р. Сестра, Московская обл.) // Биол. внутр. вод. 2003. №1. С. 58 – 65.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мяземтс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 54 – 64.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н., Кузьменко М.И., Кленус В.Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76.
- Смолянинов В.М., Дегтярев С.Д., Щербинина С.В. Эколого-гидрологическая оценка состояния речных водосборов Воронежской области. Воронеж: Истоки, 2007. 133 с.
- Чубирко М.И., Мамчик Н.П., Махотин Г.И., Новиков Ю.В. Охрана водных ресурсов: Учеб. пособие / Центр Госсанэпиднадзора в г. Воронеже. Воронеж, 2000. 416 с.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96, № 18. S. 604.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25, № 5. P. 943 – 948.
- Sladeček V. System of Water Quality from the Biological Point View // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. Stuttgart, 1971. № 7. S. 1 – 218.

УДК 593.12:574.58

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЁБ В МОХОВЫХ БИОТОПАХ МАЛЫХ ВОДОТОКОВ

Ю.А. Мазей, О.И. Белякова

Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского  
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37  
E-mail: yurimazei@mail.ru

Поступила в редакцию 23.02.09 г.

**Структура сообщества раковинных амёб в моховых биотопах малых водотоков.** – Мазей Ю.А., Белякова О.И. – Изучены видовой состав и структура сообществ раковинных амёб, обитающих в моховых биотопах (моховые подушки у уреза воды на почве, на поваленных стволах деревьев, камнях, у основания деревьев) вдоль ручьев и малых рек в бассейне р. Суры (Среднее Поволжье). Обнаружено 29 видов и форм корненожек. Доминируют эврибионтные виды *Trinema enchelys*, *Euglypha ciliata glabra*, *Centropyxis aerophila*, *Tracheleuglypha dentata*, *Corythion dubium*, *Centropyxis cassis*, *Trinema complanatum*, *Trinema lineare*. Видовое богатство колеблется в пределах 2 – 11 видов в пробе, обилие – 100 – 4000 экз. / г абсолютно сухого субстрата. Возможными факторами, определяющими специфику состава и структуры сообществ раковинных амёб в моховых биотопах малых водотоков, являются степень залесенности водосборного бассейна, гидрохимические особенности водотоков (содержание биогенных элементов, жесткость) разных речных бассейнов, размер водотока, степень загрязненности среды токсическими элементами.

*Ключевые слова:* раковинные амёбы, структура сообщества, мхи, ручьи.

**Testate amoebae community structure in the moss biotopes of streams.** – Mazei Yu.A. and Belyakova O.I. – The specific composition and community structure of testate amoebae in the moss biotopes of streams were studied in the Sura river basin (Middle-Volga region). 29 species and forms were identified. The eurybiont species *Trinema enchelys*, *Euglypha ciliata glabra*, *Centropyxis aerophila*, *Tracheleuglypha dentata*, *Corythion dubium*, *Centropyxis cassis*, *Trinema complanatum*, and *Trinema lineare* are dominants. The specific richness varies from 2 to 11 species per sample, the abundance is 100 to 4,000 ind. per 1 gram of absolutely dry moss. The degree of forest covering in the basin, hydrochemical peculiarities (the amount of biogenic elements, water hardness) of streams, the size of stream, environmental contamination are possible factors affecting the specificity of the specific composition and community structure.

*Key words:* testate amoebae, community structure, moss, stream.

### ВВЕДЕНИЕ

Раковинные амёбы – характерные обитатели пресных водоемов, болот и почв (Chardez, 1967). Во всех этих биотопах формируются весьма сложноорганизованные сообщества корненожек (Гельцер и др., 1985; Бобров, 2003; Мазей, Цыганов, 2006 а). Вместе с тем значительный интерес представляет вопрос о том, каковы особенности сообществ, формирующихся в нетипичных местообитаниях, сочетающих в себе признаки нескольких из типовых. Ценозы, развивающиеся здесь, могут иметь необычные черты, или просто представлять собой упрощенные варианты базовых. Одним из примеров таких биотопов являются моховые подушки, обильно встречающиеся вдоль ручьев и малых рек на почве, стволах поваленных деревьев,

комлях пней и деревьев. Исследования раковинных амёб в таких биотопах ранее не проводилось. Настоящая работа – первая попытка восполнить этот пробел.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в июне 2008 г. во мху, произрастающем у уреза воды вдоль семи ручьев и малых рек на почве, комлях деревьев, стволах поваленных деревьев, пнях, камнях. Исследования проводились в водотоках Засурского леса, расположенного на склонах Засурского плато восточнее г. Пензы на правом берегу Пензенского водохранилища. Территория располагается на водоразделе р. Суры и р. Вяди. Его центральная часть – выровненное водораздельное плато, расположенное на высоте 260 м над уровнем моря (максимальная высота 356 м) с перепадами относительных высот от 3 до 6 м над уровнем моря. Поверхностный сток имеет два направления: южное – в р. Суру и северное – в р. Вядь. Большая часть стока направлена на юг – в р. Суру, она представлена многочисленными ручьями (Кичкилейка, Жданка, Безымянный, Лямзья, Круглый) и малой рекой Медоевкой. В северной части водораздела находятся истоки малой реки Инры – притока р. Вядь. Протяженность водотоков составляет 5 – 25 км, они относятся к категории самых малых. Густота речной сети 0.30 – 0.50 км / км<sup>2</sup>. Водосборы водотоков, впадающих в р. Суру, характеризуются значительной залесенностью, большой расчлененностью и крутизной склонов, а также значительными уклонами тальвегов и врезом долин до 20 м, общим уклоном поверхности бассейна в сторону долины р. Суры. Залесенность водосбора р. Инры не превышает 30%, долина реки трапецидальная, прилегающая местность пересечена оврагами, балками.

Скорости течения на всех водотоках в период межени невелики: 0.1 – 0.2 м / с – на плесах, 0.4 – 0.6 м / с – на перекатах. В период весеннего половодья скорости течения увеличиваются до 0.6 – 1.0 м / с. Ширина рек в период межени колеблется от 1 до 4 м, средняя глубина потока 0.07 – 0.30 м, наибольшая – 0.1 – 0.7 м. Режим уровней водотоков характеризуется четко выраженным весенним половодьем, низкими летне-осенней и зимней меженью. Летне-осенняя межень может прерываться дождевыми паводками, которые вызывают резкий подъем и спад уровней. В период подъема и пика половодья в речной сети преобладают поверхностно-склоновые и почвенно-поверхностные воды, на спаде половодья – почвенно-грунтовые, а в период межени – грунтовые.

Все водотоки относятся к мало (до 200 мг / л) и средне минерализованным (200 – 400 мг/л), причем минерализация ниже в водотоках, впадающих в р. Суру, по сравнению с р. Инрой, впадающей в р. Вядь. Такая же закономерность отмечается по жесткости (1.8 – 2.0 ммоль / л в р. Инре, 0.9 – 1.3 в остальных водотоках) и содержанию кальция (28 – 29 мг / л против 12 – 20). Все водотоки характеризуются слабощелочной средой (рН 7.7 – 8.3), нормальным содержанием кислорода (8.6 – 12.0 г / мл), невысокими концентрациями фосфатов (0.07 – 0.46 мг / л), аммонийного азота (0.19 – 0.55 мг / л), железа (0.1 – 0.3 мг/л). В малых реках выше содержание нитратов (10 – 30 мг / л) по сравнению с ручьями (0.3 – 1.6 мг / л).

По берегам водотоков произрастают в первом ярусе ольха черная, ольха клейкая, ива ломкая, реже – дуб черешчатый, липа сердцевидная, черемуха обыкновен-

ная, в кустарниковом ярусе – ивы белая, пепельная, пятитычинковая, малина. Преобладающие виды мхов – *Mnium stellare*, *Dicranum scoparium* *D. montanum* на почве вдоль уреза воды, *Stereodon pallescens*, *Plagiomnium ellipticum*, *P. elatum* у основания стволов деревьев, на пнях, валеже у воды, *Leskea polycarpa*, *Brachythecium salebrosum*, *B. mildeanum* у основания стволов деревьев.

В каждом водотоке было исследовано 6 микробиотопов, включающих все вышеперечисленные типы моховых местообитаний. Пробы обрабатывались по стандартной методике, принятой в почвеннозоологических исследованиях (Мазей, Ембулаева, 2008), просматривались в водной суспензии в чашках Петри при помощи микроскопа БИОМЕД-2 при увеличениях 160× – 320×. В каждой пробе было подсчитано не менее 150 экземпляров живых особей и пустых раковинок (Рахлеева, Корганова, 2005). Полученные величины численности раковинок пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата.

Для классификации сообществ использовали иерархический кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Раупа – Крика для данных по присутствию – отсутствию видов. Для выявления характера различий между локальными сообществами проводили ординацию ценозов методом главных компонент. Все расчеты вели при помощи пакета программ PAST1.18 (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных биотопах обнаружено 29 видов и форм раковинных амёб: *Trinema enchelys* (среднее относительное обилие по всем биотопам 24.0%), *Euglypha ciliata glabra* (8.9), *Centropyxis aerophila* (8.7), *Tracheleuglypha dentata* (8.1), *Corythion dubium* (7.7), *Centropyxis cassis* (7.7), *Trinema complanatum* (7.3), *Trinema lineare* (6.5), *Corythion orbicularis* (3.5), *Assulina seminulum* (3.4), *Centropyxis aerophila sphagnicola* (2.0), *Plagiopyxis minuta* (2.0), *Plagiopyxis penardi* (1.7), *Euglypha rotunda* (1.5), *Diffflugia penardi* (1.4), *Euglypha laevis* (1.4), *Euglypha compressa glabra* (1.1), *Euglypha tuberculata* (0.9), *Heleopera sylvatica* (0.7), *Cyclopyxis eurystoma* (0.27), *Cyphoderia ampulla* (0.19), *Euglypha ciliata* (0.18), *Diffflugia pristis* (0.13), *Diffflugia gramen* (0.12), *Nebela parvula* (0.11), *Centropyxis orbicularis* (0.06), *Diffflugia glans* (0.05), *Quadrullella symmetrica* (0.05), *Nebela vitraea* (0.02). Из них 9 видов (31% от общего числа) являются структурообразующими, т.е. доминируют (обилие превышает 10% от всей численности) в сообществах (таблица). При этом все массовые формы являются эврибионтами, относящимися к водно-мохово-почвенной (*T. enchelys*, *C. dubium*, *T. lineare*, *E. c. glabra*, *C. cassis*) или мохово-почвенной (*T. dentata*, *T. complanatum*, *A. seminulum*, *C. aerophila*) группе корненожек (Chardez, 1967; Корганова, Рахлеева, 1997). Более того, семь первых доминантов (см. таблицу) являются филозными раковинными амёбами, не нуждающимися в инородных оформленных частичках для построения домиков (Мазей, Цыганов, 2006 а). Последние два доминанта – лобзные амёбы – формирующие раковинку из песчинок. Эти виды обильно развиваются не в ручьях, а в малых реках, где, по всей видимости, создаются необходимые предпосылки (более медленное течение) для накопления «строительного материала» в моховых подушках. Таким образом,



## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

в целом видовой состав раковинных корненожек в моховых биотопах вдоль ручьев и малых рек отражает переходный характер этого весьма специфического местообитания. Формирующиеся в этих условиях сообщества включают преимущественно эврибионтные формы, которые могут быть встречены и в почвах, и в моховых болотах, и в водоемах. Вместе с тем среди малочисленных видов встречаются и характерные обитатели донных отложений водоемов и водотоков из рода *Difflugia* (Мазей, Цыганов, 2006 б), а также сфагновых болот из родов *Nebela* и *Quadrulella* (Gilbert, Mitchell, 2006) и почв из рода *Plagiopyxis* (Гельцер и др., 1985). Важно подчеркнуть отсутствие в исследованных водотоках видов рода *Arcella* – обычных обитателей водоемов и моховых биотопов болот и заболоченных лесов (Бобров, 2003; Мазей, Цыганов, 2006 б, в).

Относительные обилия доминирующих видов и интегральные показатели структуры сообществ раковинных амёб в моховых биотопах малых водотоков

Вид и интегральный показатель сообщества	Водоток						
	Безымянный	Лямзый	Круглый	Кичкилейка	Жданка	Медоевка	Ипра
<i>T. enchelys</i>	<b>32.4</b>	<b>25.2</b>	<b>9.9</b>	<b>33.3</b>	<b>54.9</b>	<b>12.7</b>	0.0
<i>T. dentata</i>	<b>12.6</b>	<b>16.7</b>	<b>19.6</b>	2.1	0.0	5.9	0.0
<i>C. dubium</i>	3.8	7.2	<b>19.5</b>	<b>19.2</b>	0.0	0.5	1.6
<i>T. complanatum</i>	4.4	8.4	3.6	<b>11.5</b>	4.6	<b>18.5</b>	3.8
<i>T. lineare</i>	1.6	8.4	2.0	<b>20.4</b>	<b>9.7</b>	3.6	0.0
<i>E. c. glabra</i>	6.3	5.0	6.8	6.4	<b>25.1</b>	<b>11.3</b>	0.0
<i>A. seminulum</i>	3.5	<b>13.9</b>	6.4	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>C. aerophila</i>	2.8	0.0	2.5	2.1	0.0	<b>9.6</b>	<b>43.7</b>
<i>C. cassis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.9	<b>50.0</b>
Число видов	11.0	8.0	9.7	4.3	2.7	9.3	2.7
Плотность, экз./г	106	7290	2694	1867	501	4054	394
Индекс Пиелу	0.82	0.90	0.78	0.96	0.92	0.93	0.84
Индекс Шеннона	1.93	1.86	1.76	1.21	0.88	2.01	0.72

*Примечания.* Жирным выделены относительные обилия, превышающие 9%. Интегральные показатели приведены в среднем на один микробиотоп (пробу).

Сообщества из разных водотоков весьма сильно различаются по интегральным характеристикам (см. таблицу): от наиболее простых с видовым богатством 3 вида на пробу и обилием 100 – 500 экз. / г (по этим параметрам схожим с экстремально засушливыми условиями в степных черноземах – Мазей, Ембулаева, 2008) до более сложноорганизованных с 8 – 11 видами на пробу и 2 – 7 тыс. экз. / г, но, тем не менее, не достигающим уровня развития ценозов из моховых биотопов заболоченных лесов (Бубнова, Мазей, 2008; Мазей, Кабанов, 2008; Мазей, Бубнова, 2009). Индекс видового разнообразия Шеннона также колеблется в широких пределах, от 0.7 до 1.2, что связано в первую очередь с невысоким видовым богатством, а не с

особенностями выравненности распределения видовых обилий (индекс Пиелу), до 1.7 – 2.0 в сообществах с большим количеством видов и высокой выравненностью видовой структуры. Интересно, что не всегда низкие показатели обилия коррелируют с малым видовым богатством. Так, в ручье Безымянном, при крайне низкой плотности раковин (100 экз. / г) отмечено максимальное количество видов (в среднем 11 на пробу).

Таким образом, различия сообществ раковинных корненожек по вышеперечисленным параметрам не связано с факторами, измеренными в ходе настоящей работы (гидрохимический состав воды, видовой состав мхов), и, по-видимому, определяются локальными гидрологическими характеристиками, определяющими возможность стабильного существования самих моховых биотопов в крайне динамичных условиях малых водотоков. Кроме того, важным фактором, определяющим видовое богатство и обилие организмов, может являться уровень загрязненности водотоков. Исследуемая территория находится в зоне расположения хранилища химического оружия (пос. Леонидовка, Пензенская обл.), в окрестностях которого на отдельных участках в 60 – 70-е гг. XX в. происходило уничтожение боеприпасов открытым способом (Панкратов, Мишанин, 1999). В результате в настоящее время в отдельных локальных биотопах (в том числе в донных отложениях и воде исследованных нами водотоков) отмечаются значительные превышения предельно допустимых концентраций многих веществ, например, таких токсикантов, как мышьяк, свинец, хром (Иванов, Панкратов, 2006). При этом наиболее опасная ситуация отмечается в ручье Жданка (где были отмечены минимальные показатели видового богатства и обилия раковинных корненожек), в котором содержание мышьяка в донных отложениях превышает ПДК в 5 – 95 раз. Также

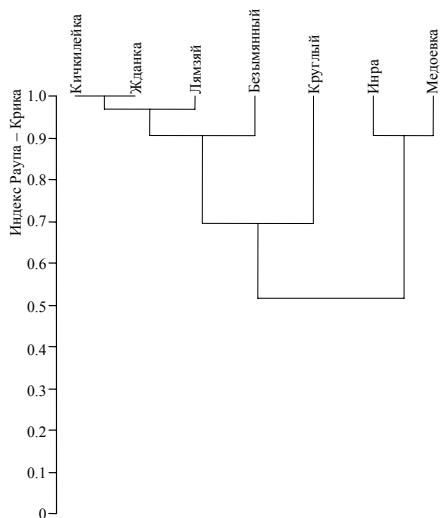


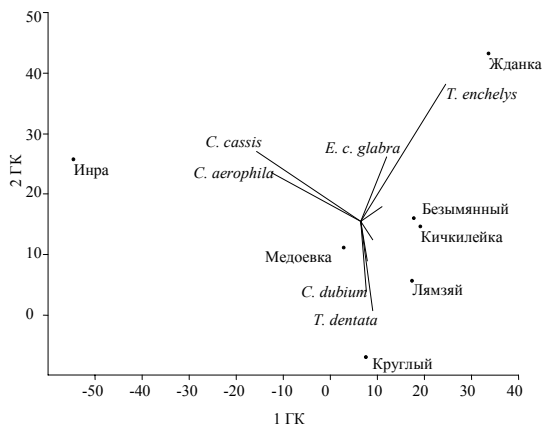
Рис. 1. Классификация сообществ раковинных амёб по видовому составу

повышенное содержание этого элемента отмечено и в ручьях Кичкилейка (в 2 – 6 раз) и Безымянный (в 2 – 9 раз), где и наблюдаются низкие численность (Безымянный) и количество видов (Кичкилейка) раковинных амёб. Косвенным подтверждением возможного влияния токсикантов на развитие биоты в водотоках являются результаты оценки величины флуктуирующей асимметрии листьев березы повислой и ольхи черной. Соответствующие показатели для деревьев, произрастающих вдоль ручья Жданка, крайне высоки и характеризуют ситуацию как критическую (Иванов, Панкратов, 2006).

По видовому составу разделяются сообщества, формирующиеся в малых реках, с одной стороны, и в ручьях – с другой (рис. 1). Для малых рек характерны виды из типичных лимнофильных родов *Dif-*

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ

*flugia* и *Centropyxis* и сфагнофильного рода *Nebela*, реже встречающиеся в ручьях, где, в свою очередь, преобладают эврибионты из родов *Trinema*, *Euglypha*, *Corythion*. Более 65% всех различий в видовой структуре связано с различиями сообщества из малой р. Инры, текущей в северном направлении, слабо залесенной, впадающей в р. Вядь, и остальными водотоками, текущими в южном направлении, полностью залесенными и впадающими в р. Суру (рис. 2). В биотопе р. Инры при наименьшем видовом богатстве (здесь обнаружено только 5 видов) доминируют два вида (*C. aerophila* и *C. cassis*), не развивающиеся массово в остальных водотоках. Сообщества ручьев и малых рек бассейна р. Суры характеризуются преобладанием эврибионтного вида *T. enchelys*, к которому в ручье Круглом добавляются *T. dentata* и *C. dubium*, в ручье Жданка – *E. c. glabra*, в остальных водотоках – *T. lineare*, *T. complanatum*, *A. seminulum* (см. рис. 2, таблицу). Иными словами, наибольшие различия в структуре доминирующих комплексов сообществ связаны со спецификой р. Инры, относящейся к иному бассейну, с несколько иными гидрохимическими параметрами (повышенные по сравнению с остальными жесткость и содержание кальция).

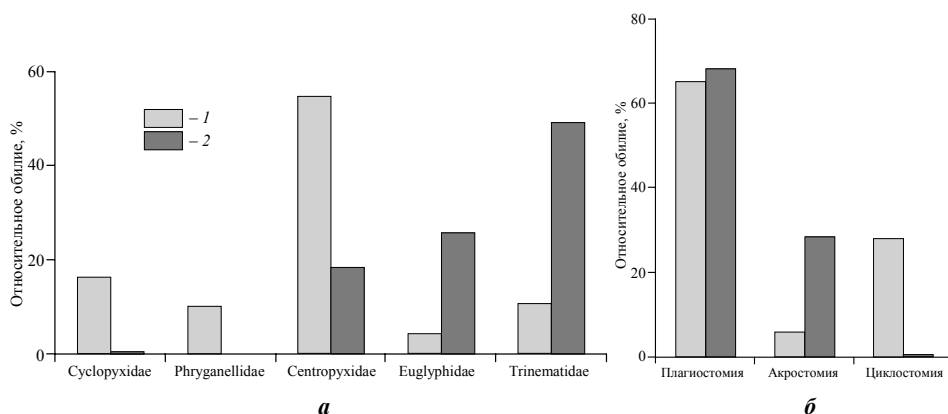


**Рис. 2.** Результаты ординации сообществ по доминирующим видам раковинных амёб. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 65.9% общей дисперсии видовой структуры), 2 ГК – вторая главная компонента (20.2%)

Для того чтобы оценить особенности сообществ, формирующихся в моховых биотопах вдоль ручьев и малых рек, мы сопоставили полученные в ходе настоящей работы данные с результатами анализа сообществ почвообитающих корненожек в этом же лесном массиве (Ембулаева, 2007; Мазей и др., 2007 а, б, в). В почвенных биотопах в пределах экосистем смешанных лесов с преобладанием липы сердцевидной, сосны обыкновенной, березы пушистой, осины, клена остролистного, в которых и протекают водотоки, было обнаружено сопоставимое число видов корненожек – 33. Вместе с тем структура сообществ в обоих типах биотопов имеет специфические черты (рис. 3). В моховых приручьевых местообитаниях преобладают представители семейств Trinematidae и Euglyphidae, имеющие чаще мелкие раковинки, построенные из эндогенно образуемых кремниевых пластинок – идиосом (Мазей, Цыганов, 2006 а).

В почве доминируют представители семейств Centropyxidae, Cyclopyxidae, Phryganellidae, строящие массивные раковинки, покрытые инородными частичками (чаще песчинками) – ксеносомами (Гельцер и др., 1985). Интересно, что доминирующая жизненная форма в обоих биотопах одна – плагиостомная (включая проплагиостомную), представляющая собой билатерально симметричные рако-

винки, устье которых в той или иной степени смещено на брюшную сторону (Корганова, 2004). При этом в почве она представлена крупными центропиксидами с агглютинированными раковинками, а в приручьевых мхах – мелкими тринематидами с секретированными домиками. Субдоминирующая жизненная форма в обоих биотопах разная: в почве больше циклостомных форм с раковинками полусферической формы, осевой симметрией и центрально расположенным устьем, а во мхах – акростомных раковинок с терминально расположенным устьем и осевой симметрией.



**Рис. 3.** Относительные обилия раковинных амёб разных семейств (а) и жизненных форм (б) в почвенных местообитаниях и моховых приручьевых биотопах: 1 – почва, 2 – мох

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное исследование позволило впервые описать особенности сообществ раковинных амёб, формирующихся в моховых биотопах, расположенных вдоль ручьев и малых рек бассейнов рек Суры и Вяди. В составе населения отсутствуют специфические виды, характерные только для этого типа местообитаний: все доминирующие организмы – эврибионты, которые могут встречаться как в моховых, так и в водных и почвенных местообитаниях. Среди редких видов встречаются представители лимнофильной и педофильной группировок, что отражает переходный характер исследованных биотопов и формирующихся в них сообществ. Показатели видового разнообразия и обилия раковинок невысоки и зачастую сопоставимы с таковыми из весьма засушливых почвенных условий. Возможными факторами, определяющими специфику состава и структуры сообществ раковинных амёб в моховых биотопах малых водотоков, являются степень залесенности водосборного бассейна, гидрохимические особенности водотоков разных речных бассейнов, размер водотока, степень загрязненности среды токсическими элементами. По сравнению с почвами в моховых приручьевых биотопах большую роль в организации сообществ корненожек играют виды, строящие мелкие секретированные раковинки плагтиостомной и акростомной жизненной формы.

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЁБ

Авторы благодарны А.И. Иванову за помощь в организации работы и предоставление информации по гидрологическим, гидрохимическим параметрам водотоков и характеристикам растительности, М.А. Плотникову за помощь в сборе материала.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00496а).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бобров А.А.* Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амёб (Testacea) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. С. 215 – 223.

*Бубнова О.А., Мазей Ю.А.* Структура сообщества раковинных амёб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в сфагновых биотопах Романовского болота (Киевское полесье) // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2008. № 10(14). С. 88 – 93.

*Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А.* Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения. М.: Изд-во МГУ, 1985. 79 с.

*Ембулаева Е.А.* Видовой состав почвенных раковинных амёб в лесных экосистемах окрестностей г. Пензы // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2007. № 3(7). С. 269 – 273.

*Иванов А.И., Панкратов В.М.* Обследование и экологическая реабилитация мест прежнего уничтожения химического оружия на территории Пензенской области. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2006. 75 с.

*Корганова Г.А.* К вопросу о системе простейших и таксономическом положении раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) // Успехи соврем. биол. 2004. Т. 124. С. 443 – 456.

*Корганова Г.А., Рахлеева А.А.* Раковинные амёбы (Testacea) почв Мещерской низменности // Зоол. журн. 1997. Т. 76. С. 261 – 268.

*Мазей Ю.А., Бубнова О.А.* Раковинные амёбы в сфагновых биотопах заболоченных лесов // Зоол. журн. 2009. Т. 88, №4. С. 387 – 397.

*Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А.* Структура сообщества почвенных раковинных амёб в Островцовской лесостепи (Среднее Поволжье): эффект лесостепного градиента // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128, № 5. С. 532 – 540.

*Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Ембулаева Е.А.* Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 1. Общие подходы // Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия / Под ред. А.И. Иванова. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2007 а. С. 85 – 97.

*Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Ембулаева Е.А.* Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 2. Сфагнобионтные раковинные амёбы // Мониторинг природный экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия / под ред. А.И. Иванова. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2007 б. С. 97 – 104.

*Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., Бубнова О.А.* Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 3. Геобионтные раковинные амёбы // Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия / под ред. А.И. Иванова. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2007 в. С. 105 – 112.

*Мазей Ю.А., Кабанов А.Н.* Раковинные амёбы в осоково-сфагновом заболоченном лесу на севере Карелии // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2008. № 10(14). С. 101–104.

*Мазей Ю.А., Цыганов А.Н.* Пресноводные раковинные амёбы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006 а. 300 с.

*Мазей Ю.А., Цыганов А.Н.* Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 1. Фауна и морфоэкологические особенности видов // Зоол. журн. 2006 б. Т. 85, № 11. С. 1267 – 1280.

*Мазей Ю.А., Цыганов А.Н.* Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 2. Структура сообщества // Зоол. журн. 2006 г. Т. 85, № 12. С. 1395 – 1401.

*Панкратов В.М., Мишанин С.И.* Обследование мест пошлого уничтожения химического оружия на территории Пензенской области. М.: Агентство Ракурс, 1999. 24 с.

*Рахлеева А.В., Корганова Г.А.* К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 12. С. 1427 – 1436.

*Chardez D.* Histoire naturelle des protozoaires thécamoebiens // Natur. Belges. 1967. Т. 48. P. 484 – 576.

*Gilbert D., Mitchell E.* Microbial diversity in Sphagnum peatlands // Peatlands: Evolution and Records of Environmental and Climatic Changes / Eds. I.P. Martini, A. Martínez Cortizas, W. Chesworth. Amsterdam: Elsevier, 2006. P. 289 – 320.

*Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica electronica. 2001. Vol. 4, iss. 1, art. 4. 9 p.

УДК 577.486(082)

## ДИНАМИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СТЕПЕЙ ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ ЗА ПОСЛЕДНЕЕ СТОЛЕТИЕ

М.Л. Опарин<sup>1</sup>, О.С. Опарина<sup>1</sup>, А.Н. Матросов<sup>2</sup>, А.А. Кузнецов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24.

E-mail: oparinml@mail.ru

<sup>2</sup>ФГУЗ Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб»  
Россия, 410005, Саратов, Университетская, 46

E-mail: microbe@san.ru

Поступила в редакцию 24.08.09 г.

**Динамика фауны млекопитающих степей Волго-Уральского междуречья за последнее столетие.** – Опарин М.Л., Опарина О.С., Матросов А.Н., Кузнецов А.А. – Изменение териофауны степей Волго-Уральского междуречья в прошедшем столетии происходило под влиянием естественных природных процессов и под мощным воздействием антропогенных факторов. Особенно ярко они проявились в опустыненных степях Прикаспия и сухой степи Сыртовой равнины Заволжья. На описываемой территории зарегистрировано 66 видов млекопитающих. Некоторые из них исчезли, другие появились вновь. Происходили значительные колебания в соотношении их численности. За последние 50 лет на описываемой территории зарегистрировано 15 новых видов млекопитающих. На одну треть фауну Заволжья с юга пополнили представители пустынного, на две трети с севера – лесного комплексов.

*Ключевые слова:* фауна млекопитающих, степи, Волго-Уральское междуречье, климат, антропогенные воздействия.

**Mammalian fauna dynamics in Volga-Ural interfluve steppes in the last century.** – Oparin M.L., Oparina O.S., Matrosov A.N., and Kuznetsov A.A. – Changes in the teriofauna of the Volga-Ural interfluve steppes in the last century occurred under the influence of natural processes and anthropogenous factors. They were shown especially brightly in the deserted Caspian steppes and the dry steppe of the Syrtovaya plain in the Trans-Volga region. 66 mammal species were recorded in this territory. Some of them have disappeared while others have re-appeared. There were significant fluctuations in their abundance ratio. For the last 50 years, 15 new mammal species have been recorded in the territory under study. The Trans-Volga fauna has been enriched from the south (by one-third) and north (by two-thirds) with representatives of the deserted and wood complexes, respectively.

*Key words:* mammalian fauna, steppes, Volga-Ural interfluve, climate, wildlife impact.

### ВВЕДЕНИЕ

В 1900 – 2000-х гг. в степной зоне европейской России неоднократно чередовались периоды, когда происходило наращивание и сокращение сельскохозяйственного производства. Проникновение в фауну степей пустынных элементов в результате антропогенной аридизации ландшафтов описаны в классических работах А.Н. Формозова (1929, 1959, 1962), С.В. Кирикова (1959, 1966, 1983) и целого ряда других исследователей. В 1990 – 2000 гг. на обширных территориях степной зоны России сократилась интенсивность сельскохозяйственного производства. Огромные

площади пашни перешли в залежи, а на естественных пастбищных угодьях значительно уменьшился уровень пастбищной нагрузки. Из-за этого на обширных площадях начались процессы демутации растительности. В степной зоне европейской части России это особенно ярко проявилось в опустыненных степях Прикаспия и сухой степи Сыртовой равнины Заволжья (Опарин, 2007). В результате этих процессов произошли изменения фауны и структуры населения животных. Мы рассматриваем обозначенные явления на модели упомянутых территорий.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу материала для изучения динамики населения млекопитающих степей Заволжья положен анализ литературных данных и собственные наблюдения авторов. Работа выполнена в типичных разнотравно-дерновинно-злаковых и дерновинно-злаковых степях, а также в опустыненной степи саратовского Заволжья в период с 1996 по 2009 гг. на территории от Большого Иргиза на севере до крайнего юго-востока Сыртовой равнины, и севера Прикаспийской низменности. Учеты численности мелких млекопитающих проводили традиционными методами: дачками накоплено 18750 ловушко-суток, ловчими цилиндрами и конусами – 5339 цилиндро/конусо-суток, живоловками – 5547 ловушко-суток. Всего добыто 6575 мелких млекопитающих разных видов. Пройдено 546 км пеших и 2100 км автомобильных маршрутов с целью учета мелких млекопитающих, разобрано 304 погадки ушастой совы, в которых найдены определяемые фрагменты черепов 417 экземпляров мелких млекопитающих. Видовая принадлежность полёвок в группе «*arvalis*» была определена при помощи электрофореза гемоглобинов крови (Доброхотов, Малыгин, 1982) И.А. Тихоновым и М.И. Баскевич кариологическим методом, а видовая принадлежность мышовок – Ю.М. Ковальской (Опарин и др., 2001) и М.И. Баскевич (Баскевич, Опарин, 2003, 2009).

Данные учетов мелких млекопитающих, проведенных нами в разное время различными способами, интерпретированы с применением ограниченной логарифмической шкалы, включающей четыре категории обилия: 1 – уникальный (крайне редкий, единичный), 2 – редкий (малочисленный), 3 – субдоминантный (обычный), 4 – доминантный (многочисленный). Нами была использована 4-балльная процентная шкала, построенная на основе 5-балльной процентной ограниченной логарифмической шкалы, за счет объединения двух последних классов. Она имеет следующие интервалы: 1 балл – от 0 до 2%; 2 балла – от 2 до 6%; 3 балла – от 6 до 16%; 4 балла – от 16 до 100% (Песенко, 1982). Для каждого вида вычислялся средний показатель обилия, и при помощи описанной выше 4-балльной шкалы ему присваивался соответствующий балл. Для мелких млекопитающих, отлавливаемых ловушками Геро, использовался процент попадания на 100 ловушко-суток; для зверьков, отлавливаемых в канавки, – процент попадания на 100 канавко-суток; для сусликов, слепушонки, пеструшки, общественной полевки – процент заселенности территории (учитывались только жилые поселения); для тушканчиков – количество зверьков на 100 км маршрута. В тех случаях, когда животные учитывались различными методами, принимались во внимание данные того способа учета, который давал более высокие показатели обилия конкретного вида.



## ДИНАМИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СТЕПЕЙ

Для фиксации случаев появления новых для региона видов крупных млекопитающих мы регистрировали факты добычи, используя для этого сеть корреспондентов. Динамика численности и распределение по территории охотничьих видов млекопитающих описана по данным управления охотничьего хозяйства Саратовской области за период с 1960-х гг. по настоящее время. Использовались опросные данные и опубликованные материалы по всему региону.

В работах различных авторов, выполненных в 1920 – 1960-х гг., встречаются лишь экспертные оценки обилия конкретных видов животных. Все они приведены в соответствие с принятой нами шкалой. Естественно, такой подход не позволяет определить количественные показатели изменения численности отдельных видов на протяжении исследованного временного отрезка, однако он вполне пригоден для выявления тенденций изменения их обилия и может применяться для проведения ретроспективного анализа динамики фаунистических комплексов.

Оценка среды обитания млекопитающих и ее изменения проводились на основании анализа опубликованных статистических данных, отчетов управления, а позднее Министерства сельского хозяйства и материалов Земельного комитета Саратовской области. Нами были проанализированы данные за 1908, 1984, 2004, 2008 гг. Первый период относится к моменту наивысшего развития сельскохозяйственного производства в начале века, второй – к максимуму советского, третий – к наибольшему упадку постсоветского времени, четвертый – к новому увеличению посевных площадей.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Динамика антропогенных и климатических факторов в степном Заволжье в 1900 – 2000-х гг.* Земледельческое освоение описываемой территории в широких масштабах началось лишь с 1860-х гг. К 1910 г. в настоящих степях Заволжья было распахано около 35% территории, а пастбищная нагрузка достигла 1.4 головы условных овец на 1 га и примерно соответствовала допустимой. Интенсивность антропогенного воздействия на протяжении первой половины XX в. в силу известных причин была неустойчивой. Период с 1950 г. по 1980-е гг. характеризовался наращиванием посевных площадей и пастбищного использования сохранившихся нераспаханных степных участков. В это же время происходило развитие хозяйственной инфраструктуры и посадка полесозащитных и придорожных лесополос. В 1990-е гг. наблюдалось резкое сокращение интенсивности антропогенной нагрузки на степные экосистемы, выразившееся в широкомасштабном развитии процессов демуляции, описанных нами для степей Заволжья (Трофимов и др., 2001; Дикарева, Опарин, 2002). Динамика агроценозов в XX и начале XXI в. представлена на основании литературных данных и статистических сводок управления, а позже – Министерства сельского хозяйства Саратовской области (Богдан, 1900, 1913; Новоузенский уезд..., 1912; Буяновский и др., 1956; Динесман, 1960; Структура..., 1984, 2004, 2008).

В 1950 – 1960-х гг. распаханность сыртового Заволжья была доведена до 60%, а поголовье скота выросло до таких размеров, что на оставшихся пастбищах нагрузка достигала 5.4 голов условных овец на 1 га и превышала допустимую норму в 4 – 5 раз. В 1990-х гг. интенсивность антропогенного воздействия на ландшафты

степной зоны Волго-Уральского междуречья резко сократилась – около 33% пашни перешло в залежи, а пастбищная нагрузка, рассчитанная с использованием официальных данных, составила 0.7 голов условных овец на 1 га пастбищ (Отчет..., 1984, 2004; Структура..., 1984, 2004, 2008). Известно, что стабильное состояние растительности степей при отсутствии диких копытных поддерживается в значительной степени за счет умеренного выпаса домашнего скота (Абатуров, 2001). По нашим экспертным оценкам, пастбищная нагрузка в последние два десятилетия была примерно в два раза ниже, т.е. составляла 50 – 60% оптимальной, что отрицательно сказалось на состоянии зональных комплексов степей.

Эти процессы совпали с началом внутривекового гумидного цикла (Сажин и др., 2006). В 1970-е г. количество осадков превысило норму на 50 – 60 мм, а в отдельные годы – на 170 – 200 мм. На фоне увеличения осадков, достигших экстремального уровня в конце 1980-х – первой половине 1990-х гг., значительно изменился характер многих природных процессов. Преобразились степные ландшафты, поднялся уровень грунтовых вод. По данным А.Н. Злотокрылина (2003), увеличение вегетационного индекса, отражающего продукцию степных фитоценозов, имело место в полосе типичных, сухих и опустыненных степей сыртовой равнины Заволжья и Прикаспийской низменности. На указанной территории в последние десятилетия обозначилась тенденция к уменьшению роли климатического фактора в опустынивании семиаридных земель. Таким образом, на протяжении последних десятилетий климатические и антропогенные факторы действуют в одном направлении. В результате изолинии вегетационного индекса сдвинулись в Волго-Уральском междуречье по направлению к юго-востоку на 150 км. Улучшение влагообеспеченности растений было обусловлено увеличением суммы годовых осадков в период с 1965 по 1995 г. на 70 мм (данные по метеостанции Александров Гай) по сравнению с предшествующим тридцатилетием и уменьшением испаряемости за счет более низких летних температур (Титкова, 2003). Увеличение увлажнения во всем Нижнем Поволжье от Калмыкии до Сыртовой равнины Заволжья в период с 1960 г. по настоящее время по сравнению с периодом 1930 – 1950-х гг. отмечают целый ряд исследователей (Левицкая и др., 2005; Злотокрылин, Виноградова, 2007 и др.). В соответствии с изменением климата и хозяйственной деятельности менялась природная обстановка, началась быстрая мезофитизация растительности на залежах и пастбищах и расселение в степи мезофильных видов животных, а также сокращение численности и сдвиг к югу северных границ ареалов ксерофильных видов.

В 1990-х гг. на территории Прикаспийской низменности и Сыртовой равнины Заволжья в разнотравно-дерновинно-злаковых, дерновинно-злаковых настоящих и опустыненных степях в связи с сокращением сельскохозяйственного производства на значительных площадях залежей и пастбищ начались процессы демутиации растительности, продолжающиеся по настоящее время. Однако, как это показано в работе Н.А. Злотокрылина и В.В. Виноградовой (2007), решающее значение в увеличении продукции растительного покрова сыграла климатическая составляющая, вызвавшая увеличение увлажнения ландшафтов названных регионов, которая проявила себя с начала 1980-х гг., когда выпас скота был очень интенсивным.

## ДИНАМИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СТЕПЕЙ

*Изменение населения млекопитающих.* Население млекопитающих, характерное для фоновых местообитаний типичных, сухих и пустынных степей и их залежных производных, описано в ряде работ, выполненных в 1920 – 1970-х гг. (Серебренников, 1926; Орлов, 1929; Козлов, 1929; Бажанов, 1930; Ерофеев, 1930; Орлов, Кайзер, 1933; Елпатьевский и др., 1950; Строганова, 1952, 1954; Динесман, 1960; Ходашова, 1960; Давидович, 1964; Ларина и др., 1968; Щепотьев, 1975). По данным перечисленных авторов, в саратовском Заволжье на пространстве от разнотравно-дерновинно злаковых степей Предиргизья до дерновинно-злаковых степей юго-восточной оконечности Сыртовой равнины и опустыненных степей северо-востока Прикаспийской низменности (мы исключаем из рассмотрения волжскую пойму) обитали следующие виды млекопитающих. Насекомоядные были представлены двумя видами ежей *Erinaceus europaeus* (на основании современных данных *E. concolor*), *Hemiechinus auritus*, выхухолью русской *Desmana moschata*, четырьмя видами землероек *Crocidura suaveolens*, *Sorex minutus*, *Sorex araneus*, *Neomys fodiens*. Следует отметить, что приведенная в работах Н.И. Лариной с соавторами (1968) и Г.В. Шляхтина с соавторами (2001) *Crocidura leucodon* не обнаружена нами в степном Заволжье и, по всей вероятности, была приведена из-за известных трудностей дифференциации двух упомянутых видов белозубок. Из рукокрылых здесь было отмечено 8 видов: *Myotis dasycneme*, *M. daubentoni*, *M. mystacinus*, *Plecotus auritus*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus nathusii*, *Eptesicus serotinus*, *Vespertilio murinus*. Отряд хищных млекопитающих был представлен 12 видами: *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Vulpes corsak*, *Nyctereutes procyonoides*, *Vormela peregusna*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, *Mustela eversmanni*, *Mustela putorius*, *Mustela lutreola*, *Martes martes*, *Meles meles*. На указанной территории регистрировалось 2 вида зайцеобразных: *Ochotona pusilla* и *Lepus europaeus*. Грызуны были представлены 19 видами: *Marmota bobak*, *Spermophilus fulvus*, *S. major*, *S. pygmaeus*, *Sicista subtilis*, *Allactaga elater*, *A. major*, *Pygeretmus pumilio*, *Cricetus cricetus*, *Allocrietulus eversmanni*, *Ellobius talpinus*, *Lagurus lagurus*, *Ondatra zibethicus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus arvalis*, *Micromys minutus*, *Apodemus uralensis*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*. Следует оговориться, что в то время не диагностировались виды-двойники, и в наиболее полной сводке Н.И. Лариной с соавторами (1968) не приводится *Microtus rossiaemeridionalis*, приводится, но не подтверждено кариологически нахождение в саратовском Заволжье *Sicista severtzovi*, не подтверждено коллекционными экземплярами обитание в Приерусланских песках *Dipus sagitta*. Следует отметить, что в 1958 г. в районе с. Варфоломеевка в Александровгайском районе Саратовской области была обнаружена колония *Microtus socialis* (Давидович, 1964). Парнокопытные в саратовском Заволжье были представлены *Alces alces* и заходящими из Казахстана *Saiga tatarica*, *Sus scrofa*.

В настоящее время, по нашим материалам и литературным данным, список млекопитающих состоит из следующих видов. Насекомоядные: *Erinaceus concolor*, *Hemiechinus auritus*, *Crocidura suaveolens*, *Sorex minutus*, *S. araneus*, *Neomys fodiens*, рукокрылые: *Myotis mystacinus*, *M. daubentoni*, *Plecotus auritus*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus*, *P. nathusii*, *P. kuhli*, *Eptesicus serotinus*, *Vespertilio murinus*; хищные: *Canis lupus*, *C. aureus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*, *Nyctereutes procyonoides*,

*Martes foina*, *M. martes*, *Mustela nivalis*, *M. erminea*, *M. lutreola*, *M. putorius*, *M. eversmanni*, *M. vison*, *Vormela peregusna*, *Meles meles*, *Felis libyca*, *Lynx lynx*; зайцеобразные: *Lepus europaeus*, *Ochotona pusilla*; грызуны: *Spermophilus fulvus*, *S. major*, *S. pygmaeus*, *Marmota bobak*, *Castor fiber*, *Sicista subtilis*, *Allactaga elater*, *A. major*, *Pygeretmus pumilio*, *Cricetus cricetus*, *Allocricetulus eversmanni*, *Ellobius talpinus*, *Clethrionomys glareolus*, *Lagurus lagurus*, *Ondatra zibethicus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus oeconomus*, *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*, *Microtus socialis*, *Micromys minutus*, *Apodemus uralensis*, *A. agrarius*, *A. flavicollis*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, парнокопытные: *Sus scrofa*, *Cervus nippon*, *C. elaphus*, *Capreolus pygargus*, *Alces alces*, *Saiga tatarica*. Таким образом, в 1990 – 2000-х гг. отмечено 6 видов насекомоядных, 9 видов рукокрылых, 17 видов хищных, 2 вида зайцеобразных, 26 видов грызунов, 6 видов парнокопытных. При этом появились вновь на данной территории: из рукокрылых – нетопырь-карлик и нетопырь средиземный, из хищных – шакал, каменная куница, американская норка, степной кот, рысь, из грызунов – рыжая полёвка, полёвка экономка, восточноевропейская полёвка (ранее не диагностировалась), полевая и желтогорлая мыши, реаклиматизированный речной бобр, из копытных – пятнистый олень, благородный олень, сибирская косуля.

Таким образом, при анализе списков млекопитающих, встречавшихся в саратовском Заволжье в 1920 – 1960-е гг. и обитающих в настоящее время, установлено, что на этой территории вновь появилось 15 видов. В то же время исчезло 2 вида – выхухоль русская и ночница прудовая. При этом выхухоль русская исчезла, вероятнее всего, в результате зарегулирования стока Волги, сопровождавшегося затоплением поймы, а отсутствие ночницы прудовой в Заволжье доказано безрезультатными поисками, предпринятыми специалистами по рукокрылым (Стрелков, Ильин, 1990). Скорее всего, этот вид не исчез на описываемой территории, а был включен в фаунистические списки Н.И. Лариной с соавторами (1968) на основании литературных данных, а не коллекционных материалов. Часть видов, появившихся на территории Заволжья в 1970 – 2000-е гг., была интродуцирована человеком (пятнистый олень, благородный олень, бобр обыкновенный, ондатра, енотовидная собака, американская норка).

Следует оговориться, что сибирская косуля в саратовском Заволжье появилась в начале 1970-х гг. в результате естественного расселения с северо-востока. С 1980-х гг. ее численность начала увеличиваться и достигла своего максимума к середине 1990-х гг. Затем она сократилась из-за браконьерства и деградации залежной растительности на рубеже тысячелетий. В 1990-е гг. на залежах преобладали высокорослые бурьяны, а в последнее десятилетие по мере восстановления степной растительности они сменились низкорослыми злаковниками, что привело к уменьшению ремизности степных угодий Заволжья для сибирской косули.

Кабан увеличил численность в саратовском Заволжье и стал постоянным обитателем этой территории в начале 1970-х гг. Он заселяет здесь пойменные леса по левобережным притокам Волги и остатки пойменных лесов на самой Волге, резко сокративших площадь в результате зарегулирования ее стока. Населены им лесные колки на Приерусланских песках (Дьяковский лес), государственная лесополоса, тростниковые заросли по лиманам Прикаспийской низменности и крупные систе-

## ДИНАМИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СТЕПЕЙ

мы балок с кустарниками и байрачными лесочками по всему сыртовому Заволжью. Однако стабильно высокая численность этого вида отмечается лишь в охотничьих хозяйствах, выполняющих комплекс охранных и биотехнических мероприятий, направленных на поддержание популяций кабана.

Лось, как и прежде, встречается в саратовском Заволжье, но численность его, невысокая и в прошлом, сейчас особенно низка в связи с общей тенденцией ее сокращения в основной части ареала в Европейской России. Популяции благородного и пятнистого оленя немногочисленны и держатся в охотничьих хозяйствах в местах интродукции. Сайгак, как и раньше, постоянно не обитает в саратовском Заволжье, но практически ежегодно летом наблюдаются заходы этого вида вплоть до широты пос. Дергачи в центре Сыртовой равнины. Численность речного бобра начала быстро увеличиваться со второй половины 1990-х гг. после его реинтродукции в пойму р. Большой Иргиз в 1971 – 1973 гг. Речной бобр освоил все пригодные для него местообитания в системе притоков Волги от Большого и Малого Караманов в центре, до Большого Иргиза и его притоков на северо-востоке Сыртового Заволжья. В сохранившихся от затопления участках волжской поймы он заселяет все пригодные для него местообитания на всем ее протяжении к северу от Саратова.

Енотовидная собака в саратовском Заволжье до последних лет была немногочисленной, но в начале 2000-х гг. отмечают увеличение ее численности и частые случаи добычи этого зверя в прибрежных тростниках водоемов во время охоты на зайцев с гончими собаками. Остальные 11 видов появились в саратовском Заволжье в результате процессов естественного расселения. Это относится к рукокрылым (непопыри карлик и средиземный), хищным (шакал, каменная куница, степной кот, рысь) и грызунам (полёвки рыжая, общественная и экономка, мыши полевая и желтогорлая).

Анализ ареалов 11-ти названных видов показывает, что 4 из них расселились на территорию саратовского Заволжья с юга и юго-запада: это непопырь средиземный, шакал, степной кот и общественная полёвка. Каменная куница, непопырь карлик, рысь, четыре вида грызунов и сибирская косуля расселились в описываемый район с запада, севера и северо-востока. Таким образом, на одну треть фауну Заволжья пополнили виды пустынного и на две трети – лесного фаунистических комплексов. Мы объясняем это явление изменением климата. С одной стороны, увеличение количества осадков в холодный и понижение температур в летний периоды вызвали его увлажнение и обусловили расселение на описываемую территорию представителей лесного фаунистического комплекса. С другой стороны, потепление зим и их малоснежность из-за частых оттепелей позволили расселиться на территории саратовского Заволжья представителям пустынного фаунистического комплекса. Подобные факты имеют широкое распространение в мире (Parmesan, Yohe, 2003; Root et al., 2003). По современным представлениям расположение ареалов определяется «климатическим пространством», воздействующим на все другие природные факторы, влияющие на фактическое освоение видов животных на определенной территории (Harrison et al., 2001). Данное обстоятельство имеет большое значение для охраны природы.

При анализе ареалов отдельных видов и структуры населения мелких млекопитающих степного Заволжья в пределах Саратовской области выявляются рази-

тельные изменения. Следует отметить, что данные по распространению в Преддиргизье рыжей полёвки и желтогорлой мыши мы приводим по литературным источникам (Беляченко, Сонин, 2002, 2003), устным сообщениям зоологов М.М. Шилова и С.В. Мажина и собственным материалам (Опарин, Опарина, 2005, 2009).

При сравнении составленного нами списка мелких млекопитающих с данными, приводимыми в работах прежних авторов (Ларина и др., 1968; Щепотьев, 1975 и др.), выявляется изменение видового состава населения животных и статуса отдельных видов. Обнаруживается лишь на крайнем юго-востоке сухой степи земляной зайчик (*P. pumilio*), прежде обыкновенный и распространенный в разнотравно-дерновинно-злаковых степях до Преддиргизья. Малый тушканчик (*A. elater*), прежде немногочисленный в южной половине дерновинно-злаковых степей, теперь очень редок и встречается лишь по юго-восточной границе района и в опустыненной степи Прикаспийской низменности. Здесь стал редким ранее доминировавший малый суслик (*S. pygmaeus*). Отдельные достаточно крупные по размерам его поселения встречались в юго-западной половине района до середины первого десятилетия текущего столетия. Сейчас этот вид имеет невысокое обилие даже в опустыненной степи Прикаспийской низменности. По нашему мнению, основной причиной вымирания этого вида является весеннее затопление поселений грызунов в многоснежные зимы: талые воды подолгу (до нескольких дней) не впитываются в промерзшую землю.

В окрестностях с. Комсомольское (50°46' с.ш. и 46°48' в.д.) и Таловка (50°46' с.ш., 47°00' в.д.) в 1999 г. мы обнаружили поселения рыжеватого суслика (*S. major*) (Опарин, Опарина, 2000). С.А. Шилова с соавторами (2002) нашли этот вид в окрестностях с. Усатово (50°46' с.ш., 46°55' в.д.). Рыжеватый суслик расселяется вдоль дорог и полезащитных и придорожных лесополос в ходе экспансии из Преддиргизья, где проходила граница его ареала в 1960-х гг. (Денисов, 1964; Денисов и др., 1990; Ильин и др., 1996; Опарин, Опарина, 2000). Наиболее южная находка этого вида в Заволжье имеет координаты 50°42' с.ш., 48°23' в.д. (Ермаков, Титов, 2000). Желтый суслик, встречавшийся до начала 1920-х гг. на песчаных надпойменных террасах Волги напротив г. Вольска, к тридцатым годам сместился на 80 км южнее до с. Генеральское (Козлов, 1929; Орлов, 1929). В настоящее время северная граница его ареала отодвинулась еще на 40 км к югу и проходит по линии с. Квасниковка – ст. Безымянная – г. Красный Кут – с. Журавлевка, от неё по Узени-Ерусланскому водоразделу уходит на юг за пределы области (Ильин и др., 1996; Опарин, Опарина, 2000).

Значительные изменения произошли в распространении на территории степей мелких мышевидных грызунов. Малая лесная мышь, прежде немногочисленная в степных местообитаниях, стала здесь доминирующим видом. Даже в самые суровые зимы ее поселения хорошо сохраняются в кустарниках, зарослях тростников и бурьянистой растительности. Домовая мышь значительно сократила свое обилие на описываемой территории. Очень редок прежде обычный и широко распространенный обыкновенный хомяк. Степная пеструшка, ранее обычная, а временами многочисленная на рассматриваемой территории (Козлов, 1929; Бажанов, 1930; Ерофеев, 1930), сейчас стала малочисленной и не дает всплеск массового размножения, которые отмечались еще в 1940 – 1950-х гг. (Строганова, 1954; Ходашова, 1960; Давидович, 1964; Щепотьев, 1975). Обыкновенная слепушонка, обыч-

ная в 1920-х гг. (Бажанов, 1930; Ерофеев, 1930), стала малочисленной уже к концу 1940-х – началу 1950-х гг. (Строганова, 1954; Давидович, 1964). Ее численность остается на низком уровне и в настоящее время. Мышь малютка, распространение которой на описываемой территории прежними авторами связывалось лишь с поймой р. Волга, обнаружена в настоящее время в поймах степных рек в пределах всей рассматриваемой территории, хотя ее обилие является очень низким. Появились в северо-восточной половине сухой степи полевая мышь и полёвка-экономка, обнаруженные нами в 2001 г. (Опарин, Опарина, 2003). В степях Предиргизья по лесополосам расселяются желтогорлая мышь и рыжая полевка (Беляченко, Сонин, 2002, 2003; Опарин, Опарина, 2005, 2009). Первая из них распространилась из островных лесов луговых степей, где была обычной и доминировала над малой лесной мышью (Серебренников, 1926), по байрачным лесам и лесополосам водораздела рек Самара и Большой Иргиз более чем на 100 км. Расселившись по пойменным лесам Большого Иргиза, желтогорлая мышь по государственной лесополосе проникла в предиргизские степи на 70 км южнее р. Большой Иргиз. Первая находка этого вида в пойменном лесу р. Большой Иргиз была сделана в 1995 г. зоологом М.М. Шиловым (устное сообщение), вторая – в 2000 г. зоологом С.В. Мажиным (устное сообщение). В 2002 г. А.В. Беляченко и К.А. Сонин (2002) обнаружили этот вид в лесополосах к югу от р. Большой Иргиз у пос. Чапаевский, а авторы статьи в 2005 г. установили распространение этого вида по гослесополосе до пос. Римско-Корсаковки. Рыжая полевка в 1920 гг. встречалась в байрачных и пойменных лесах в подзоне луговых степей (Серебренников, 1926). Для пойменных лесов Большого Иргиза она не приводится в работах В.С. Бажанова (1930) и П.В. Ерофеева (1930), а в работе В.Ф. Давидович (1964) она, наряду с полевой мышью, указывается как малочисленный вид. В работе Н.В. Щепотьева (1975), выполненной на десятилетие позже, оба эти вида указываются как обычные для байрачных лесов Заиргизья и пойменных лесов рек Волга и Большой Иргиз. В настоящее время на отрезке гослесополосы от р. Большой Иргиз до пос. Римско-Корсаковка рыжая полевка является доминирующим видом, но отсутствует в придорожных и полезащитных лесополосах во всем Заволжье (Опарин, Опарина, 2009).

Достаточно интересные материалы получены нами о современном распространении и численности общественной полёвки (*M. socialis*) Следует отметить, что в 2001 г. в Александровогайском районе в долине Малого Узенья были зарегистрированы достаточно многочисленные поселения этого вида: средний процент попадания зверьков составил 4,8. При обследовании, проведенном в 2004 г., этот вид на описываемой территории обнаружить не удалось. Однако в период с 2006 по 2009 г. в результате регулярных стационарных наблюдений в полупустынной зоне саратовского Заволжья было накоплено 9800 ловушко-ночей, отловлено 1062 мелких млекопитающих 5-ти видов, в том числе 112 экземпляров общественной полёвки. Поселения этого вида в 2009 г. встречались на обширной территории площадью около 80 тыс. га. Вдоль Малого Узенья они распространены с северо-запада на юго-восток между животноводческими стоянками Храпун и Финайкина, а к востоку от реки – до лимана Глубокий и пос. Байгужа. За последние годы общая численность общественной полёвки неуклонно возрастала, что привело к заселению ею не только антропогенных элементов ландшафта, где рыхлый субстрат

позволяет зверькам строить сложные норы-колонии и переживать весеннее подтопление талыми водами, но и целинных участков степи. Для получения более точных данных о численности и распределении этого вида были проведены учеты на пеших маршрутах-трансектах шириной 10 м (в двух пунктах по 9 км). Весной 2009 г. средняя заселенность территории общественной полёвкой оценивалась в 10.2%. Наиболее заселены ею были валы, насыпи, берега, днища и склоны сухих каналов и траншей, старых силосных ям, развалины строений и др., где занятая колониями площадь составляла 17.7%, а плотность зверьков достигала 35.3 особи / га. На территории Варфоломеевской оросительной системы, к настоящему времени большей частью разрушенной, доля таких антропогенных элементов, включая старые залежи, достаточно велика (около 37%). В этой связи площади угодий, благоприятных для заселения общественной полёвкой, могут вполне обеспечить дальнейший рост популяции. Поселения данной полёвки появились и в естественных (коренных) биотопах опустыненной степи. В полынно-разнотравных ассоциациях, занимающих 55% территории, они заселяют 5.9% территории, а численность зверьков составляет здесь 11.7 особи / га. Чуть ниже эти показатели в злаковых ассоциациях. Оценивая имеющиеся литературные данные по распространению общественной полёвки в Волго-Уральском междуречье (Ходашева, 1960; Давидович, 1964; Слудский и др., 1978) и наши наблюдения, можно сделать вывод, что она расселяется на северо-восток Прикаспийской низменности в пределы Саратовской области, при ее массовом размножении в Камыш-Самарской депрессии по долинам Узеней. В этом случае мы имеем дело с пульсацией границы ареала вида в связи с динамикой его численности.

В отношении землероек мы располагаем материалами по обилию и распределению по местообитаниям малой бурозубки, обыкновенной бурозубки и малой белозубки. В степных местообитаниях встречаются малая белозубка и малая бурозубка: средние многолетние проценты их попадания составляют 0.3 и 0.8 соответственно. В луговых местообитаниях, оптимальных для описываемой группы насекомоядных в степной зоне, обитают все три вида. Средние многолетние показатели численности составляют для малой белозубки 1.7, для малой бурозубки – 4.3, для обыкновенной бурозубки – 3.5%. В лесных местообитаниях отлавливались малая и обыкновенная бурозубки, средние многолетние проценты их попадания в ловушки составили 3.5 и 3.0 соответственно. На залежах обитают малая белозубка (0.1% попадания) и малая бурозубка (1.3% попадания). Доля этих видов в структуре населения мелких млекопитающих составляет единицы процентов, а порой менее 1% в степных местообитаниях и их залежных производных, а на лугах и в лесах, распространенных в Заволжье, локально может достигать нескольких десятков процентов. Н.И. Ларина (1968) относит названные виды насекомоядных в Заволжье к разряду редких. В настоящее время мы можем говорить о них как о видах малочисленных и даже обычных. Так, например, малые белозубки были отловлены нами зимой 2003 – 2004 гг. в Дьяковском лесу на опушке березового колка: под пологом леса ловились обыкновенная и малая бурозубки, а в песчаной степи только малая бурозубка. Были обследованы дубрава, березовый колос и участок песчаной степи с кустарниками (раkitник русский и спирея зверобоелистная). В уловах



## ДИНАМИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СТЕПЕЙ

доминировали землеройки. Доля обыкновенной бурозубки составила 41.5% при 5.7% попадания, малой бурозубки – 26.8% и 3.7%; малой белозубки – 2.8% и 0.7%. Обилие грызунов на этих же линиях определялось в 3.7% попадания, из них 1 лесная мышь была поймана в березовом колке, 3 обыкновенные полевки на полянах березового и дубового колков и 7 этих зверьков – в песчаной степи. Таким образом, учеты в зимний сезон, когда землеройки охотно берут стандартную приманку, показывают относительно высокое их обилие, соизмеримое с обилием грызунов (Цветкова и др., 2004).

Одновременно с этим отмечено расселение на север млекопитающих пустынного фаунистического комплекса. Мы склонны объяснять данное явление потеплением климата, которое на юго-востоке России проявляет себя в виде потепления зим. Именно это, вероятнее всего, обусловило расселение *Felis libyca* Forst., *Canis aureus* L., *Pipistrellus kuhli* Kuhl, из Закавказья, Закаспия и крайнего юга Прикаспия. Данные виды распространились на север Прикаспийской низменности вплоть до Сыртовой равнины Заволжья. Ближайшее местонахождение степного кота в новейшем определителе А.А. Аристова и Г.Ф. Барышникова (2001) приводится для Камыш-Самарских озер, а шакала – для Урды. В фундаментальном труде В.Г. Гептнера с соавторами (1967, 1972) граница ареалов этих видов проводится значительно южнее. Самец степного кота был добыт в окрестностях с. Яблоня в ноябре 1996 г. в байрачном лесу на склоне балки во время охоты с гончими собаками на зайцев. Самцы степного кота были добыты в хозяйственных постройках в с. Приузенском Александровогоайского района в феврале 2002 г., на чабанской точке близ пос. Северный Озинского района в январе 2003 г. (Опарин и др., 2005). Самка шакала была добыта в Дьяковском лесу 6 ноября 2004 г. Первый достоверный случай добычи этого вида на описываемой территории относится к 1997 г. Местные охотники ежегодно отмечают наличие выводков шакала в лесу, в непосредственной близости от с. Дьяковка. О случаях добычи шакала на территории смежного с Краснокутским Ровенского района Саратовской области (не подтвержденных материальными доказательствами) известно с середины 1990-х гг.

В отношении времени появления каменной куницы на территории саратовского Заволжья точных сведений нет, но этот вид в сводке Н.И. Лариной с соавторами (1968), составленной на основании материалов, собранных в конце 1950 – начале 1960-х гг., не упоминается. Однако по опросным данным уже в начале 1970-х гг. охотники добывали в Приерусланской степи белодушку, и она была обычной. Следовательно, можно предположить, что данный вид проник в саратовское Заволжье в середине 1960-х гг. Возникает вопрос: из какой части ареала шло расселение названного вида в Волго-Уральское междуречье – из западной, либо кавказской? Имеющиеся в нашем распоряжении литературные сведения (Барабаш-Никифоров, 1957; Гептнер и др., 1967) дают нам основание предположить, что этот вид расселился на описываемую территорию с запада, через Волго-Донское междуречье. Таким же путем, вероятнее всего, расселился на описываемую территорию нетопырь-карлик. Одновременно с этим в Дьяковском лесу дважды добывалась рысь – в 1994 и в 2003 гг. Данные факты расселения на юг представителей лесного фаунистического комплекса млекопитающих относятся к ряду уже описанных выше случаев расселения представителей широколиственно-лесных и таежных видов мелких млекопитающих.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в саратовском Заволжье в конце XX – начале XXI в. произошли разительные изменения фауны и численности млекопитающих по сравнению с первой половиной прошлого века. Это выразилось в появлении значительного количества новых и исчезновении нескольких видов млекопитающих. В то же время произошло изменение соотношения численности видов, обитавших на описываемой территории в течение всего рассматриваемого периода. Отмеченные процессы объясняются, с одной стороны, антропогенным воздействием, которое для одних видов было прямым в виде намеренной и случайной интродукции млекопитающих, представляющих собой ценные объекты охотничьего промысла и звероводства, для других – опосредованным через изменение кормовых и защитных условий местообитаний. С другой стороны, значительная часть видов млекопитающих расселилась на описываемой территории естественным образом в результате изменений природных условий. Изучение процессов изменения степных экосистем при снижении антропогенного пресса и динамике климата весьма актуально в силу проблем восстановления и сохранения природных комплексов, поддержания имеющегося биоразнообразия и рационального использования биоресурсов млекопитающих аридных регионов. Регулярные наблюдения за состоянием и численностью популяций млекопитающих имеют большое значение и при эпизоотологическом обследовании территории природных очагов инфекционных болезней.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-05-00049-а) и Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования» (проект № 1.2.8).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абатуров Б.Д.* Экологические последствия пастбы копытных млекопитающих для экосистем полупустыни // Экологические процессы в аридных биогеоценозах: XIX Чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: РАСХН, 2001. С. 57 – 83.

*Аристов А.А., Барышников Г.Ф.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (хищные и ластоногие). СПб.: Изд-во С.-Петербур. гос. ун-та, 2001. 560 с.

*Бажанов В.С.* Из работ по изучению млекопитающих юго-востока степей бывшей Самарской губернии (Пугачевский уезд) // Средневож. краев. станция защиты растений: Бюл. за 1926 – 1928 гг. Самара: Сред.-Волж. краев. изд-во, 1930. С. 71 – 86.

*Барабаш-Никифоров И.И.* Звери юго-восточной части черноземного центра. Воронеж: Воронеж. кн. изд-во, 1957. 300 с.

*Баскевич М.И., Опарин М.Л.* К вопросу об изменчивости кариотипа и хромосомной эволюции в группе степных мышовок *Sicista subtilis* s.l. (Rodentia, Dipodoidea) // Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 2003. С. 32 – 33.

*Баскевич М.И., Опарин М.Л.* Хромосомные подходы в изучении таксономического и генетического разнообразия грызунов Нижнего Поволжья. Итоги и перспективы применения // Поволж. экол. журн. 2009. №1. С. 3 – 14.

*Беляченко А.В., Сонин К.А.* Распространение желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis samariensis* Ognev, 1922) в долине р. Большой Иргиз и прииргизских районах саратовского Левобережья // Поволж. экол. журн. 2002. № 2. С. 154 – 157.

## ДИНАМИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СТЕПЕЙ

Беляченко А.В., Сонин К.А. Динамика распространения млекопитающих по долинам рек // Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 2003. С. 38 – 39.

Богдан В.С. Отчет Валуйской сельскохозяйственной опытной станции (Новоузенского уезда, Самарской губ.). СПб., 1900. 84 с.

Богдан В.Е. Из наблюдений над степною и залежною растительностью в Новоузенском уезде Самарской губернии. Сообщение № 2 // Тр. с.-х. опыт. станции Новоузен. Земства. Красный Кут: Тип. Краснокут. с.-х. опыт. станции, 1913. С. 79 – 89.

Буяновский С.М., Доскач А.Г., Фридланд В.М. Природа и сельское хозяйство Волго-Уральского междуречья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 232 с.

Гептнер В.Г., Слудский А.А. Млекопитающие Советского Союза. Хищные (гиены и кошки). М.: Высш. шк., 1972. Т. 2, ч. 2. 552 с.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967. Т. 2, ч. 1. 1004 с.

Давидович В.Ф. Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. 1964. Т. XLIII, №9. С. 115 – 126.

Денисов В.П. Распространение малого (*Citellus pygmaeus* Pall.) и рыжеватого (*Citellus major* Pall.) сусликов в Заволжье // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1964. №2. С. 49 – 54.

Денисов В.П., Стойко Т.Г., Ермаков О.А. Динамика южной границы ареала рыжеватого суслика в Поволжье // Тез. докл. 5-го съезда Всесоюз. териол. о-ва. М.: Наука, 1990. С. 127 – 128.

Дикарева Т.В., Опарин М.Л. Растительность северной части сухих степей Заволжья и ее антропогенные производные на залежах и пастбищах // Поволж. экол. журн. 2002. № 3. С. 199 – 216.

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

Доброхотов П.Б., Малыгин В.М. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1982. Т. LXIV, №3. С. 436 – 439.

Елпатьевский В.С., Ларина Н.И., Голикова В.Л. Млекопитающие Саратовской области // Учен. зап. Сарат. ун-та. 1950. Т. 26. С. 59 – 65.

Ермаков О.А., Тутов С.В. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Scuriidae) в Поволжье // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 503 – 509.

Ерофеев П.В. Материалы о грызунах Заволжья (по исследованиям 1926 и 1927 гг.) // Бюл. Сред.-Волж. краев. станции защиты растений от вредителей при Крайземуправлении за 1926 – 1928 гг. Самара: Сред.-Волж. краев. изд-во, 1930. С. 72 – 78.

Злотокрылин А.Н. Климатическое опустынивание. М.: Наука. 2003. 246 с.

Злотокрылин А.Н., Виноградова В.В. Соотношение между климатическими и антропогенными факторами восстановления растительного покрова юго-востока европейской России // Аридные экосистемы. 2007. Т. 13, № 33 – 34. С. 7 – 16.

Ильин В.Ю., Ермаков О.А., Лукьянов С.Б. Новые данные по распространению млекопитающих в Поволжье и Волго-Уральском междуречье // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1996. Т. 110, вып. 2. С. 30 – 37.

Кириков С.В. Изменение животного мира в природных зонах СССР. Степная зона и лесостепь. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 176 с.

Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.

Кириков С.В. Человек и природа степной зоны (конец X – середина XIX в., Европейская часть СССР). М.: Наука, 1983. 128 с.

Козлов П.С. Биология степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) Вольского округа // Тр. Вольск. окруж. науч.-образоват. музея. Вольск, 1929. 26 с.

Ларина Н.И., Голикова В.Л., Денисов В.П., Девяшев Р.А. Видовой состав и распространение млекопитающих // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С.105 – 132.

Левецкая Н.Г., Шаталова О.В., Иванова Г.Ф. Оценка современных тенденций изменения климата и их последствий для сельскохозяйственного производства в Нижнем Поволжье // Повышение эффективности использования агроклиматического потенциала юго-восточной зоны России / ГНУ НИИСХ Юго-Востока. Саратов, 2005. С. 273 – 284.

Новоузенский уезд в естественноисторическом и хозяйственном отношении: В 2 т. Новоузенск: Тип. Новоузен. уездного Земства, 1912. Т. 1. 257 с.; Т. 2. 302 с.

Опарин М.Л. Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.

Опарин М.Л., Опарина О.С. Изменение ареалов сусликов (*Citellus pigmaeus* Pall., *C. major* Pall., *C. fulvus* Licht.) в Саратовском Заволжье на протяжении двадцатого столетия // Вопросы степеведения. Оренбург: Оренбург. губерния, 2000. С. 137 – 142.

Опарин М.Л., Опарина О.С. Изменение природных комплексов Заволжских степей в связи с динамикой климата и антропогенным преобразованием // Поволж. экол. журн. 2003. №1. С. 31 – 40.

Опарин М.Л., Опарина О.С. Изменение распространения млекопитающих в степях Нижнего Поволжья в связи с глобальным потеплением климата // Поволж. экол. журн. 2005. № 2. С. 193 – 199.

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

Опарин М.Л., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Шаповалов А.С. К распространению темной мышовки *Sicista severtzovi* Ognev, 1935 (Mammalia) на Русской равнине // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России: Материалы конф. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 121 – 123.

Опарин М.Л., Опарина О.С., Кондратенков И.А., Усов А.С. Степной кот (*Felis lybica* Forster, 1780) в саратовском Заволжье // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 6. С.748 – 750.

Орлов Е.И. Желтый суслик // Материалы к познанию фауны и флоры Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во НИЛОВ, 1929. №4. С. 3 – 112.

Орлов Е.И., Кайзер Г.А. Охотпромысловое значение Приерусланских песков АССР Немцев Поволжья // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1933. Т. 10, вып. 2. С. 111 – 158.

Отчет отдела животноводства Саратовского областного управления сельского хозяйства. Саратов, 1984. 48 с.

Отчет управления животноводства Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. Саратов, 2004. 36 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.

Сажин А.Н., Петров С.А., Погосян Н.В., Васильев Ю.И., Волошенкова Т.В., Козина О.В., Моников С.Н. Связь внутривековых изменений увлажнения со сменой циркуляционных эпох и ее отражение в природных процессах атлантико-европейского сектора Евразии // Изв. РАН. Сер. геогр. 2006. № 1. С. 26 – 34.

Серебренников М.К. Материалы по экологии и систематике грызунов Самарской губернии // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. 1926. Т. 27, вып. 1. С. 337 – 346.

Слудский А.А., Борисенко В.А., Капитонов В.И., Махмутов С., Мокроусов Н.Я., Орлов Г.И., Слудский Ал.А., Страутман Е.И., Федосеенко А.К., Шубин И.Г. Млекопитающие Казахстана: В 4 т. Алма-Ата: Изд-во Наука КазССР, 1978. Т. I, ч. 3. 492 с.

## ДИНАМИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СТЕПЕЙ

Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих: Грызуны, рукокрылые. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. С. 112 – 237.

Строганова А.С. Фауна млекопитающих орошаемых земель и лесных насаждений Валуйской опытно-мелиоративной станции (Сталинградская обл.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 11. С. 214 – 234.

Строганова А.С. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1954. Т. 16. С. 30 – 116.

Структура посевных площадей. Отчет Саратовского областного управления сельского хозяйства. Саратов, 1984. 60 с.

Структура посевных площадей. Отчет Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. Саратов, 2004. 64 с.

Структура посевных площадей. Отчет Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. Саратов, 2008. 58 с.

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

Трофимов И.А., Трофимова Л.С., Опарин М.Л., Опарина О.С. Особенности восстановления степной растительности на залежах и пастбищах в саратовском Заволжье // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. М.: РАСХН, 2001. С. 15 – 38.

Формозов А.Н. Скотосбой, его значение для степной фауны и борьбы с вредителями // Природа. 1929. № 11. С. 990 – 991.

Формозов А.Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География наземных животных и методы ее изучения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 172 – 197.

Формозов А.Н. Изменение природных условий степного Юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 114 – 161.

Ходашова К.С. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 168 с.

Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С. Зимнее распространение и численность землероек в саратовском Поволжье // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана): Сб. тез. Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 2004. С. 160 – 161.

Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Касаткин М.В. Смешанные поселения рыжеватого (*Spermophilus major* Pall.) и желтого (*S. fulvus* Licht.) сусликов в зоне совместного обитания // Поволж. экол. журн. 2002. № 1. С. 82 – 84.

Шляхтин Г.В., Белянин А.Н., Беляченко А.В., Завьялов Е.В., Мосейкин В.Н., Рябкин В.В., Семихатова С.Н., Сонин К.А., Табачишин В.Г., Щербинин И.В. Обзор фауны млекопитающих Саратовской области // Изв. Саратов. гос. ун-та. Сер. биол. 2001. С. 378 – 481.

Щепотьев Н.В. Очерк распространения и стационального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 62 – 97.

Harrison P.A., Berry P.M., Dawson T.E. Climate change and nature conservation in Britain and Ireland. Oxford: UK Climate Impacts Programme, 2001. 271 p.

Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // Nature. 2003. Vol. 421. P. 37 – 42.

Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C., Pounds J.A. Fingerprints of global warming on wild animals and plants // Nature. 2003. Vol. 421. P. 57 – 60.

УДК 574.5:556.11

## ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУРШСКОГО ЗАЛИВА В ПЕРИОД «ГИПЕРЦВЕТЕНИЯ» ВОДЫ

А.С. Семёнова

*Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии (АтлантНИРО)  
Россия, 236022, Калининград, Дм. Донского, 5  
E-mail: a.s.semenowa@rambler.ru*

Поступила в редакцию 26.04.09 г.

**Изменения зоопланктона Куршского залива в период «гиперцветения» воды.** – Семёнова А.С. – Явления «гиперцветения» при массовом развитии сине-зеленых водорослей в последние годы периодически наблюдаются в Куршском заливе. Рассмотрены изменения структуры зоопланктона в период «гиперцветения» Куршского залива. Отмечено, что большинство характеристик зоопланктона соответствовали таковым в гиперэвтрофных и эвтрофных водоемах. Выявлены показатели зоопланктона, которые в первую очередь изменяются при «гиперцветении». «Гиперцветение» в большей степени оказывает влияние на зоопланктон литоральной зоны.

*Ключевые слова:* зоопланктон, Куршский залив, «гиперцветение», эвтрофикация, литоральная зона.

**Changes in Curonian Lagoon zooplankton during the hyperblooming period.** – Semenova A.S. – The phenomenon of hyperblooming at mass development of blue-green algae in last years was periodically observed in Curonian Lagoon. Structural parameters of zooplankton are considered in the period of Curonian Lagoon hyperblooming. The majority of structural zooplankton parameters were characteristic of hypertrophic and eutrophic water bodies. Zooplankton parameters which primarily react to hyperblooming have been found. Hyperblooming affects zooplankton in the littoral zone to a greater degree.

*Key words:* zooplankton, Curonian Lagoon, hyperblooming, eutrophication, littoral zone.

### ВВЕДЕНИЕ

Куршский залив – крупная мелководная (площадь 1584 км<sup>2</sup>, объем 6.2 км<sup>3</sup>, глубина 3.8 м) пресноводная лагуна Балтийского моря, подвержена сильному антропогенному воздействию. Продолжающееся эвтрофирование залива в отдельные годы провоцирует «гиперцветение» воды при массовом развитии синезеленых водорослей, биомасса которых в отдельные годы значительно превышает уровень, обуславливающий вторичное загрязнение водоема (Александров, Дмитриева, 2006). В последние годы случаи «гиперцветения» участились. Так, начиная с 1980-х гг. биомасса фитопланктона в летний период всегда была на уровне «интенсивного цветения», а в течение 9-ти периодов достигала состояния «гиперцветения» (более 100 г / м<sup>3</sup>), из них 6 наблюдались в последние годы (Александров и др., 2006; Olenina, 1998). В период «гиперцветения» – в июле – сентябре – в фитопланктоне в массе развиваются потенциально токсичные виды фитопланктона, биомасса которых в различные годы составляет до 22 – 89% суммарной биомассы фитопланктона (Дмитриева, 2007). Основными факторами, обуславливающими возникновение «ги-

## ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУРШСКОГО ЗАЛИВА

перцветения» в Куршском заливе, является сочетание интенсивного летнего прогрева воды с пресноводностью, слабой проточностью и высоким содержанием фосфора (Александров и др., 2006).

Антропогенное воздействие на водоемы оказывает влияние на качественный и количественный состав всех групп гидробионтов, следовательно, любая из них в той или иной степени может выступать в качестве индикаторной оценки экологического состояния водных объектов. В целом ряде работ показано успешное использование для этих целей структурно-функциональных характеристик зоопланктона (Андроникова, Смелская, 1994; Андроникова, 1996; Иванова, Телеш, 1996; Вандыш, 2000). В данном аспекте особенно актуально изучение зоопланктона высокопродуктивных водоемов, биологический режим которых формируется в условиях антропогенного эвтрофирования.

Цель исследования – выявление изменений зоопланктона в период «гиперцветения» Куршского залива.

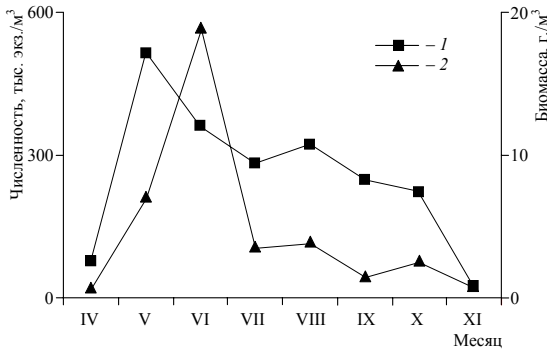
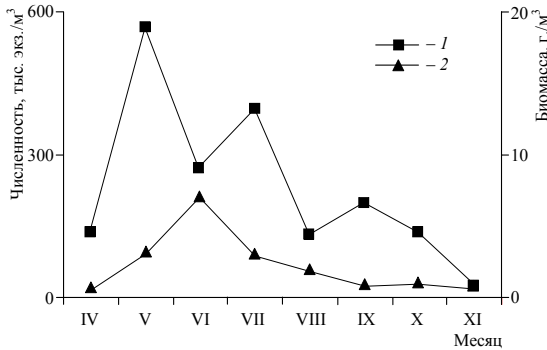
### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования зоопланктона Куршского залива проводили в вегетационные периоды (с апреля по ноябрь), отличающиеся по наличию «гиперцветения»: в 2007 г. оно не отмечалось, в 2008 г. – наблюдалось. Изучали три участка: литоральную зону, центральную часть и переходную между ними зону. Отбор проб в центральной зоне водоема проводили 1 раз в месяц на 6-ти стандартных станциях АтлантНИРО; в переходной зоне – 2 – 4 раза в месяц на стандартной станции, расположенной в 500 м от берега в районе научно-исследовательской базы АтлантНИРО; в литоральной зоне исследования были эпизодическими, пробы собирали 1 – 2 раза за сезон на 2 – 4-х участках в основном открытого мелководья. В центральной и переходной зоне пробы собирали батометром Ван-Дорна объемом 6 л с глубин 0.5, 1.5 и 3.0 м, в литоральной зоне – на глубине 0.5 – 1.5 м с помощью ведра, процеживая 50 – 100 л воды. Для концентрации зоопланктона использовали планктонную сеть с мельничным газом № 70. Пробы фиксировали 4%-ным формалином с сахарозой (Haneu, Hall, 1973). Всего за период исследования в центральной зоне водоема было собрано > 200 проб, в переходной зоне – 50, в литоральной зоне – 20. Камеральную обработку проводили счетным методом Гензена (Киселев, 1969). Биомассу рассчитывали по размерной структуре и численности видов (Методические..., 1984). Зоопланктон оценивали по показателю трофии ( $E/O$ ) и коэффициенту трофности ( $E$ ), соотношению числа видов *Brachionus* и *Trichocerca* ( $Q_{ВЛ}$ ), числу структурообразующих видов по численности и биомассе, численности видов-индикаторов эвтрофных условий, отношению численности Cladocera к численности Copepoda ( $N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$ ) и биомассы Cyclopoida к биомассе Calanoida ( $B_{Cycl}/B_{Cal}$ ), биомассе за летний сезон ( $B_{летн}$ ), средней численности ( $N$ ) и биомассе ( $B$ ) за вегетационный период, соотношению максимальной и минимальной биомассы ( $B_{max}/B_{min}$ ), средней индивидуальной массе организма ( $w$ ), индексу Шеннона, рассчитанному по численности ( $H_N$ ) и по биомассе ( $H_B$ ) (Гиляров, 1969; Мязметс, 1979; Андроникова, 1996; Sladeček, 1983).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего за период изучения в планктоне было обнаружено 87 видов и подвидов беспозвоночных, среди которых 43 вида Rotifera, 26 – Cladocera, 18 – Copepoda. В литоральной зоне зарегистрировано 59 таксонов, в переходной зоне – 52, в центральной зоне водоема – 63. Среди обнаруженных видов 20 относились к индикаторам эвтрофных условий, 3 – олиготрофных (Андроникова, 1996).

Комплекс доминирующих по численности видов был сходен на всех изучаемых участках акватории и включал *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *Keratella quadrata* (O.F. Müller, 1786), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Eubosmina coregoni* Baird, 1857, *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и науплии Copepoda. По биомассе в зоопланктоне всех участков доминировали *Asplanchna herricki* De Guerne, 1888, *Eubosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata* G.O. Sars, 1864, *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938, *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg, 1888 и *Mesocyclops leuckarti*. В целом необходимо отметить, что значительная часть доминантов относится к индикаторам эвтрофных условий: *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Chydorus sphaericus* и *Eubosmina coregoni*.



**Рис. 1.** Численность и биомасса зоопланктона центральной зоны Куршского залива в течение вегетационного периода 2007 г. (а) и 2008 г. (б): 1 – численность, 2 – биомасса

Кроме этого, *Daphnia galeata* и *Diaphanosoma mongolianum* также способны массово развиваться в гиперэвтрофных водоемах (Коровчинский, 2004; Müller, Seitz, 1995; Voigt, Hülsmann, 2001; Hülsmann, Voigt, 2002; Moustaka-Gouni at al., 2006). В целом число структурообразующих видов, выделенных на основе функции рангового распределения, было минимально и составляло 5–6 видов, что характерно для эвтрофных водоемов (Андроникова, 1996; Вандыш, 2000).

В центральной зоне залива и в 2007 и в 2008 г. максимальной численности зоопланктон достигал в мае при доминировании *Keratella quadrata* и *K. cochlearis* (рис. 1). Преобладание коловраток в весенний сезон характерно для эвтрофных водоемов (Radwan, Poriołek, 1989). В переходном участке залива в 2007 г. первый пик численности наблюдал-

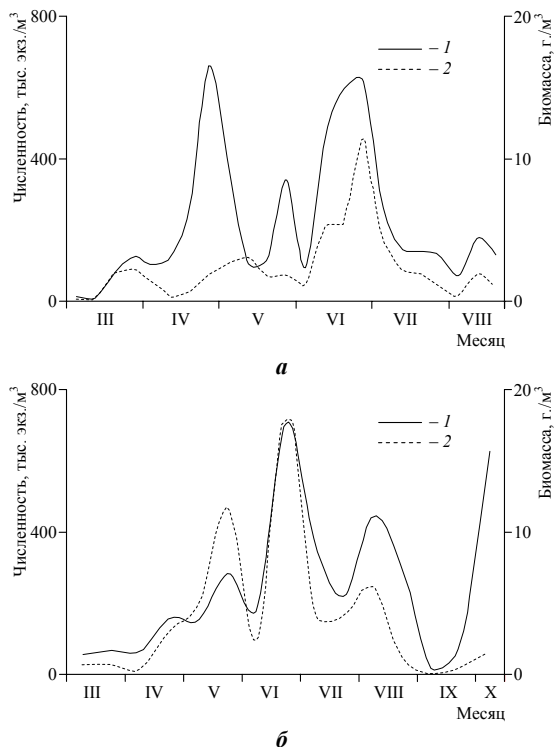


## ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУРШСКОГО ЗАЛИВА

ся в мае и также был связан с массовым развитием *K. quadrata* и *K. cochlearis* (рис. 2). Второй пик численности по величине был меньше первого и отмечался в конце июня, когда в зоопланктоне доминировали *Chydorus sphaericus* и *Keratella cochlearis*. Третий пик численности наблюдался в середине июля и был связан с массовым развитием *Chydorus sphaericus* и *Mesocyclops leuckarti*. В 2008 г. максимальной численности зоопланктон достигал в середине июля при доминировании *Eubosmina coregoni*, в октябре повышение количества зоопланктеров происходило за счет развития *Keratella quadrata*. В литоральной зоне в весенний период по численности преобладали *Keratella quadrata*, *Chydorus sphaericus* и *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901. В летний сезон, когда численность зоопланктона возрастала и достигала своего максимума, в зоопланктоне в массе развивались *Eubosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus* и *Mesocyclops leuckarti*. Осенью, когда численность зоопланктона снижалась, в планктоне доминировали *Keratella quadrata* и *Mesocyclops leuckarti*.

Средние за вегетационный период численности зоопланктона в переходной и центральной зоне водоема в оба года исследований были близки, а в литоральной зоне они были в 5–10 раз меньше (таблица). Основу численности зоопланктона исследованных участков составляли веслоногие ракообразные, но на фоне «гиперцветения» в 2008 г. их доля по сравнению с 2007 г. снижалась с 47,8 до 41,3%, а доля Rotifera и Cladocera возрастала соответственно с 30,5 до 32,8% и с 21,6 до 31,4%. Такие изменения обычно наблюдаются при повышении трофии водоемов (Андроникова, 1996; Blancher, 1984). Доля видов-индикаторов эвтрофных условий в общей численности в оба периода исследований практически не различалась, составляя в среднем >50%, а в отдельные месяцы достигая 90%.

Наибольшей биомассы зоопланктон центральной зоны Куршского залива в оба года изучения достигал в июне, причем в 2007 г. за счет массового развития *Daphnia galeata*, а в 2008 г., когда биомасса была в 2,7 раза выше – за счёт *As-*



**Рис. 2.** Численность и биомасса зоопланктона переходного участка Куршского залива в течение вегетационного периода 2007 г. (а) и 2008 г. (б): 1 – численность, 2 – биомасса

*planchna herricki*, *Eubosmina coregoni* и *Daphnia galeata* (см. рис. 1). В переходном участке залива максимальные значения биомассы зоопланктона отмечались в середине июля за счет доминирования *Chydorus sphaericus* и *Daphnia galeata* в 2007 г. и *Eubosmina coregoni* и *Diaphanosoma mongolianum* в 2008 г. (см. рис. 2). В литоральной зоне максимальные величины биомассы также отмечались в летний сезон при массовом развитии *Chydorus sphaericus*, *Eubosmina coregoni* и *Diaphanosoma mongolianum*.

Показатели зоопланктона участков Куршского залива в 2007 и 2008 гг.

Показатель	2007 г.	2008 г.	Среднее
Литоральная зона			
<i>E</i>	7.0 (ГЭ)	13.0 (ГЭ)	10.0 (ГЭ)
<i>E/O</i>	3.8 (Э)	7.9 (ГЭ)	5.9 (ГЭ)
<i>Q<sub>в/г</sub></i>	1.0 (М)	6.0 (Э)	3.5 (Э)
<i>B<sub>сучл</sub>/B<sub>скал</sub></i>	11.2 (Э)	10.1 (Э)	10.6 (Э)
<i>B<sub>max</sub>/B<sub>min</sub></i>	468	701	584
<i>N<sub>Cladocera</sub>/N<sub>Copepoda</sub></i>	0.35	0.65	0.40
<i>H<sub>N</sub></i> , бит	1.86 (Э)	2.15 (М)	2.01 (Э)
<i>H<sub>B</sub></i> , бит	1.93 (Э)	1.83 (Э)	1.88 (Э)
<i>N</i> , тыс. экз./м <sup>3</sup>	29	47	38
<i>w</i> , г	6.0·10 <sup>-6</sup>	9.1·10 <sup>-6</sup>	7.9·10 <sup>-6</sup>
<i>B<sub>летн</sub></i> , г/м <sup>3</sup>	0.2(О)	0.8(О)	0.5(О)
<i>B</i> , г/м <sup>3</sup>	0.2	0.4	0.3
Переходная зона			
<i>E</i>	9.0 (ГЭ)	13.0 (ГЭ)	11.0 (ГЭ)
<i>E/O</i>	5.8 (ГЭ)	6.0 (ГЭ)	5.9 (ГЭ)
<i>Q<sub>в/г</sub></i>	4.0 (Э)	0.7(О)	2.4 (Э)
<i>B<sub>сучл</sub>/B<sub>скал</sub></i>	5.8 (Э)	3.0 (Э)	4.4 (Э)
<i>B<sub>max</sub>/B<sub>min</sub></i>	211	393	302
<i>N<sub>Cladocera</sub>/N<sub>Copepoda</sub></i>	0.88	1.00	0.94
<i>H<sub>N</sub></i> , бит	2.50 (О)	2.43 (М)	2.47 (М)
<i>H<sub>B</sub></i> , бит	2.27 (М)	1.98 (Э)	2.13 (М)
<i>N</i> , тыс. экз./м <sup>3</sup>	225	249	237
<i>w</i> , г	10.4·10 <sup>-6</sup>	16.1·10 <sup>-6</sup>	13.4·10 <sup>-6</sup>
<i>B<sub>летн</sub></i> , г/м <sup>3</sup>	3.2 (М)	7.9 (Э)	5.6 (Э)
<i>B</i> , г/м <sup>3</sup>	2.3	4.0	3.2
Центральная зона			
<i>E</i>	5.3 (ГЭ)	6.5 (ГЭ)	5.9 (ГЭ)
<i>E/O</i>	4.4 (Э)	4.7 (Э)	4.5 (Э)
<i>Q<sub>в/г</sub></i>	1.3 (М)	1.5 (М)	1.4 (М)
<i>B<sub>сучл</sub>/B<sub>скал</sub></i>	1.6 (Э)	1.7 (Э)	1.7 (Э)
<i>B<sub>max</sub>/B<sub>min</sub></i>	77	118	97
<i>N<sub>Cladocera</sub>/N<sub>Copepoda</sub></i>	0.52	0.70	0.61
<i>H<sub>N</sub></i> , бит	2.66 (О)	2.59 (О)	2.62 (О)
<i>H<sub>B</sub></i> , бит	2.35 (М)	2.19 (М)	2.27 (М)
<i>N</i> , тыс. экз./м <sup>3</sup>	232	254	243
<i>w</i> , г	9.8·10 <sup>-6</sup>	18.9·10 <sup>-6</sup>	14.6·10 <sup>-6</sup>
<i>B<sub>летн</sub></i> , г/м <sup>3</sup>	4.0 (Э)	8.7 (Э)	6.4 (Э)
<i>B</i> , г/м <sup>3</sup>	2.3	4.8	3.6

Примечание. О – олиготрофный, М – мезотрофный, Э – эвтрофный, ГЭ – гиперэвтрофный.

## ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУРШСКОГО ЗАЛИВА

Средние за вегетационный период величины биомассы в 2008 г. по сравнению с 2007 г. в переходной зоне увеличились в 1.7 раза, в центральной зоне водоема – в 2.1 раза, в литоральной зоне – в 2.4 раза (см. таблицу). Низкие численность и биомасса зоопланктона в литоральной зоне по сравнению с другими участками залива, по-видимому, связаны с тем, что пробы собирали в основном на участках незащищенного мелководья, где наблюдаются неблагоприятные условия существования беспозвоночных. Основу биомассы зоопланктона в оба периода исследования на всех участках составляли ветвистоусые ракообразные (от 50 до 75%), однако в 2008 г. на всех участках снижалась доля Copepoda (в среднем с 39 до 26%), что обычно происходит при эвтрофировании (Андроникова, 1996; Blancher, 1984).

Большинство показателей зоопланктона на всех участках соответствовало величинам, характерным для гиперэвтрофных и эвтрофных водоемов (см. таблицу) (Андроникова, 1996). При этом отмечены межгодовые различия. Так, в период «гиперцветения» в 2008 г. увеличивались показатель и коэффициент трофии, отношение численности Cladocera и Copepoda, соотношение максимальной и минимальной биомасс, биомасса за летний период, уменьшался индекс Шеннона (см. таблицу). Такие изменения структурных характеристик зоопланктона свидетельствуют об увеличении биогенной и органической нагрузки на водоем.

Также обнаружены свидетельства о снижении нагрузки от литоральной зоны водоема к центральной. В частности, в литоральной зоне наблюдались высокие величины показателя и коэффициента трофии, соотношения числа видов *Brachionus* и *Trichocerca*, отношения биомассы Cyclozoidea и Calanoida, максимальной и минимальной биомасс, снижение средней индивидуальной массы организма и величины индекса Шеннона (см. таблицу). Большая степень эвтрофирования литоральной зоны по сравнению с центральной частью водоема была отмечена и для Ладожского озера (Андроникова, 1996; Андроникова, Распопов, 2007). Важно отметить, что максимальные межгодовые различия показателей зоопланктона обнаруживались в литоральной зоне, минимальные – в центральной зоне залива (см. таблицу). Следовательно, увеличение биогенной и органической нагрузки в большей степени оказывало влияние на зоопланктон литоральной зоны, как это уже отмечалось в Ладожском озере (Андроникова, Распопов, 2007).

Ряд показателей зоопланктона ( $Q_{B/T}$ ,  $B_{Cycl}/B_{Cal}$ ,  $w$ ) не отражал влияния «гиперцветения» Куршского залива в 2008 г. и, напротив, свидетельствовал об уменьшении степени эвтрофирования. Однако средние за весь период изучения значения этих показателей указывали на большую биогенную и органическую нагрузку в литоральной зоне водоема.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом большинство показателей зоопланктона Куршского залива соответствуют величинам, отмечаемым в гиперэвтрофных и эвтрофных водоемах. Значительные межгодовые отличия состояния зоопланктона наблюдаются в период «гиперцветения» залива. В частности, увеличиваются показатель и коэффициент трофии, отношение численности Cladocera и Copepoda, биомасса за летний период, соотношение максимальной и минимальной биомасс, уменьшается индекс Шен-

нона. При этом «гиперцветение» воды не вызывало изменения величин соотношения числа видов *Brachionus* и *Trichocerca*, отношения биомассы Cyclopoidea и Salsanoidea, средней индивидуальной массы организма. Показатели зоопланктона свидетельствуют о большей степени органической и биогенной нагрузки в литоральной зоне водоема, где также наблюдаются максимальные межгодовые флуктуации.

Таким образом, межгодовые изменения ряда структурных характеристик зоопланктона свидетельствуют о значительном влиянии «гиперцветения» на планктонных животных Куршского залива и могут быть использованы для анализа влияния этого процесса на экосистему водоема.

Считаю необходимым выразить искреннюю благодарность Н.М. Коровчинскому за консультации при обработке проб зоопланктона, А.В. Крылову и С.В. Александрову за ценные советы при написании данной работы и О.А. Дмитриевой за сведения о количественном развитии фитопланктона

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александров С.В., Дмитриева О.А.* Первичная продукция и показатели фитопланктона как критерии эвтрофирования Куршского залива Балтийского моря // Вод. ресурсы. 2006. Т. 33, № 1. С. 104 – 110.

*Александров С.В., Сенин Ю.М., Смыслов В.А.* Первичная продукция, содержание хлорофилла и биогенных элементов как показатели экологического состояния Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Биол. внутренних вод. 2006. № 1. С. 41 – 47.

*Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996. 189 с.

*Андроникова И.Н., Смельская М.В.* Оценка трофического статуса оз. Галичского по показателям зоопланктона // Вод. ресурсы. 1994. Т. 21, № 6. С. 680 – 683.

*Андроникова И.Н., Распопов И.М.* Зоны экологического риска в прибрежных районах Ладожского озера // Биол. внутренних вод. 2007. №2. С. 3 – 10.

*Вандыш О.И.* Зоопланктон как индикатор состояния озерных экосистем (на примере субарктического озера Имандра) // Вод. ресурсы. 2000. Т. 27, № 3. С. 364 – 370.

*Гиляров А.М.* Индекс разнообразия и экологическая сукцессия // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30, № 6. С. 652 – 657.

*Дмитриева О.А.* Потенциально токсичные виды фитопланктона российской части Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса». Калининград: Изд-во Рос. гос. ун-та им. Иммануила Канта, 2007. Вып.5. С. 102 – 117.

*Иванова М.Б., Телеш И.В.* Оценка экологического состояния Невской губы и водотоков С.-Петербурга по зоопланктону // Экологическое состояние водоемов и водотоков бассейна реки Невы / С.-Петербург. науч. центр РАН. СПб., 1996. С. 36 – 52.

*Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов. М.: Наука, 1969. Т. 1. 657 с.

*Коровчинский Н.М.* Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1984. 33 с.

*Мязметс А.Х.* Качественный состав пелагического зоопланктона как показатель трофичности озера // Тез. докл. 20-й науч. конф. по изучению водоемов Прибалтики и Белоруссии. Рига: Зинатне, 1979. С. 12 – 15.

## ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА КУРШСКОГО ЗАЛИВА

- Andronikova I.N.* Zooplankton characteristics in monitoring of Lake Ladoga // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 322, № 1 – 3. P. 173 – 179.
- Blancher E.C.* Zooplankton – trophic state relationships in some north and central Florida lakes // *Hydrobiologia*. 1984. Vol. 30, № 4. P. 210 – 216.
- Haney J.F., Hall D.J.* Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera // *Limnol. and Oceanogr.* 1973. Vol. 18, № 2. P. 331 – 333.
- Hülsmann S., Voigt H.* Life history of *Daphnia galeata* in a hypertrophic reservoir and consequences of non-consumptive mortality for the initiation of a midsummer decline // *Freshwater Biol.* 2002. Vol. 47, № 12. P. 2313 – 2324.
- Moustaka-Gouni M., Vardaka E., Michaloudi E., Kormas K.A., Tryfon E., Mihalatou H., Gkelis S., Lanaras T.* Plankton food web structure in a eutrophic polymictic lake with a history of toxic cyanobacterial blooms // *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51, № 1, part 2. P. 715 – 727.
- Müller J., Seitz A.* Differences in allozyme patterns between *Diaphanosoma brachyurum* and *Diaphanosoma mongolianum*, as revealed in Central European populations // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 312, № 2. P. 107 – 114.
- Olenina I.* Long-term changes in the Kursiu Marios Lagoon: Eutrophication and phytoplankton response // *Ecologija*. 1998. № 1. P. 56 – 65.
- Radwan S., Popiolek B.* Percentage of rotifers in spring zooplankton in lakes of different trophic // *Hydrobiologia*. 1989. Vol. 186 – 187, № 1. P. 235 – 238.
- Sladeček V.* Rotifer as indicators of water quality // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 100, № 2. P. 169 – 201.
- Voigt H., Hülsmann S.* Do fast increasing food conditions promote the midsummer decline of *Daphnia galeata*? // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 442, № 1 – 3. P. 253 – 259.

УДК 594:575.2

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ МАТЕМАТИКО-СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА  
МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ  
*XEROPICTA KRYNICKII* KRYN. (GEOPHILA: HYGROMIIDAE)**

**Л.Н. Хлус**

*Черновицкий национальный университет им. Юрия Федьковича  
Украина, 58012, Черновцы, Коцюбинского, 2  
E-mail: khlus\_k@rambler.ru*

Поступила в редакцию 06.03.09 г.

**Некоторые аспекты математико-статистического анализа морфометрической структуры популяций *Xeropicta krynickii* Kryn. (Geophila: Hygromiidae).** – Хлус Л.Н. – Изучена структура изменчивости расчетных конхологических параметров 12-ти популяций наземного брюхоногого моллюска *Xeropicta krynickii* Kryn. (Geophila: Hygromiidae), населяющего урбанизированные и неурбанизированные биотопы юга Украины. Установлено, что в популяциях ксеропикт из биотопов с одинаковым уровнем урбогенной трансформации формируется близкая структура морфометрической изменчивости. Обобщенная дисперсия и обобщенный коэффициент вариации являются информативными показателями конхологической изменчивости вида.

*Ключевые слова:* *Xeropicta krynickii*, конхологическая изменчивость, обобщенная дисперсия, обобщенный коэффициент вариации.

**Some aspects of mathematico-statistical analysis of the morphometric structure of *Xeropicta krynickii* Kryn. (Geophila: Hygromiidae) populations.** – Khlus L.N. – The variability structure of calculated metrical konchological parameters of 12 populations of the terrestrial mollusk *Xeropicta krynickii* Kryn. (Geophila: Hygromiidae) from urbanized and non-urbanized biotopes of the southern Ukraine was studied. A similar structure of morphometrical variability is formed in populations from biotopes with a similar level of urban transformation. The generalized dispersion and generalized variation factor are informative indicators of the konchological variability of the species.

*Key words:* *Xeropicta krynickii*, konchological variability, generalized dispersion, generalized variation factor.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Необходимость изучения адаптивности и изменчивости количественных морфологических признаков, являющихся своеобразными «индикаторами» среды и отражающих ее воздействие на организм животных различных таксономических групп, сомнений не вызывает. Важным аспектом таких исследований считается оценка характера связей между изучаемыми признаками, поскольку система корреляций формируется в самом процессе эволюции (Северцов, 1990).

Проведенный нами ранее корреляционный анализ конхологических показателей наземного брюхоногого моллюска *Xeropicta krynickii* (Krynicky, 1833) из различных местообитаний выявил высокие положительные корреляционные зависимости между метрическими параметрами раковин (Хлус, 2008). Наибольшая теснота корреляций наблюдалась между габитуальными признаками как при отдельной оценке корреляционных зависимостей выборок моллюсков из одной популяции с полосатыми и бесполосыми раковинами (Хлус, Олійник, 2003), так и при

анализе обобщенных выборок (Хлус, Олійник, 2005). В урбанизированной среде с высоким уровнем рекреационной нагрузки более 3/4 корреляционных связей комплекса конхологических признаков *X. krynickii* принадлежало двум корреляционным плеядам, «признаками-индикаторами» которых являются большой диаметр раковины и отношение ширины устья к высоте раковины (Хлус, Олійник, 2005). Анализ варибельности конхологических параметров с применением методов многомерной статистики (Хлус, 2008) позволил констатировать выраженные различия между двумя группами изученных популяций и существенный вклад в морфометрическую изменчивость вида факторов общих пропорций и спирализации раковины, однако не дал возможности однозначно оценить, исходя из структуры внутри- и межпопуляционной изменчивости, степень антропогенных влияний на биоценозы.

Целью данной работы стал сравнительный анализ структуры метрической конхологической изменчивости пространственно разобщенных популяций *X. krynickii* юга Украины с использованием обобщенных дисперсий и коэффициентов вариации.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

*X. krynickii* (Mollusca: Gastropoda: Geophila) – один из двух зарегистрированных в Украине видов рода *Xeropicta* Monterosato, 1893, ареал которого охватывает Северо-Восточное Средиземноморье: Балканский полуостров, Грецию, Малую Азию, Иран (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978). Вид широко распространен по территории Крымского полуострова (Попов, Коваленко, 2000), встречается также в Одесской, Николаевской и Херсонской областях (Сверлова, 2006), населяет городские биотопы и окрестности Новороссийска и Анапы, обнаружен в окрестностях Астрахани (Кантор, Сысоев, 2005). Встречается на Ленкоранской низменности, откуда по долинам горных рек поднимается до нагорно-степной зоны Талыша; описан в западной части Копетдага.

Исследования последних двух десятилетий показали, что в условиях юга Украины у ксеропикт наблюдается расширение ареала (в значительной мере обусловленное антропохорным расселением) и изменение спектра заселяемых биотопов (Попов, Коваленко, 2000). В настоящее время и *X. krynickii*, и *X. derbentina* (Крупіcki, 1833) не только широко распространены во всех природно-климатических районах Крымского полуострова, но и являются доминирующими элементами наземной малакофауны большинства биоценозов (Попов, Драгомощенко, 1997). Для крымских видов рода *Xeropicta* характерен годичный жизненный цикл; период яйцекладки начинается в сентябре, а в августе в яйцеводах моллюсков из горных, предгорных и равнинных районов Крыма обнаруживаются зрелые яйца (Землякова, Попов, 2001).

Предмет исследования – раковины половозрелых моллюсков из пространственно разобщенных популяций, населяющих урбанизированные и природные местообитания Крыма и Одесской обл. (табл. 1).

Для оценки антропогенного влияния на конхологическую изменчивость *X. krynickii* анализировали раковины моллюсков, собранных из городских биотопов (выборки 1 – 5), пригородных (выборки 6, 7, 10 – 12) и природных (выборки 8, 9) местообитаний в течение одного вегетационного сезона. Для выявления воз-

возможного влияния погодных-климатических условий на размерные характеристики раковин и характер их изменчивости из одного локалитета (АР Крым, г. Белогорск, велотрек) моллюсков отбирали трижды, причем метеорологические условия в 1998 и 2002 гг. были схожими и отображали в целом среднесезонные региональные характеристики температуры и влажности, а 2004 г. характеризовался дождливым и относительно прохладным летом. Сборы осуществляли в период с 27 – 28 июля по 20 – 22 августа, что позволяет корректно сравнивать животных из разных местообитаний, собранных в течение одного вегетационного сезона. По описанной ранее схеме (Сверлова и др., 2006) измеряли: высоту (ВР), большой (БД) и малый (МД) диаметры раковины, высоту (ВУ) и ширину (ШУ) её устья; рассчитывали условный объем раковины (ОР), периметр (ПрУ) и площадь (ПлУ) устья. Всего измерено 5372 раковины. Достоверность межпопуляционных различий конхологических показателей подтверждали, используя *t*-критерий Стьюдента. Рассчитывали параметрические коэффициенты корреляции упомянутых параметров (*r*) (Лакин, 1990). Матрицы интеркорреляций использовали как первичный массив для расчета обобщенных дисперсий.

Таблица 1

Характеристика выборок изученных популяций *X. krynickii*

№ вы-борки	Место и время сбора	Характеристика биотопа	Объем выборки
1	Украина, АР Крым, г. Белогорск, 2002 г.	Пойма р. Бинок-Карасу (селитебная зона, частная застройка), травянистая растительность	737
2	Там же	Пустырь на ул. Мира (центр города, возле кладбища), травянистая растительность	563
3	Украина, г. Одесса, район пляжа «Аркадия», 2002 г.	Рекреационная зона; склоны, поросшие травой и кустарником	645
4	Украина, АР Крым, г. Феодосия, 2002 г.	Неухоженный газон на ул. Крымской (5 – 9-этажная застройка, вдали от пляжной зоны, широкие газоны) травянистая растительность, в основном злаки	827
5	Украина, АР Крым, г. Феодосия, 2003 г.	Газоны на ул. Гарнаева (5-ти этажная застройка, вдали от пляжной зоны), травянистая растительность, изредка – кусты и деревья	276
6	Украина, АР Крым, г. Белогорск, 2004 г.	Велотрек (окраина города; рекреационная зона, периодически – выпас коз), травянисто-кустарниковая растительность (преобладает дереза)	289
7	Украина, АР Крым, г. Белогорск, 2002 г.	То же	98
8	Украина, АР Крым, Бахчисарайский район, урочище Тыр-Ер, 1998 г.	Долина реки Байчак, травянисто-кустарниковая растительность, изредка – деревья	458
9	Украина, Одесская обл., Килийский район, 1997 г.	Залежь, травянистая растительность	117
10	Украина, АР Крым, г. Феодосия, 2003 г.	Район Генуэзской крепости (окраина); травянистая растительность	442
11	Украина, АР Крым, г. Судак, 1998 г.	Пустырь у горы Алчак (окраина, рекреационная зона; граница пляжной зоны и заповедного урочища «Алчак-Кая»), травянистая растительность	491
12	Украина, АР Крым, г. Белогорск, 1998 г.	Велотрек (см. характеристику выборки 6)	429



Для комплекса из 3-х признаков обобщенную дисперсию рассчитывали по формуле (Животовский, 1980):

$$\mathfrak{B}_3^2 = (\sigma_1^2 \times \sigma_2^2 \times \sigma_3^2)^{1/5} \times (\text{Det}(R_3))^{1/3},$$

где  $\sigma_i^2$  – дисперсия  $i$ -го конхологического параметра;  $i = 1, 2, 3$ ;  $\text{Det}(R_3)$  – определитель корреляционной матрицы  $R$ .

Выборочные обобщенные дисперсии сравнивали с использованием значения критических точек  $F$ -распределения Фишера ( $F_{st}$ ) со степенями свободы ( $V_k; V_j$ ).

Число степеней свободы для  $k$ -й выборки определяли по формуле:

$$V_k = p_k^2 / (\ln(n_k) - \ln(n_k - p_k - 1)),$$

где  $k$  – порядковый номер выборки;  $p_k$  – число признаков, на основе которых рассчитывалась обобщенная дисперсия (в нашем случае  $p=3$ );  $n_k$  – число животных в  $k$ -й выборке ( $n_k \gg p_k$ );  $k=1, 2, 3, \dots, 12$ .

Обобщенная дисперсия – аналог дисперсии единичного признака, оценивающий изменчивость на уровне комплекса признаков, – удовлетворяет следующим существенным условиям (Животовский, 1980): рассчитывается на основе корреляционной матрицы; инвариантна относительно линейного преобразования признаков; при увеличении/уменьшении масштаба всех признаков в одинаковое число раз ( $M$ ) обобщенная дисперсия увеличивается/уменьшается в  $M^2$  раз; нормирована на количество признаков, что позволяет использовать ее для анализа выборок с различным их числом. Определитель корреляционной матрицы всегда меньше 1 ( $\text{Det}(R_p) < 1$ ), поэтому наличие корреляционных связей уменьшает обобщенную дисперсию.

Обобщенный коэффициент вариации для комплекса из 3-х признаков рассчитывали по формуле (Животовский, 1980):

$$Cv_3 = \mathfrak{B}_3 / M_3\#,$$

где  $\mathfrak{B}_3 = \sqrt{\mathfrak{B}_3^2}$  – корень квадратный из обобщенной дисперсии;  $M_3\# = (M_1 \times M_2 \times M_3)^{1/3}$  – среднее геометрическое средних значений конхологических параметров;  $M_i = \sum x_i / n_i$  – среднее значение  $i$ -го исследуемого конхологического параметра.

Для обобщенных дисперсий  $\mathfrak{B}_3^2$  определяли уравнение аллометрии:

$$\mathfrak{B}_3^2 = B_i \times (\sigma_i^2)^{\lambda_i},$$

где  $i=1, \dots, 3$ ;  $\sigma_i^2$  – дисперсия  $i$ -го признака, на основе которой рассчитывали  $\mathfrak{B}_3^2$ ;  $B_i, \lambda_i$  – параметры уравнения аллометрии, которые рассчитывали по формулам:

$$\lambda_i = Cv_3 / Cv_{i_3},$$

$$B_i = \mathfrak{B}_3^2 * (\sigma_i^2)^{-\lambda_i},$$

где  $Cv_3$  – обобщенный коэффициент вариации для комплекса из 3-х признаков;  $Cv_i$  – коэффициент вариации  $i$ -го признака, на основе которого рассчитывали  $\mathfrak{B}_3^2$ .

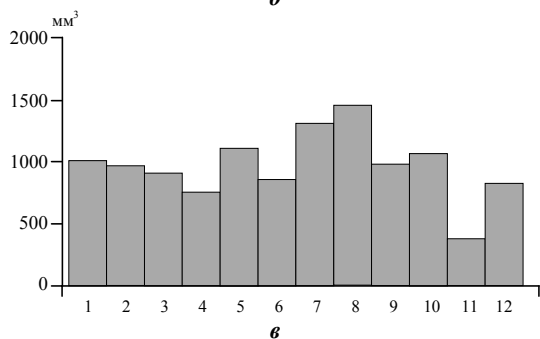
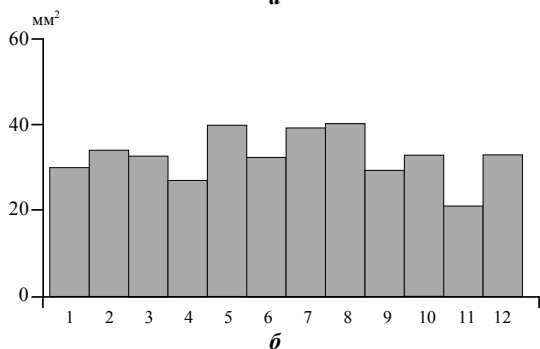
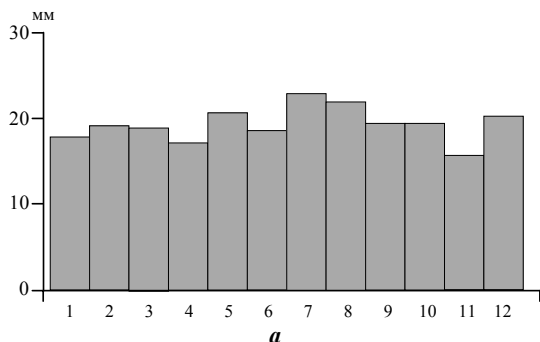
Расчеты производили при помощи пакета прикладных офисных программ MS Excel 2000.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка значений обобщенных дисперсий, рассчитанных на основе матриц интеркорреляций габитуальных и устьевых параметров раковин (Хлус, 2009), по-

зволюла предположить, что в популяциях ксеропикт, населяющих биотопы с одинаковым уровнем урбанизации, формируется близкая структура морфометрической изменчивости, стойко сохраняющаяся во времени.

Для верификации полученных результатов в данной работе в качестве исходных данных для формирования первичного массива (корреляционной матрицы) использовали интегральные показатели, являющиеся результирующими для не-



Размерные характеристики раковин *X. krynickii* из различных популяций (нумерация биотопов см. табл. 1): *a* – периметр устья, *b* – площадь устья, *v* – объем раковины

скольких основных конхологических параметров и характеризующие различные аспекты адаптивности моллюсков к условиям среды: ОР, ПрУ и ПлУ (рисунок) и еще один показатель комплексной статистической обработки, базирующийся на значениях обобщенной дисперсии – обобщенный коэффициент вариации. Избранные конхологические показатели характеризуются средним (ПрУ:  $C_v = 6.97 - 16.41\%$ ; ПлУ:  $C_v = 13.17 - 27.93\%$ ) и достаточно высоким (ОР:  $C_v = 19.52 - 41.10\%$ ) размахом варьирования, что позволяет отнести их к группе «экологических индикаторов» – наиболее чувствительных к различиям средообразующих факторов. При этом именно условиям внешней среды, в том числе случайным воздействиям, принадлежит ведущая роль в изменчивости этой группы признаков (Ростова, 1990).

Результаты вычисления обобщенных дисперсий и обобщенных коэффициентов вариации для выбранного комплекса показателей приведены в табл. 2.

Поскольку обобщенная дисперсия, как известно, увеличивается с возрастанием тесноты корреляции между признаками (Животовский, 1980), обобщенный коэффициент вариации также возрастает при усилении корреляционных связей (свойство, противо-

положное свойству коэффициента вариации единичного признака). Сила взаимосвязей параметров изменчивости возрастает в динамической изменчивости (при реакции на изменение внешних факторов) и в неблагоприятных условиях существования популяции. В индивидуальной изменчивости значений дефинитивных признаков увеличение уровня детерминированности признаков происходит параллельно увеличению размаха вариации (Ростова, 1990). Таким образом, увеличение обобщенных дисперсии и коэффициента вариации, очевидно, может быть индикатором изменения условий существования (возможно, их отклонения от оптимума).

**Таблица 2**

Обобщенная дисперсия ( $\bar{\sigma}_3^2$ ) и обобщенный коэффициент вариации ( $Cv_3$ ) для комплекса из трех расчетных параметров (ПЛУ, ПрУ, ОР) раковин *X. krynickii*

№ биотопов	$\sigma_1^2 \times \sigma_2^2 \times \sigma_3^2$	$Det(R_3)$	$M_3\#$	$\bar{\sigma}_3^2$	$n$	$v_i$	$Cv_3, \%$
1	119.530	0.046	85.546	42.720	733	2191	7.64
2	218.894	0.012	89.816	49.585	563	1681	7.84
3	534.082	0.005	86.851	89.184	645	1927	10.87
4	249.903	0.008	75.293	49.858	827	2473	9.38
5	243.487	0.015	100.674	60.394	276	820	7.72
6	120.657	0.024	83.620	34.866	289	859	7.07
7	319.589	0.053	94.588	120.129	98	286	11.59
8	210.665	0.125	113.203	105.399	457	1363	9.07
9	258.639	0.016	86.477	65.749	117	343	9.38
10	216.860	0.045	91.977	77.3420	441	1315	9.56
11	118.762	0.187	54.595	67.931	491	1465	15.10
12	272.979	0.098	85.874	125.752	429	1279	13.06

*Примечание.* Нумерацию биотопов см. табл. 1.

Исходя из этого, на основе полученных значений обобщенного коэффициента вариации (см. табл. 2) можно заключить, что моллюски третьей (Одесса, пляжная зона), седьмой (велотрек, 2002 г.), одиннадцатой (Судак, пляжная зона) и двенадцатой (велотрек, 1998 г.) выборки подвержены более выраженному влиянию факторов среды, чем животные из других изученных популяций.

Для проверки полученных результатов определили уровень различий между обобщенными дисперсиями исследуемого комплекса расчетных параметров по критерию Фишера (табл. 3). Видно, что обобщенные дисперсии групп (1, 2, 4), (3, 8), (5, 9, 10, 11) и (7, 12) достоверно не различаются. В то же время различия между группой (7, 12) и выборкой 6 (все три выборки – из одного локалитета, но собраны в разные годы, различающиеся погодными условиями, см. табл. 1) достоверны. Таким образом, характер внутривидовой изменчивости ксеропикт в пределах одной локальной популяции в целом сохраняет постоянство во времени, но существенно зависит от климатических особенностей конкретных лет. Сравнивая полученные данные с результатами анализа обобщенных дисперсий комплекса метрических конхологических признаков, описанными нами ранее (Хлус, 2009), можно сделать вывод о значительном сходстве раковин внутри групп (2, 4 – городские популяции Белогорска и Феодосии и 7, 12 – выборки из одной популяции (Белогорск, велотрек), собранные в разные годы, но с близкими погодными условиями).

Таблица 3

Фактические значения  $F$ -критерия Фишера  
для обобщенных дисперсий расчетных параметров раковин *X. krynickii*

№ биотопа	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2
1	<i>2.94</i>	<i>1.59</i>	<i>1.81</i>	<i>1.54</i>	<i>2.47</i>	<i>2.81</i>	<i>1.23</i>	<i>1.41</i>	1.17	<i>2.09</i>	1.16
2	<i>2.54</i>	<i>1.37</i>	<i>1.56</i>	<i>1.33</i>	<i>2.13</i>	<i>2.42</i>	<i>1.42</i>	<i>1.22</i>	1.01	<i>1.80</i>	
3	<i>1.41</i>	<i>1.31</i>	1.15	<i>1.36</i>	1.18	<i>1.35</i>	<i>2.56</i>	<i>1.48</i>	<i>1.79</i>		
4	<i>2.52</i>	<i>1.36</i>	<i>1.55</i>	<i>1.32</i>	<i>2.11</i>	<i>2.41</i>	<i>1.43</i>	<i>1.21</i>			
5	<i>2.08</i>	1.12	<i>1.28</i>	1.09	<i>1.75</i>	<i>1.99</i>	<i>1.73</i>				
6	<i>3.61</i>	<i>1.95</i>	<i>2.22</i>	<i>1.89</i>	<i>3.02</i>	<i>3.45</i>					
7	1.05	<i>1.77</i>	<i>1.55</i>	<i>1.83</i>	1.14						
8	<i>1.19</i>	<i>1.55</i>	<i>1.36</i>	<i>1.60</i>							
9	<i>1.91</i>	1.03	1.18								
10	<i>1.63</i>	1.14									
11	<i>1.85</i>										

*Примечание.* Полу жирным курсивом выделены значения  $F$ -критерия для пар сравнения, различия между которыми достоверны. Нумерацию биотопов см. табл. 1.

Обобщенный коэффициент вариации принимает наибольшие значения для 3, 7, 11 и 12 выборок, что может свидетельствовать о незначительной дифференциации конхологических признаков моллюсков из этих популяций. Все они населяют биотопы, испытывающие существенную рекреационную нагрузку (см. табл. 1), что, вероятно, в определенной степени обуславливает близкий характер структуры морфологической изменчивости, поскольку известно, что пресс среды приводит к снижению варибельности признаков – «сужению» изменчивости. Близкие значения обобщенных коэффициентов вариации в группах 8, 9, 10 – естественные и слабо урбанизированные местообитания и 1, 2, 5 – городские биотопы, расположенные вдали от пляжных зон, подтверждают это предположение. Ранее Л.А. Животовским (1980) было показано, что увеличение обобщенных параметров может происходить за счет трех процессов: усиления корреляционных связей между признаками (соответственно  $Det(R_3)$  уменьшается), увеличения дисперсий исходных признаков ( $\sigma_1^2 \times \dots \times \sigma_3^2$  увеличивается) и уменьшения общих размеров раковин ( $M_3\#$  уменьшается). Исходя из этого, можно утверждать, что анализ только всего спектра возможных причин увеличения обобщенных параметров позволяет корректно судить о структуре изменчивости изучаемых признаков. Направленность изменений исследуемых параметров (оцененная относительно средних значений соответствующих параметров для всего массива данных) отражена в табл. 4.

Очевидно, что возрастание  $F_3^2$  и  $Cv_3$  для выборок из Белогорска (7, 12) и Одессы (3) обусловлено увеличением размаха вариации исходных признаков, а увеличение  $Cv_3$  в судакской популяции (11) происходит за счет уменьшения общих размеров раковин (см. табл. 4). Уменьшение обобщенных параметров признаков 4-й и 9-й выборок сопряжено с ослаблением корреляционных связей между ними, а уменьшение  $Cv_3$  у 8-й обусловлено значительным увеличением общих размеров раковин (см. табл. 2, 4).

Таким образом, сравнивая результаты, полученные для популяций из биогеоценозов, испытывающих рекреационную нагрузку, можно заключить, что клима-

то-биотопические условия местообитаний животных из выборок 3, 7, 12 в целом благоприятны для ксеропикт, а 11-я («судакская» популяция) населяет биотоп с достаточно жесткой комбинацией факторов среды. Аналогично проведенный анализ свидетельствует о неблагоприятных условиях существования для моллюсков 6-й выборки (тот же локалитет, что и для выборок 7 и 12, но с менее благоприятными для вида погодными условиями). Менее жесткий пресс внешних факторов на ксеропикт из 1-, 4- и 9-й выборок отражается, вероятно, в ослаблении корреляционных связей между конхологическими параметрами. Достаточно комфортные условия местообитаний при незначительных урбанизационных влияниях обеспечивают моллюскам 2-, 5- и 10-й выборки относительное увеличение габитуальных показателей.

**Таблица 4**  
Направленность изменений параметров раковин *X. krynickii* для расчетных конхологических признаков (ПрУ, ПлУ, ОР)

№ биотопа	$\sigma_1^2 \times \sigma_2^2 \times \sigma_3^2$	Det (R <sub>3</sub> )	M <sub>3</sub> #	B <sub>3</sub> <sup>2</sup>	CV <sub>3</sub>
1	0	0	0	0	0
2	0	0	1	0	0
3	1	0	0	1	1
4	1	0	0	0	0
5	1	0	1	0	0
6	0	0	0	0	0
7	1	1	1	1	1
8	0	1	1	1	0
9	1	0	0	0	0
10	0	0	1	1	0
11	0	1	0	0	1
12	1	1	0	1	1

*Примечание.* Относительное увеличение значения соответствующего параметра обозначено 1, относительное уменьшение – 0; № выборки см. табл. 1.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное с помощью обобщенных параметров исследование подтвердило сделанное нами ранее на основе морфометрического, корреляционного и факторного анализов заключение о негативном влиянии рекреационной нагрузки на популяцию *X. krynickii* в г. Судак (Хлус, Олійник, 2003, 2005). В целом полученные результаты позволяют дифференцировать «уровень благоприятности» условий существования для моллюсков из анализируемых популяций. Мы вывели уравнения аллометрии, связывающие обобщенную дисперсию с дисперсиями исходных признаков (ПрУ, ПлУ, ОР):

$$B_3^2 = (\sigma_{ПрУ}^2)^{0.98}; B_3^2 = 1.95(\sigma_{ПлУ}^2)^{0.55}; B_3^2 = 3.11(\sigma_{ОР}^2)^{0.33}.$$

Показатели степени в полученных уравнениях удовлетворяют правилу Шмальгаузена о соотношениях между линейными, плоскостными и объемными размерами тела животных (Шмальгаузен, 1968) (1/0.98≈1; 1/0.55≈2; 1/0.33≈3).

Исходя из вышеизложенного можно заключить, что обобщенная дисперсия и обобщенный коэффициент вариации – информативные показатели морфометрической конхологической изменчивости *Xeropicta krynickii*, отвечающие правилу аллометрических соотношений и хорошо аппроксимирующиеся степенными функциями.

Моллюски из Килийского р-на Одесской обл. и Бахчисарайского р-на АР Крым любезно представлены нам для анализа А.Н. Шкляруком, за что автор ему искренне благодарна.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Животовский Л.А.* Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 2. С. 177 – 191.
- Землякова Н.Н., Попов В.Н.* Морфологическая изменчивость горной популяции наземного моллюска *Xeropicta krynickii* (Gastropoda; Hygromiidae) из Крымского природного заповедника // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий: Материалы респ. конф. Симферополь, 2001. С. 38 – 40.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В.* Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. 625 с.
- Лакин Г.В.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С.* Наземные моллюски фауны СССР. Определители по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 43. 511 с.
- Попов В.Н., Драгомощенко Л.А.* Аллометрический рост раковины наземного моллюска *Xeropicta derbentina* (Gastropoda; Pulmonata) из юго-западного Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Киев, 1997. С. 121 – 122.
- Попов В.Н., Коваленко И.С.* Географическое распространение наземных моллюсков рода *Xeropicta* Monterosato, 1892, в Крыму – естественное расселение и влияние антропогенных факторов // Чтения памяти А.А. Браунера: Материалы конф. Одесса: АстроПринт, 2000. С. 23 – 29.
- Ростова Н.С.* Изменчивость морфологических признаков // Фенетика природных популяций: Материалы 4-го Всесоюз. совещ. / Ин-т биологии развития АН СССР. М., 1990. С. 246 – 248.
- Сверлова Н.В.* О распространении некоторых видов наземных моллюсков на территории Украины // Ruthenica. 2006. Т. 16, № 1 – 2. С. 119 – 139.
- Сверлова Н.В., Хлус Л.М., Крамаренко С.С., Сон М.О., Леонов С.В., Король Э.Н., Вычалковская Н.В., Земоглядук К.В., Кирпан С.П., Кузьмович М.Л., Стенько Р.П., Ференц О.Г., Шклярчук А.Н., Гураль Р.И.* Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. Львов, 2006. 226 с.
- Северцов А.С.* Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 5. С. 579 – 589.
- Хлус Л.Н.* Конхологическая изменчивость наземного брюхоногого моллюска *Xeropicta krynickii* (факторный анализ) // Проблемы почвенной зоологии: Материалы XV Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 162 – 165.
- Хлус Л.Н.* Конхологическая изменчивость *Xeropicta krynickii* Кгун. (Geophila: Hygromiidae) (анализ обобщенных дисперсий) // Науч. ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2009. Вып. 8, № 3 (58). С. 39 – 43.
- Хлус Л.М., Олійник О.Д.* Конхологічна мінливість *Xeropicta krynickii* Кгун. (кореляційний аналіз) // Біорізноманіття як ключовий елемент збалансованого розвитку: регіональний аспект: Матеріали Всеукр. конф. молодих вчених. Миколаїв: Вид-во Миколаїв. держ. ун-ту, 2003. С. 210 – 213.
- Хлус Л.М., Олійник О.Д.* Структура конхологічної мінливості локальної популяції *Xeropicta krynickii* (Geophila: Hygromiidae) в урболандшафті // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Материалы III Междунар. науч. конф. Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. нац. ун-та, 2005. С. 225 – 227.
- Шилейко А.А.* Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. Т. 3, вып. 6. 384 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 452 с.

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.5 (470.4)

### ОБНАРУЖЕНИЕ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛОШКИ (*PUNGITIUS PUNGITIUS* LINNAEUS, 1758) В БАССЕЙНЕ р. КАМЫ (г. Нижнекамск, Республика Татарстан)

О.В. Аськеев<sup>1</sup>, И.В. Аськеев<sup>1</sup>, А.Н. Ананин<sup>2</sup>, Д.В. Тишин<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и недропользования АН РТ  
Россия, 420089, Казань, Даурская, 28  
E-mail: phoxinus@rambler.ru

<sup>2</sup> Казанский государственный университет  
Россия, 420008, Казань, Кремлёвская, 18

Поступила в редакцию 01.02.09 г.

Обнаружение девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) в бассейне р. Камы (г. Нижнекамск, Республика Татарстан). – Аськеев О.В., Аськеев И.В., Ананин А.Н., Тишин Д.В. – В работе представлена первая находка девятииглой колюшки *P. pungitius* в бассейне р. Камы. Дается морфометрический анализ особей данного вида из р. Омшанка. Возраст рыб определен путем анализа микроструктуры отолитов (sagitta и lapillus). Появление вида в притоке р. Камы говорит о дальнейшем расширении ареала в Волжском бассейне.

*Ключевые слова:* *Pungitius pungitius*, морфометрический анализ, р. Омшанка, Татарстан.

A record of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) in the Kama river basin (Nizhnekamsk, Republic Tatarstan). – Askeyev O.V., Askeyev I.V., Ananin A.N., and Tishin D.V. – The paper presents a first finding of nine-spined stickleback *P. pungitius* in the Kama river basin. Morphometric analysis of individuals of this species from the Omshanka river is given. The fish age was determined by analysis of the microstructure of their otoliths (sagitta and lapillus). The occurrence of the species in a tributary of the Kama river speaks for further expansion of its habitat within the Volga river basin.

*Key words:* *Pungitius pungitius*, morphometric analysis, Omshanka river, Tatarstan.

Современный ареал девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) циркумполярный, охватывающий Евразию и Северную Америку. Ранее, до 80-х гг. XX в., в бассейне р. Волги *P. pungitius* не был известен (Решетников, 2003). Начиная с 1980-х гг. данный вид отмечается в бассейне Верхней и Средней Волги. *P. pungitius* найден в бассейне озера Белое (Яковлев и др., 2001), в Москва-реке Московской области (Цепкин, Соколов, 1987). На Средней Волге девятииглая колюшка обнаружена в различных водоемах в Нижегородской области (Клевакин и др., 2003; Клевакин, 2005), республике Чувашия (Шабалкин, 2003; Назаренко, Арефьев, 1997; Клевакин, 2005), Ульяновской и Самарской областях (Зусмановский, Назаренко, 1996; Евланов и др., 1998; Завьялов и др., 2007; Семенов, 2009). В начале XXI в. девятииглая колюшка найдена в водоёмах зеленой зоны г. Саратова

и правобережных реках Саратовской области (Завьялов и др., 2007). Поскольку в настоящее время девятииглая колюшка оказалась широко распространенной по бассейну Волги, резонно предположить возможность ее проникновения в Камскую часть бассейна и, прежде всего, в регион Нижней Камы. Однако до сих пор находок не было.

21 сентября 2008 г. Д.В. Тишиным девятииглая колюшка впервые была выловлена в р. Омшанка в черте г. Нижнекамска Республики Татарстан. Отлов осуществлялся рыболовным сачком диаметром 0.7 м с ячеей 6 мм на 200 метровом участке данного водотока. В месте отлова девятииглая колюшка являлась единственным представителем ихтиофауны. Участок водотока в месте отлова характеризуется следующими параметрами: ширина русла 1 – 3 м; скорость течения до 0.1 – 0.15 м/с, глубина 0.1 – 1 м, в среднем 0.6 м, грунт песок с глиной заиленный, по руслу развита прибрежная и околородная растительность в виде ивовых и тростниковых зарослей.

Всего был отловлен 41 экземпляр. Все рыбы были подвергнуты морфометрическому анализу по методике И.Ф. Правдина (1966) по схеме измерений, предложенной Дж. Хольчиком (The freshwater fishes..., 1989). Измерения проводили штангенциркулем на фиксированном в спирту материале с точностью до 0.1 мм.

У всех изученных экземпляров тело было голое, на хвостовом стебле имелся киль, состоящий из костных пластинок. Хвостовой плавник относительно слабо выемчатый. Брюшные колючки не имели высокой зазубренности. Костная пластинка у основания брюшного плавника достигала основания грудного плавника. Второй спинной плавник и анальный имели почти одинаковую длину и форму. Окраска головы и спины черная. Бока серебристо-белые с темными полосами и с небольшими пятнышками. Спинных колючек 9 – 11 (у 2-х экз. – 11; у 27-ти экз. – 10; у 12-ти экз. – 9). Лучей в плавниках: *D* 10 – 12, *A* 1 8 – 11 (у одного экз. – 12), *P* 10, *V* 1. Число позвонков (*n* = 12 экз.) 31 – 34 (туловищных 13 – 14, хвостовых 18 – 20). Длина тела (*SL*) (*n* = 41 экз.) 28 – 45.5 мм, абсолютная длина тела (*AbL*) (*n* = 41 экз.) 32.0 – 50.5 мм. Вес от 0.18 до 1.9 г. Экстерьерные индексы и пластические признаки приведены в табл. 1.

У 7-ми экземпляров был определен возраст путем

**Таблица 1**  
Экстерьерные и пластические признаки девятииглой колюшки из р. Омшанка (г. Нижнекамск) (*n* = 41 экз.)

Признак	<i>M</i> ± <i>m</i>
Экстерьерные признаки (индексы в % от <i>SL</i> (длины тела))	
Наибольшая высота тела	17.8±1.2
Наименьшая высота тела	2.6±0.2
Наибольшая ширина тела	11.8±1.1
Наименьшая ширина тела	6.0±0.4
Антедорсальное расстояние	30.6±1.6
Постдорсальное расстояние	13.7±1.0
Расстояние между грудным и анальным плавником	29.2±2.8
Длина головы	28.3±1.5
Длина хвостового стебля	15.1±1.3
Длина хвостового плавника	12.9±1.9
Длина грудных плавников	15.0±0.9
Длина брюшных плавников	10.1±0.6
Длина основания спинного плавника	24.4±1.5
Длина основания анального плавника	24.1±1.7
Длина кия	21.7±6.1
Пластические признаки (индексы в % к <i>l</i> с (длины головы))	
Высота головы	58.6±3.9
Ширина головы	51.1±5.0
Длина рыла	28.0±2.5
Горизонтальный диаметр глаза	25.4±1.3
Заглазничное пространство	44.1±2.1



## ОБНАРУЖЕНИЕ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ

анализа микроструктуры отолитов (*sagitta* и *lapillus*) по методике D.K. Stevenson, S.E. Campana (*Otolith microstructure...*, 1992). Наличие или отсутствие годовых колец подтверждалось путем просчета суточных приростов, валидация которых для данного вида была проведена ранее Д.А. Павловым и В.А. Бурменским (1999). Выявлены две возрастные группы: сеголетки (0+) – 3 экз., значения длины тела которых колебались от 28 до 33 мм, и двухлетки (1+) – 4 экз., значения длины тела которых колебались от 36 до 43 мм.

Для определения пола и стадии зрелости гонад проанализированы 10 экземпляров девятииглой колюшки (табл. 2).

**Таблица 2**

Характеристика стадий зрелости гонад девятииглой колюшки из р. Омшанка  
(г. Нижнекамск) ( $n=10$  экз.)

№	SL, мм	Возраст, г	Пол, стадия зрелости	Примечания
1	28	0+	♀ III – IV	Отдельные икринки различимы на всем протяжении гонады, находятся на разных стадиях развития, плохо отделяются друг от друга и от стенки гонады
2	29	0+	♀ III	Отдельные икринки различимы только в задней части гонады (на разных стадиях развития), в передней части плохо различимы (на ранних стадиях развития)
3	33	0+	♀ III – IV	Отдельные икринки различимы на всем протяжении гонады, находятся на разных стадиях развития, плохо отделяются друг от друга и от стенки гонады
4	36	1+	♀ II	Отдельных икринок не видно. Гонады маленькие и расположены в передней части брюшной полости (ближе к центру)
5	39	1+	♂ III - IV	Крупные семенники, белого цвета. Сложно определить оплывают ли при разрезании (из-за спирта и малых размеров), но занимают сравнительно (с № 6 и 8) больше места в брюшной полости
6	43	1+	♂ III	Так же, как и № 5, но относительно меньше по размерам
7	43	1+	♀ IV <sub>1</sub>	Икринки хорошо различимы на всем протяжении гонады, находятся на разных стадиях развития, много крупных икринок, которые легко отделяются от остальных и от стенки гонады
8	40	Не определен	♂ III – IV	Так же, как и № 5, но относительно меньше по размерам
9	30	То же	♂ II	Семенники малы по размерам, полупрозрачные, поверхность гладкая
10	31	«	♂ II	Так же, как у № 9.

Полученные данные позволяют предполагать, что половое созревание популяции девятииглой колюшки р. Омшанки наступает к концу первого года жизни.

По своему происхождению *P. pungitius* – эстуарно-лагунный пресноводносолоноватоводный вид, и, следовательно, в значительной мере преадаптирован к режиму обитания в водохранилищах. В бассейне р. Волга, как правило, основными местообитаниями девятииглой колюшки служат незначительные водотоки (ручьи и речки), имеющие связь с водохранилищем. Известно, что проникновение данного вида рыб в бассейн Средней Волги во многом совпало с сооружением Нижнекамского (1979 г.) и Чебоксарского (1981 г.) водохранилищ и началом повышения уровня Каспийского моря (1978 г.) (Евланов и др., 1998; Богущкая и др., 2004). Появление вида в притоке р. Камы говорит о дальнейшем расширении ареала в Волго-Камском бассейне. По тем же причинам отмечено проникновение в бассейн

р. Волги инвазионных видов ихтиофауны (Евланов и др., 1998; Слынько, Дгебуадзе, 2002; Шакирова и др., 2007). Не исключено, что расселению вида по бассейну Камы могла способствовать и непреднамеренная интродукция.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богоуцкая Н.Г., Кудерский Л.А., Насека А.М., Сподарева В.В. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С.155 – 171.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1998. 222 с.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В., Шашуловский В.А., Сонин К.А., Табачишин В.Г., Малинина Ю.А., Ермолин В.П., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю. Рыбы севера Нижнего Поволжья: В 3 кн. Кн. 1. Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2007. 208 с.
- Зусмановский Г.С., Назаренко В.А. О находке девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* L.) в г. Ульяновске // Материалы съезда ВГБО. Казань, 1996. С. 143 – 45.
- Клевакин А.А. Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Чебоксарского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике (Борок – 2). Борок; Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. С. 151 – 152.
- Клевакин А.А., Минин А.Е., Блинов Ю.В. Аннотированный каталог рыб водоёмов Нижегородской области. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2003. 36 с.
- Козловский С.В. Рыбы. Определитель в иллюстрациях, краткий справочник по экологии рыб, любительскому рыболовству и рыбоводству в Самарской области. Самара: Изд-во «Самарский Дом печати», 2001. 224 с.
- Назаренко В.А., Арефьев В.Н. Ихтиофауна малых рек Ульяновской области. Ульяновск: Изд-во «Дом печати», 1997. 120 с.
- Павлов Д.А., Бурменский В.А. Структура и рост отолитов молоди девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 7. С. 517 – 523.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка. // Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2003. Т. 2. С. 45 – 47.
- Семенов Д.Ю. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Поволж. экол. журн. 2009. № 2. С. 148 – 157.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Рыбное население волжских водохранилищ в связи с инвазиями чужеродных видов // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез докл. Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2002. С. 22 – 24.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. Об изменениях ихтиофауны среднего течения Москвы-реки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 58 – 63.
- Шабалкин В.М. Рыбы и рыбообразные Чувашии // Экол. вестн. Чувашской Республики. 2003. Вып. 33. 48 с.
- Шакирова Ф.М., Салахутдинов А.А., Тацров Р.Г. Проникновение вселенцев в Куйбышевское водохранилище как результат антропогенных воздействий // Куйбышевское водохранилище: экологические аспекты водохозяйственной деятельности. Казань: Фолиант, 2007. С. 227 – 233.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. С. 53 – 69.
- Otolith microstructure examination and analysis / Eds. D.K. Stevenson, S.E. Campana. Ottawa; Ontario: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 1992. № 117. 126 p.
- The freshwater fishes of Europe / Ed. J. Holčik. Wiesbaden: AULA – Verlag, 1989. Vol. 1, pt. 2. 469 p.

УДК [598.296.1:591.522](470.44)

**ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЧИЖА (*SPINUS SPINUS*)  
НА ЮГЕ АРЕАЛА В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ**

**Е.В. Завьялов<sup>1</sup>, В.Г. Табачишин<sup>2</sup>, Е.Ю. Мосолова<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского  
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83*

<sup>2</sup> *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24  
E-mail: tabachishinvg@sevin.ru*

Поступила в редакцию 14.06.09 г.

**Динамика распространения чижа (*Spinus spinus*) на юге ареала в Нижнем Поволжье.** – Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю. – Рассматривается современное положение южных пределов распространения чижа на севере Нижнего Поволжья. Показано, что южная граница стабильного гнездового ареала чижа может быть проведена по северным лесостепным районам саратовского Правобережья по широте городов Петровска и Хвалынска.

*Ключевые слова:* *Spinus spinus*, биотопическая приуроченность, распространение, Саратовская область.

**Distribution dynamics of *Spinus spinus* in its southern habitat in the Lower-Volga region.** – Zavalov E.V., Tabachishin V.G., and Mosolova E.Yu. – The modern status of the southern limits of *Spinus spinus* distribution in the northern Lower-Volga region is considered. The southern border of the stable nesting habitat can be drawn through the northern forest-steppe areas of the Saratov Right-Volga-Bank region at the latitude of Petrovsk and Khyvalynsk towns.

*Key words:* *Spinus spinus*, biotopical location, habitat, Saratov region.

На современном этапе южная граница распространения чижа в европейской части России остается до конца не выясненной, что обусловлено, в большей степени, способностью вида образовывать изолированные поселения на значительном удалении от основных репродуктивных районов. Подобные случаи спорадического гнездования известны, например, из Усманского бора Воронежской области, Кокчетавских боров Казахстана и др. (Иванов, 1976). Вполне очевидно, что островной характер гнездования этих птиц на границе ареала является результатом стремительного сокращения распространения, вызванного резким снижением площадей хвойных лесов. Есть некоторые основания полагать, что еще в XVII в. чиж проникал на гнездовании значительно южнее современных границ Саратовской области (Рахилин, 1997; Завьялов и др., 2004). На территории севера Нижнего Поволжья до недавнего времени гнездование вида носило предположительный характер (Завьялов и др., 2005, 2006 а, 2009).

Изучение биотопической приуроченности и численности чижа основано на анализе литературных данных и результатах полевых исследований, проведенных в 1990 – 2009 гг. на территории Саратовской области и сопредельных территориях.

В качестве основного метода исследований использовались пешие учеты на постоянных, нестрого фиксированных маршрутах (Равкин, Челинцев, 1990), а также комбинированный вариант метода картографирования (Tomialojc, 1980). Полученные количественные характеристики пересчитывались в показатели видового обилия: число пар (или особей) на единицу площади. Особое внимание уделялось подтверждению достоверности гнездования и особенностям поведения изучаемых птиц. Полученные данные закартированы на основе равноугольной картографической проекции Меркатора (с квадратами  $10 \times 10$  км), использованной при составлении Атласа гнездящихся птиц Европы (The EBCC Atlas of European Breeding Birds..., 1997).

Первое упоминание о возможности размножения чижа в пределах Саратовской области находим в работе П.С. Козлова (1950). Автор связывал гнездование птиц с пойменными лесами рек Волги и Б. Иргиза в пределах Вольского и Балаковского районов. Заслуживает внимания и тот факт, что исследователь выделял конкретные гнездовые местообитания, как, например, родник Гремучий в 12 км от г. Вольска, что значительно повышает достоверность представленных данных. Между тем локальность гнездовых поселений чижей в Саратовской области П.С. Козлов определял специфичностью их возникновения. По его мнению, размножение птиц в долине р. Волги было обусловлено ежегодным массовым выпуском весной чижей в природу любителями их комнатного содержания.

Следующее упоминание о размножении чижа в окрестностях с. Дурасовка Лысогорского района находим в работе Р.А. Девишева и С.П. Катагаровой (1961), которые относили вид к числу редких. На основании этих данных и материалов полевых исследований 1960 – 1964 гг. Л.А. Лебедева (1967) проводила восточную границу гнездового ареала вида на севере Нижнего Поволжья по р. Волге. В тот же период высказывались и более крайние точки зрения; в соответствии с одной из них (Девишев и др., 1971) чижи размножались даже в саратовском Заволжье в пределах Дьяковского леса. Однако это предположение, особенно с современных позиций, кажется весьма сомнительным. Известна также встреча поющего самца в июле 1966 г. в пределах г. Саратова (Варшавский и др., 1994). В этом отношении вполне логично предположить, что летние встречи чижей в пределах больших и малых населенных пунктов определяются, вероятно, регистрацией птиц, выпущенных в природу птицеловами-любителями. Таково, очевидно, и происхождение чижа, окольцованного в летний период 1966 г. в г. Алма-Ате, а затем отмеченного в г. Пугачеве Саратовской области.

В последующий период новых данных о случаях гнездования чижей в области не поступало, не отмечается размножение этих птиц ныне и на ранее выделенных П.С. Козловым и другими исследователями участках. Между тем в ходе исследований, проведенных в репродуктивный период 1995 – 1997 гг., выявлены изолированные малочисленные поселения чижей на западе саратовского Правобережья – в долине р. Хопёр в пределах Аркадакского района. Они приурочены к участкам зрелых сосновых лесов надпойменной террасы реки в окрестностях населенных пунктов Семеновка и Подрезинка (Завьялов, Табачишин, 1999). Все зарегистрированные в разные годы четыре гнезда были приурочены к участкам леса, где среди

## ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЧИЖА

осен произрастали одиночные ели. Их появление в несвойственной для растений географической зоне определяется искусственным происхождением данных лесных массивов, возраст которых оценивается в 85 – 90 лет.

В настоящее время на территории севера Нижнего Поволжья чиж относится к числу доминантных зимующих видов, который покидает нижеволжский регион в весеннее время в конце марта – первой декаде апреля. Одиночные особи регистрировались в 2006 – 2008 гг. в ходе кольцевания мелких воробьиных птиц в ивовых зарослях поймы р. Терешки в Воскресенском районе вблизи с. Комаровка в период с 28 марта по 2 апреля. К середине этого месяца на изучаемой территории могут отмечаться лишь единичные птицы. Например, в Зоологическом музее Саратовского госуниверситета существуют коллекционные сборы чижей, датированные 20.04.1997 г. и 09.05.2002 г., приуроченные к пойме р. Чардым в Новобураском районе и окрестностям г. Хвалынска соответственно (Завьялов и др., 2006 б). Кроме того, птицы наблюдались с 26 апреля по 4 мая 2002 г. в Дьяковском лесу и его окрестностях, а также с 6 по 14 мая 2003 г. в окрестностях с. Щербаковка Камышинского района Волгоградской области (устн. сообщ. Т.О. Барабашина). Таким образом, встречи чижей в пределах севера Нижнего Поволжья в относительно позднее весеннее время не являются редкими, однако зачастую они не связаны с размножением.

В весенний период 2002 г. при обследовании хвойных и лиственных лесных массивов Национального парка «Хвалынский» в пределах одноименного административного района на севере региона неоднократно отмечались поющие самцы, а также самки (Зав'ялов та ін., 2003). Несколько особей было отловлено паутиными сетями в ходе формирования естественно-научных фондов Национального парка. Вскрытие трех отловленных самок выявило наличие наседных пятен и яицников, высокая степень развития яйцеклеток в которых (диаметр наиболее крупных 72 мм) свидетельствовало о возможности участия этих птиц в размножении. Проведенные в этом сезоне наблюдения не позволили выявить гнезд чижей, однако высокая их численность в относительно поздний период (06 – 12.05.2002 г.) в подходящих для размножения зрелых и средневозрастных сосняках позволяет рассматривать гнездование этих птиц на севере саратовского Правобережья как вероятное (Зав'ялов та ін., 2003).

В первой половине мая 2009 г. на территории базы учебно-производственных практик «Хвалынская» Саратовского госуниверситета в основном бору мы наблюдали четыре пары гнездящихся чижей. К 9 – 11 мая птицы уже достраивали гнезда и спаривались. Гнездовые постройки были расположены на высоких (до 25 и более метров) соснах, поэтому обследовать их не удалось. Птицы спускались в нижние ярусы леса лишь на водопой к ближайшему ручью, а большую часть светлого времени суток проводили в кронах высоких деревьев. Однако факт размножения чижей в этом сезоне не вызывает сомнения. Спаривающиеся и токующие птицы были сфотографированы, наблюдения за территориальными парами осуществляли в течение трех суток.

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что на территории севера Нижнего Поволжья южная граница стабильного гнездового ареала чи-

жа может быть проведена по северным лесостепным районам саратовского Правобережья по широте городов Петровска и Хвалынска. Дальнейшая динамика распространения чижа в нижневолжском регионе требует тщательного изучения.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Варшавский С.Н., Тучин А.В., Щепотьев Н.В. Птицы Саратовской области // Орнитофауна Саратовской области (в помощь учителям биологии). Саратов: Изд-во Саратов. гос. пед. ин-та, 1994. С. 14 – 62.

Девшиев Р.А., Катагарова С.П. Повидовое и количественное размещение птиц по биотопам лесополья саратовского Правобережья // Распространение ценных и ограничение распространения вредных животных в Саратовской области: Тез. докл. науч.-произв. совещ. Саратов, 1961. С. 14 – 17.

Девшиев Р.А., Чепрыгина В.С., Свириденко В.Т. Достопримечательности живой природы // Природа родного края. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1971. С. 232 – 245.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Изолированное гнездование чижа *Spinus spinus* на севере Нижнего Поволжья // Рус. орнитол. журн. 1999. Экспресс-выпуск № 86. С. 20 – 21.

Зав'ялов С.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Якушев М.М. Гніздова фауна птахів національного парку «Хвалінський» (Саратовська область, Росія) // Пріоритети орнітологічних досліджень: Матеріали і тези доповідей VIII наукової конференції орнітологів Заходу України. Львів; Кам'янець-Подільський: Вид-во Кам'янець-Поділ. держ. ун-ту, 2003. С. 127 – 128.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Лобачев Ю.Ю., Мосолова Е.Ю. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение IX. Прогноз долговременных тенденций в динамике распространения птиц // Поволж. экол. журн. 2004. № 3. С. 252 – 276.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н. Эколого-фаунистическая характеристика авифауны севера Нижнего Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. Нов. серия. Сер. Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 49 – 59.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Хрустов А.В., Пискунов В.В., Беляченко А.В. Редкие и исчезающие птицы на страницах Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2006 а. Вып. спец. С. 84 – 96.

Завьялов Е.В., Мосолова Е.Ю., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н. Каталогизация зоологических коллекций. Вып. 1. Теоретические и практические подходы на примере изучения авифауны севера Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006 б. 216 с.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю. Современная южная граница гнездового ареала чижа *Spinus spinus* в Среднем и Нижнем Поволжье // Рус. орнитол. журн. 2009. Т. 18, экспресс-вып. № 485. С. 835 – 838.

Иванов А.И. Каталог птиц Советского Союза. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 276 с.

Козлов П.С. Птицы леса. Саратов: Саратов. кн. изд-во, 1950. 119 с.

Лебедева Л.А. К характеристике орнитофауны Саратовской области // Охрана полезных рыб, птиц, млекопитающих: Тез. докл. Саратов, 1967. С. 24.

Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела. М., 1990. 36 с.

Рахилин В.К. Орнитогеография России. М.: Полиграфия, 1997. 254 с.

The EBCC Atlas of European breeding birds. Their distribution and abundance / Eds. E.J.M. Hagemeijer., M.J. Blair. London: T. & A.D. Poyser, 1997. 903 p.

Tomialojc L. The combined version of mapping metod // Proc. VI Intern. Conf. Bird Census Work. Gottingen, 1980. P. 92 – 106.

УДК 599.363(470.62/.67)

**НОВЫЙ ПОДВИД КАВКАЗСКОЙ БУРОЗУБКИ *Sorex satunini* (MAMMALIA) И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДА ПО мтДНК ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМ И ХРОМОСОМНЫМ МАРКЁРАМ**

**В.Н. Орлов, А.Е. Балакирев, Ю.М. Борисов**

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

Поступила в редакцию 10.11.09 г.

**Новый подвид кавказской бурозубки *Sorex satunini* (Mammalia) и филогенетические связи вида по мтДНК последовательностям и хромосомным маркёрам.** – Орлов В.Н., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М. – Описан новый подвид и кариотип (G-banding) кавказской бурозубки *Sorex satunini tembotovi* ssp. n. из междуречья Кубани и Дона. В одной популяции этого подвида обнаружены два различных типа гена цитохром *b*. Сделан вывод, что несовпадения филогенетических построений, основанных на хромосомных перестройках и митохондриальных геномах, объясняются процессами интрогрессии в плейстоценовых популяциях бурозубок.

*Ключевые слова:* *Sorex satunini tembotovi*, новый подвид, распространение на равнине, местообитания, кариотип, цитохром *b*.

**A new subspecies of the Caucasian shrew *Sorex satunini* (Mammalia) and phylogenetic relationships of the species inferred from mtDNA sequences and chromosomal markers.** – Orlov V.N., Balakirev A.E., and Borisov Yu.M. – A new subspecies of the Caucasian shrew *Sorex satunini tembotovi* ssp. n. from the plain between the Kuban and Don rivers and its karyotype (G-banding) are described. Two different types of the mtDNA gene cytochrome *b* have been revealed in one population. It may be inferred that introgressions in the Pleistocene populations of shrews might explain the incongruence between the chromosomal and mtDNA phylogenies.

*Key words:* *Sorex satunini tembotovi*, new subspecies, distribution in the plain, habitats, karyotype, cytochrome *b*.

Эволюционная клада (надвид) *Sorex araneus* включает пять криптических видов с парапатрическим распространением: *Sorex araneus* L., *S. granarius* Miller, *S. coronatus* Millet, *S. antinorii* Bonaparte и *S. satunini* Ogn. У четырех видов из этой клады в разной степени изучен митохондриальный и ядерный геном, и только исследования кавказской бурозубки (*S. satunini* Ogn.) до сих пор ограничивались общим описанием тотально окрашенного набора хромосом.

Кавказская бурозубка распространена в альпийском поясе и среднегорьях. В статье описана новая форма вида с равнины Западного Предкавказья, приведены данные о структурных перестройках хромосом и полиморфизме митохондриального гена цитохром *b*.

Кавказские бурозубки (23 экз.) были отловлены в 90 км севернее г. Краснодара в долине р. Бейсуг, окрестности пос. Первомайское Выселковского района Краснодарского края в июне 2009 г. Хромосомные препараты приготовлены по стандартной методике из клеток костного мозга и селезенки. Идентификацию хромосом

проводили по рисунку G-окраски (с использованием трипсина). Фрагмент гена *cytb* длиной 1023 п.н. амплифицирован с использованием универсальных праймеров H15915 и L14924.

**Новый подвид *Sorex satunini tembotovi* ssp. nov.**

Назван в честь исследователя фауны Кавказа А.К. Темботова.

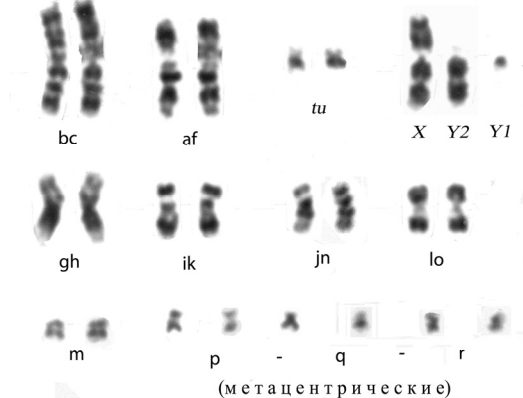
*Место типа.* Равнина Западного Предкавказья, долина р. Бейсуг, 45°39'55" / 39°40'36", окрестности пос. Первомайское Выселковского района Краснодарского края.

*Голотип:* № S73R, самец (№186319 в кол. Зоологического музея МГУ).

*Паратипы:* № S8R, S35R, S42R, S69R, S74R (№186315 – 186318 и №186320 в кол. Зоол. музея МГУ).

*Диагноз.* Бурозубка мелких размеров. Кондилобазальная длина – черепа 15.60 – 16.62 – 17.60 мм, высота нижней челюсти 4.10 – 4.23 – 4.43 мм; размеры не перекрываются с выборками Ставрополя и Западного Кавказа (Соколов, Темботов, 1989). Верх тела серовато-коричневый, на боках постепенно переходит в светло-серое брюхо. Хвост двухцветный, верх в тон спины, низ как брюхо.

*Кариотип.* Кавказская бурозубка надежно идентифицируется на тотально окрашенных препаратах хромосом,  $2n = 24 - 25$ ; кариотип описан из многих популяций Северного Кавказа и Закавказья (Козловский, 1973; Соколов, Темботов, 1989; Macholán, 1996).



**Рис. 1.** Дифференциально окрашенные хромосомы самца *Sorex satunini tembotovi* ssp. n. (№S47R)

Мы впервые приводим дифференциально окрашенные хромосомы (рис. 1) и хромосомную формулу *S. satunini*: XX/XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub> af, bc, gh, ik, jn, lo, m, p, q, r, tu (в соответствии с международной номенклатурой хромосом обыкновенной бурозубки). Хромосомы p, q, r метацентрические, изменены в результате сдвига центромеры.

*Распространение и местообитания.* Новый подвид *S. satunini*, вероятно, широко распространен на равнине Западного Предкавказья к северу от линии Краснодар – Майкоп. В долине р. Бейсуг *S. satunini*

населяет различные луговые и лесные биотопы. Высокую численность мы отметили на сухом пойменном лугу с кустарником и выпасом скота. Напротив, в мезофильных биотопах (пойменный лес, влажный пойменный луг и тростники) численность этого вида ниже, возможно, из-за конкуренции с малой белозубкой. На равнинах Предкавказья и в альпийском поясе гор *S. satunini* занимает сходные местообитания.

*Гаплотипы гена cytb.* Филогенетические отношения между видами клады *S. araneus* иллюстрирует ML-дерево гаплотипов гена *cytb* (рис. 2). Топология дерева, отражающая положение основных филогенетических ветвей клады, в основном



НОВЫЙ ПОДВИД КАВКАЗСКОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX SATUNINI*

согласуется с ранее опубликованными данными (Fumagalli et al., 1999; Yannic et al., 2008).

Неожиданным оказалось обнаружение в одной популяции бурозубок двух резко отличающихся типов гена *cytb*. Образцы от двух наших бурозубок, S47R и S74R, легли в один кластер с *S. satunini* из Закавказья, Турецкий Курдистан, (AJ000421 и AJ000422) (Fumagalli et al., 1999). Мы называем эти гаплотипы «тип А». Исследованные бурозубки S8R, S35R, S42R, S69R, S73R имеют совершенно другие гаплотипы гена *cytb* – «тип В». Генетическая дистанция между гаплотипами А и В, равная  $0.0675 \pm 0.008$ , превышает любые дистанции в эволюционной кладе *S. araneus*. Тип В сходен с гаплотипами *S. araneus* s. str., в то время как тип А максимально удален.

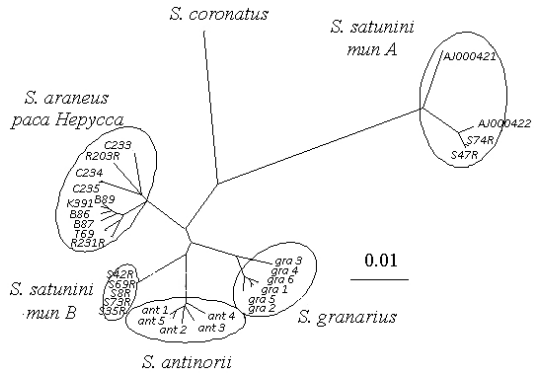
Общие хромосомные перестройки (*af*, *lo*, *tu*) у *S. coronatus*, *S. satunini* и *S. antinorii* указывают на то, что существовал их общий предковый вид (вероятно, в раннем неоплейстоцене).

По шкале молекулярных часов (Fumagalli et al., 1999) время изоляции *S. coronatus* относится к раннему неоплейстоцену (0.4 – 0.6 млн л.н.) (Yannic et al., 2008). Судя по генетической дистанции гаплотипов А гена *cytb*, время изоляции *S. satunini* (репродуктивной или географической) должно быть даже большим. Действительно, в Закавказье *S. satunini* известна на протяжении всего среднего и позднего неоплейстоцена начиная с 0.36 млн л.н. (Осипова, 2006).

Мы не обнаружили каких-либо различий дифференциально окрашенных хромосом бурозубок *S. satunini* с гаплотипами А и В гена *cytb*. Очевидно, гаплотипы В проникли в популяции *S. satunini* после того, как завершилось формирование современного кариотипа этого вида. Две митохондриальные линии у *S. satunini* описаны А.А. Банниковой и В.С. Лебедевым (2010), предположительно как следствие интрогрессии митохондриального генома другого вида.

Возраст изоляции гаплотипов *S. satunini* типа В примерно такой же, как и гаплотипов *S. antinorii* (средней неоплейстоцен, 0.22 – 0.33 млн л.н.) (Yannic et al., 2008). К этому времени, вероятнее всего, и относится интрогрессия как гаплотипов В в популяции *S. satunini*, так и интрогрессия современных гаплотипов *S. antinorii*. Интрогрессия ядерного и митохондриального генома широко распространена в современных популяциях *S. araneus* s. str.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-00530), программы Президиума РАН



**Рис. 2.** ML-дерево митохондриальных гаплотипов гена цитохром *b* видов эволюционной клады *S. araneus*. Длина ветвей пропорциональна генетическим дистанциям

«Биологическое разнообразие» и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (проект № 2009-1.1-141-063-021).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова А.А., Лебедев В.С. Генетическая неоднородность *S. satunini* Ogn., 1922 как возможный результат древней гибридизации // Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация: Материалы конф. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. С. 10.

Козловский А.И. Соматические хромосомы двух видов землероек-бурозубок Кавказа // Зоол. журн. 1973. Т. 52, №5. С. 571 – 576.

Осипова В.А. История формирования фауны землероек (сем. Soricidae) Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 22 с.

Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.

Fumagalli L., Taberlet P., Stewart D.T., Gielly L., Hausser J., Vogel P. Molecular phylogeny and evolution of *Sorex* shrews (Soricidae: insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data // Mol. Phylogenet. Evol. 1999. Vol. 11, № 2. P. 222 – 235.

Macholán M. Chromosomal and allozyme characterization of the Caucasian shrew, *Sorex satunini*, from north-eastern Turkey // Hereditas. 1996. Vol. 125. P. 225 – 231.

Yannic G., Basset P., Hausser J. A new perspective on the evolutionary history of western European *Sorex araneus* group revealed by paternal and maternal molecular markers // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 47, № 1. P. 237 – 250.