



СОДЕРЖАНИЕ

- Безель В.С., Жуйкова Т.В.** Роль травянистых растительных сообществ в формировании биогенных циклов химических элементов 219
- Березуцкий М.А.** Адаптация флоры южной части Приволжской возвышенности к антропогенному воздействию 230
- Быкова С.Н., Борисовская Е.В., Виноградов Г.А.** Влияние некоторых макрофитов и нитчатых зеленых водорослей на сукцессию микроперифитонных сообществ 241
- Генкал С.И., Охупкин А.Г.** Диатомовые водоросли (класс *Centrophyceae*) в фитопланктоне Камских водохранилищ 254
- Ильина Г.В., Лыков Ю.С.** Биологические особенности видов ксилотрофных базидиомицетов лесостепи Правобережного Поволжья *in situ* и *ex situ* 263
- Кулаков Д.В., Косолапов Д.Б., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Малин М.И., Павлов Д.Д.** Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) 274
- Межуец Б.Х., Навасардян М.А., Саргсян Т.А.** Параметры продуктивности и биохимического состава двух видов рода *Taraxacum* L., произрастающих в разных вертикальных поясах 283
- Панкова Н.Л., Панков А.Б.** Характер использования бобрами *Castor fiber* водоемов поймы р. Пра в Окском заповеднике 291
- Пархоменко В.М., Кашин А.С.** Характеристика растительных сообществ с участием *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области 302
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В.** Сравнительный анализ содержания растительных пигментов в донных отложениях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ 313
- Тилаки Хасем Али Дианати, Бехтари Бехзад, Ализаде Мохаммед Али, Джафари Али Ашраф.** Влияние предпосевной обработки семян на их прорастание и начальный рост проростков овсяницы тростниковой *Festuca arundinacea* Schreb и житняка пустынного *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes 323

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Иовченко Н.П., Занин С.Л.** Первые находки горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin, 1774) на гнездовании в Санкт-Петербурге 331
- Колбачев Л.Е.** Строение метэндостернита как признак, обуславливающий способность *Carabus granulatus* к полету 337



CONTENTS

Bezel V.S. and Zhuikova T.V. Role of grassy plant communities in the formation of biogenic cycles of chemical elements 219

Berezutsky M.A. Flora adaptation in the Southern Volga Height to anthropogenic influence 230

Bykova S.N., Borisovskaya E.V., and Vinogradov G.A. Influence of supreme water vegetation and filamentous seaweed on the succession of microperiphytic communities 241

Genkal S.I. and Okhapkin A.G. Diatoms (Centrophyceae) in the Kama reservoir phytoplankton 254

Il'ina G.V. and Lykov Yu.S. Biological peculiarities of xylotrophic basidiomycetes species in the forest-steppe of the Right-Volga-Bank region *in situ* and *ex situ* 263

Kulakov D.V., Kosolapov D.B., Krylov A.V., Korneva L.G., Malin M.I., and Pavlov D.D. Plankton of a highly-eutrophic lake under the influence of the vital activity products of a grey heron (*Ardea cinerea* L.) colony 274

Mezhunts B.Kh., Navasardian M.A., and Sargsian T.A. Parameters of productivity and biochemical composition of two species from *Taraxacum* L. growing in different vertical belts 283

Pankova N.L. and Pankov A.B. Beaver (*Castor fiber*) usage mode of the Pra river plain reservoirs in the Oka nature reserve 291

Parkhomenko V.M. and Kashin A.S. Characteristics of vegetative communities with *Hypericum perforatum* L. in the Saratov region 302

Sigareva L.Ye., Timofeeva N.A., and Zakonnov V.V. Comparative studies of the vegetative pigment content in the bottom sediments of the Gorky and Cheboksary reservoirs 313

Tilaki Ghasem Ali Dianati, Behtari Behzad, Alizadeh Mohammad Ali, and Jafari Ali Ashraf. Effect of seed priming on germination and seedling growth of *Festuca arundinacea* Schreb and *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes 323

SHORT COMMUNICATIONS

Iovchenko N.P. and Zanin S.L. First breeding records of Black Redstart *Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin, 1774) in St. Petersburg 331

Kolbachev L.E. Furca structure as a sign to provide *Carabus granulatus*' ability to flying 337

УДК 574.4+504.054

РОЛЬ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ФОРМИРОВАНИИ БИОГЕННЫХ ЦИКЛОВ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ

В.С. Безель, Т.В. Жуйкова

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

Поступила в редакцию 28.08.09 г.

Роль травянистых растительных сообществ в формировании биогенных циклов химических элементов. – Безель В.С., Жуйкова Т.В. – Изучена роль экологических факторов в формировании биогенных циклов химических элементов. Показано, что в фоновых условиях и при химическом загрязнении в формировании биогенных циклов значительную роль играют такие биогеохимические и биоценоотические факторы, как видовая структура сообщества, специфика накопления химических элементов, биомасса отдельных видов, продуктивность фитоценоза. Решающим для накопления химических элементов в биомассе растений является не прямое токсическое влияние возрастающих концентраций элементов в почвах, а вызванная этим химическая деградация среды, выраженная в смене видового состава и в снижении общей биомассы фитоценоза.

Ключевые слова: химические элементы, химическое загрязнение среды, видовой состав фитоценозов, продуктивность сообществ, экологические факторы.

Role of grassy plant communities in the formation of biogenic cycles of chemical elements. – Bezel V.S. and Zhuikova T.V. – The role of environmental factors in the formation of the biogenic cycles of chemical elements was studied. Under background conditions and chemical pollution, such biogeochemical and biocenotic factors as the specific composition of a community and the specific nature of chemical element accumulation, the biomass of individual species, and the productivity of phytocenosis play a significant role. The determinant factor for chemical element accumulation in the plant biomass is not the direct toxic influence of increasing concentrations of elements in soils but the chemical environmental degradation caused by it and manifesting itself as changes in the specific composition and decreasing the total phytocenosis biomass.

Key words: chemical elements, chemical environmental pollution, specific phytocenosis composition, productivity of communities, environmental factors.

ВВЕДЕНИЕ

Выполненные в последние годы многочисленные исследования процессов химической деградации природной среды, как правило, ограничиваются изучением уровней накопления химических веществ разнообразными компонентами природных экосистем. Однако даже популяционные эффекты, характеризующие лишь отдельные компоненты биоценоза, не могут в полной мере отражать его состояние в качестве целостной биологической системы. Судьба биогеоценоза как комплекса живых, биокосных и косных компонентов в условиях любого вида антропогенного воздействия определяется тем, в какой мере такая система способна поддерживать необходимый уровень обмена вещества, энергии и информации внутри себя и по отношению к смежным биогеоценозам (Вернадский, 1954).

В такой постановке проблемы при техногенном загрязнении среды речь может идти об антропогенной деформации этого обмена. Исследованиям подобного уровня в настоящее время уделяется особое внимание (Покаржевский и др., 2000; Никонов, 2004; Безель, 2006; Безель, Жуйкова, 2007; Grimshaw et al., 1958; Dmowski, Karolewski, 1979; Lindquist, Block, 1997).

Будучи первичными продуцентами, растения выступают в качестве основного звена трофической системы биоценоза, обеспечивающего вовлечение в биогенные циклы химических элементов непосредственно из почвенных горизонтов. С другой стороны, продуценты являются кормовыми объектами для следующих трофических уровней. Интенсивность формируемого растительностью биогенного обмена определяется объемом накопленных в подземной и надземной биомассах элементов (общий запас) и скоростью их возврата в верхние горизонты почв.

В настоящем исследовании рассмотрено вовлечение химических элементов в биогенный обмен, определяемый общим их запасом в подземной и надземной биомассах луговых растений. Априори можно ожидать, что интенсивность подобных циклов при различных уровнях загрязнения почв может определяться следующими факторами:

- возрастающими в почвах уровнями элементов в химических формах, доступных растениям;
- изменением видового состава фитоценозов под влиянием химического загрязнения и связанной с этим специфичностью накопления элементов и их токсичностью по отношению к различным видам растений;
- снижением общей продуктивности сообщества под влиянием химического загрязнения главным образом за счет уменьшения надземной и подземной биомасс.

Цель работы заключалась в рассмотрении роли перечисленных факторов в формировании биогенных циклов химических элементов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в период с 2001 по 2007 г. в районе промышленного комплекса г. Нижний Тагил (Средний Урал). Приоритетным загрязнителем является полиметаллическая пыль, в составе которой преобладают Cd, Pb, Fe, Cr, Cu, Ni, Zn, Mn, Co, а также диоксиды серы и азота, оксид углерода. На различном удалении от источников атмосферной эмиссии выделено восемь участков, подверженных токсическому воздействию разной интенсивности.

В пределах каждого участка закладывали пробную площадь размером 10×10 м по стандартным методикам (Миркин, Розенберг, 1978). При составлении флористического списка использовали названия растений по сводке С.К. Черепанова (1995). Для выявления видовой насыщенности закладывали по 20 учетных площадей размером 1 м².

На основании метода стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова (Раменский и др., 1956; Цыганов, 1983) дана характеристика биотопов. Установлено, что большинство участков по характеру увлажнения отнесены к влажно-луговым, подверженным в равной степени пастбищной дигрессии, достаточно богатым плодородными почвам. Показано также высокое сходство

РОЛЬ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

между участками по основным экологическим условиям (уровень увлажнения и засоления, освещенность, почвенная дигрессия, термоклиматические и криоклиматические условия и пр.). Можно предположить, что, несмотря на вызванную химическим загрязнением смену видовой структуры, в сообществах подбираются виды, обладающие сходными экологическими требованиями к условиям местобитания.

В градиенте химического загрязнения были отобраны образцы надземных и подземных органов растений (отдельно по видам), определена их фитомасса и измерено содержание в них тяжелых металлов. Почвенные монолиты размером 25×25×25 см (малая учетная площадка) выкапывали в 10-кратной повторности (Шалыт, 1960). Извлечение растений из монолита проводили вручную без нарушения связи между надземными и подземными органами. В лаборатории растительные образцы промывали и высушивали до атмосферно-сухого состояния. Фитомассу определяли индивидуально по видам в пределах малой учетной площадки. Почвенные образцы были отобраны в пределах каждой малой учетной площадки (Методические рекомендации..., 1981; Методические указания, 1992). Экстракцию металлов из почвы проводили 5% HNO₃. В кислотных вытяжках почвы и растений измеряли концентрации Zn, Cu, Pb, Cd, Cr, Co, Mn, Fe, Ni методом пламенной атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрофотометре AAS 300 фирмы Perkin Elmer.

В связи с тем, что на выбранных нами участках концентрации химических элементов в почвах различаются, в качестве меры, характеризующей градиент общего токсического воздействия на фитоценоз был использован интегральный показатель загрязнения (K):

$$K = 1/n \sum C_i/C_{\text{фон}}, \text{ отн. ед.},$$

где C_i и $C_{\text{фон}}$ – концентрации химического элемента в почвах на исследованных и фоновом участках соответственно; n – количество включенных в анализ химических элементов. Суммирование ведется по всем элементам, формирующим градиент загрязнения. Исследованные нами в различные годы участки представляют градиент токсической нагрузки от фоновых (1.0 – 1.47 отн. ед.) и буферных участков (3.33, 4.92, 6.19 и 8.36 отн. ед.) до наиболее загрязненного, импактного участка (22.78 отн. ед.).

Участие растительности в формировании биогенного обмена химических элементов через их запас в фитомассе:

$$P = \sum C_i \times M_i, \text{ мкг/м}^2,$$

где C_i – концентрация элемента в биомассе i -го вида растений, мкг/г; M_i – его надземная или подземная фитомасса, г/м². Суммирование ведется по всему видовому спектру растений на участке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Концентрации химических элементов в почвах и растениях. Кажется очевидным, что увеличение содержания химических элементов в почве ведет к повышению их уровня в растениях. На изученных нами участках средние концентрации

элементов в почвах увеличиваются от двух до пяти раз по Zn, Pb, Mn. Содержание Cd возрастало в 7 – 18 и Cu – почти в 50 раз. Остальные элементы не показали четкой закономерности изменения в рассмотренном нами градиенте токсической нагрузки.

В условиях смены флористического состава сообществ в градиенте химического загрязнения накопление химических элементов в биомассе растений можно характеризовать средними по всем видам концентрациями, которые возрастают в градиенте химического загрязнения почв (табл. 1). При формировании биогенных циклов в фоновых условиях и при химическом загрязнении играют роль видовая структура сообщества и специфика накопления химических элементов, фитомасса отдельных видов, продуктивность фитоценоза и т.д. Барьерная функция фитоценоза при этом может проявиться, если возрастание концентрации химических элементов в почвах сопровождается непропорциональным увеличением их содержания в биомассе растений. На рис. 1 штриховой линией отражена прямая пропорциональность кратности запаса элементов в надземной и подземной биомассах растений от кратности изменения их концентраций в почвах. Практически для всех элементов значения расположены ниже штриховой линии, что говорит о наличии биогеохимических барьеров в системе «почва – корневая система – надземные органы».

Таблица 1

Средние концентрации химических элементов в биомассе растений, мкг/г
(среднее ± ошибка ср.)

Токсическая нагрузка, отн. ед.	Химические элементы								
	Zn	Cu	Cd	Pb	Co	Ni	Mn	Cr	Fe
Надземная фитомасса									
1.00	39.80 ±4.63	6.06 ±0.53	0.32 ±0.08	7.48 ±1.24	5.15 ±1.86	6.70 ±1.04	59.73 ±8.63	4.45 ±0.55	385.29 ±84.19
3.33	55.43 ±7.15	8.77 ±1.13	0.51 ±0.09	10.80 ±1.47	11.89 ±3.47	3.70 ±0.36	50.77 ±5.97	3.83 ±0.48	806.05 ±107.13
4.33	108.29 ±15.69	17.24 ± 2.90	0.50 ±0.13	13.07 ±3.16	28.61 ±10.63	7.18 ±2.39	67.86 ±14.38	6.53 ±1.14	804.32 ± 29.18
6.19	109.93 ±20.08	8.27 ±0.75	0.58 ±0.09	17.12 ±2.78	112.31 ±40.97	4.32 ±0.93	50.23 ±9.27	5.35 ±0.45	686.70 ±190.51
22.78	140.36 ±40.91	55.16 ±18.39	1.96 ±0.59	23.85 ±10.33	118.16 ±58.20	11.10 ±5.37	167.55 ±74.24	11.31 ±3.38	1327.96 ±412.41
Подземная фитомасса									
1.00	85.32 ±17.14	24.34 ±4.85	1.28 ±0.82	16.40 ±3.29	33.20 ±7.14	28.28 ±6.99	227.82 ±118.58	75.51 ±14.19	14585.76 ±8232.93
3.33	101.22 ±28.12	83.12 ±30.17	16.02 ±4.19	48.23 ±19.29	86.35 ±41.68	4.39 ±2.55	3578.13 ±1683.21	132.23 ±69.45	2676.23 ±941.76
6.19	72.66 ±10.29	19.63 ±3.06	37.37 ±7.19	78.77 ±19.93	26.89 ±15.82	7.18 ±2.96	108.33 ±15.73	46.62 ±14.35	2836.84 ±319.00
8.36	60.25 ±7.81	44.55 ±22.21	0.085 ±0.03	9.18 ±4.06	9.79 ±3.71	7.20 ±3.19	334.27 ±147.61	43.95 ±21.29	8276.73 ±3829.66
22.78	108.79 ±11.01	221.76 ±29.45	0.71 ±0.11	17.43 ±3.63	19.12 ±1.68	52.09 ±8.93	217.18 ±23.56	23.63 ±2.73	3533.63 ±395.19

РОЛЬ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

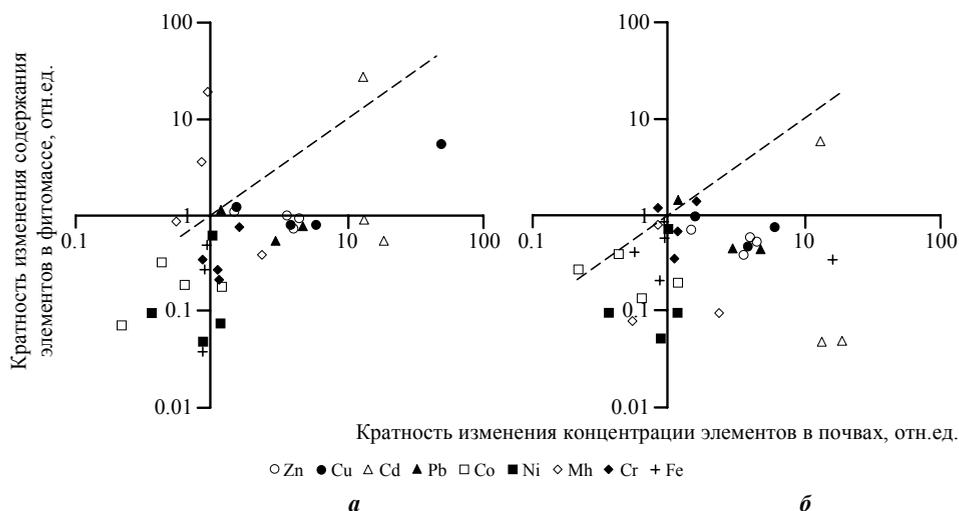


Рис. 1. Кратность изменения запаса химических элементов в подземной (а) и надземной (б) фитомассах луговых растений в зависимости от изменения кратности их концентраций в почвах

Динамика фитомассы фитоценоза. В рассмотренном нами градиенте химического загрязнения отмечено существенное снижение общей надземной и подземной фитомасс растений. При этом наряду с химическим загрязнением важную роль играет смена условий вегетации. Установлено, что суммарная надземная фитомасса фитоценоза на фоновом участке может изменяться от 120 г/м² в неблагоприятный год до 490 г/м² в наиболее благоприятный. На загрязненных участках она возрастала соответственно с 60 до 176 г/м². Во всех рассмотренных вариантах общее количество химических элементов, накапливаемых подземными органами растений, превышает их содержание в надземной фитомассе. В градиенте увеличивающихся концентраций в почвах Zn, Cu, Pb эти различия возрастают и достигают 5-кратной величины.

Видовой состав растительного сообщества. Известно, что существует видовая специфичность накопления растениями химических элементов (Ковальский, Петрунина, 1964; Безель и др., 1998; Титов и др., 2007; Baker, 1981; Bednarova, 1988; Antosiewicz, 1992; Grant et al., 1998). Это значит, что по мере перестройки видовой структуры фитоценоза, вызванной химической деградацией почв, будут сохраняться наиболее резистентные виды, способные либо к избирательному накоплению соответствующих элементов, либо накапливающие элементы в незначительных количествах. Нельзя исключить при этом сложнейшие ценотические взаимоотношения, при которых выпадение из сообщества некоторых видов освобождает жизненное пространство для других, в том числе и, возможно, не обладающих высокой резистентностью к токсическим факторам. Подробное изменение видовой структуры фитоценоза под влиянием химического загрязнения рассмотрено нами ранее (Безель, Жуйкова, 2007).

Анализ видовой насыщенности луговых сообществ показывает, что количество видов на фоновых участках в отдельные годы варьирует от 19.5 до 25.2 шт./м², на буферных – от 20.0 до 27.0 шт./м², на импактном – от 5.9 до 16.6 шт./м². Методом множественных сравнений Шеффе (*S*-метод) установлено, что данный показатель в луговых сообществах импактной зоны статистически значимо отличается от таковых при низком и среднем уровнях загрязнения ($F(7; 33) = 3.73; p < 0.001$). Аналогичные результаты, свидетельствующие о снижении видовой насыщенности в условиях химического загрязнения, были получены для лесных фитоценозов (Лукина, Никонов, 1990; Воробейчик и др., 1994).

Основу флоры составляют 3 ведущих семейства (Asteraceae, Poaceae, Fabaceae), на долю видов которых в сообществах фоновых участков приходится от 57.1 до 58.5%, в фитоценозах техногенно нарушенных территорий – до 80%. В условиях сильного загрязнения доля видов сем. Asteraceae в 2–3 раза больше, чем Poaceae и Fabaceae, и в 9–16 раз превышает представителей остальных семейств. Отметим, что химическое загрязнение приводит к снижению доли участия представителей Scrophulariaceae, Rosaceae, Apiaceae в видовом разнообразии сообществ. Установлено, что в наших условиях наиболее чувствительными к химическому загрязнению являются виды семейств Apiaceae и Rosaceae. Доля их участия в видовом разнообразии сообществ снижается с 7.7–8.6% на фоновых участках до 5% и менее в условиях высокого токсического воздействия.

Химическое загрязнение приводит к смене флористического состава сообществ и структуры доминирования. В качестве доминантов на фоновых участках выступают чина луговая (*Lathyrus pratensis* Linnaeus, 1753) или мятлик луговой (*Poa pratensis* Linnaeus, 1935). Сообщества буферной зоны разнообразны по доминирующим видам, среди которых могут быть клевер луговой (*Trifolium pratense* Linnaeus, 1753), клевер гибридный (*Trifolium hybridum* Linnaeus, 1753), манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* Linnaeus, 1753), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* (Linnaeus) Beauv., 1934), мятлик болотный (*Poa palustris* Linnaeus, 1759). В сообществах импактной зоны доминирует вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (Linnaeus) Roth., 1965). Таким образом, меняется роль видов в сообществах. Из группы «прочие» появляются виды, устойчивые к загрязнению: горчак желтый (*Picris hieracioides* Linnaeus, 1753)), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* Linnaeus, 1753), икотник серый (*Berteroa incana* Linnaeus, 1821), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* Linnaeus, 1721) и др. Из сообществ выпадают типичные луговые виды: мятлик луговой (*Poa pratensis* Linnaeus, 1935), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* (Linnaeus) Beauv., 1934)), полевница тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth., 1794), ежа сборная (*Dactylis glomerata* Linnaeus, 1753), лютик едкий (*Ranunculus acris* Linnaeus, 1753), тмин обыкновенный (*Carum carvi* Linnaeus, 1753), *A. vulgaris*, *T. hybridum*, горошек заборный (*Vicia sepium* Linnaeus, 1971) и др. Устойчивые позиции в градиенте загрязнения сохраняют горошек мышиный (*Vicia cracca* Linnaeus, 1965), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg. s.l., 1964), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess., 1963), осот розовый (*Sonchus arvensis* Linnaeus, 1964), осот огородный (*Sonchus oleraceum* Linnaeus, 1753), *L. pratensis* L., *P. palustris*, иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium* (Linnaeus) Holub., 1753), кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., 1753) и др.

РОЛЬ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Все вышесказанное приводит к нарастающим различиям между сообществами фоновых и техногенно нарушенных территорий. В качестве меры видовых различий мы рассмотрели изменение коэффициента Чекановского – Сьеренсена. В качестве фонового приняли полный список видов на двух площадках за несколько лет наблюдений. В рассмотренном нами градиенте токсической нагрузки этот показатель закономерно снижается с 0.70 между сообществами фоновой зоны до 0.36 в условиях максимального загрязнения.

Подобная перестройка видовой структуры сообществ может влиять на общее содержание химических элементов в фитомассе фитоценоза.

Следовательно, наряду с фитомассой и уровнем химического загрязнения почвы видовой состав сообществ является одним из мобильных показателей состояния лугового сообщества, влияющим на включение химических элементов в биогенный обмен.

Полученные данные позволяют оценить важнейшие механизмы геохимической экологии растений. Количество тяжелых металлов, вовлекаемое в биогенный обмен можно определить на основании данных о подземной и надземной фитомассах на каждом участке и концентрации химических элементов в органах растений (рис. 2). По мере роста токсической нагрузки общее содержание тяжелых металлов в фитомассе снижается. Исключение составляет медь, накопление которой возрастает. Отметим, что меньшее депонирование химических элементов в массе надземных органов при ее ежегодном отмирании обеспечивает оперативное участие этого минерального пула в биогенном обмене. Элементы, содержащиеся в подземных частях растений, представляют пассивный компонент общего их запаса, скорость обмена которого зависит от скорости разложения подземной фитомассы.

Большинство семейств, входящих в состав исследуемых сообществ, представлено широким спектром видов, эволюционно приспособленных к разнообразным пессимальным факторам природной среды. Поэтому естественно, что вклад различных семейств в общий вынос химических элементов надземной фитомассой различен. На фоновом участке 23% кадмия, 34% свинца и цинка, а также до 50% меди содержится в бобовых. Роль сложноцветных в выносе химических элементов в этих условиях не превышает 25%. Исключением является кадмий, до 40% которого на фоновом участке выносятся видами данного семейства. По мере увеличения токсической нагрузки вклад семейства Asteraceae в общий надземный запас Zn и Pb возрастает до 50 и 60% соответственно. Содержание химических элементов в фитомассе видов семейства Poaceae невелико (от 5 до 15% на фоне) и достигает 20% на максимально загрязненных участках.

Таким образом, участие растительности в биогенном обмене химических элементов, с одной стороны, определяется увеличением в градиенте токсической нагрузки их концентраций в почвах. С другой, вследствие химической деградации среды в том же градиенте снижается общая фитомасса растений и изменяется видовая структура ценоза. Взаимодействие этих противоположно направленных факторов, в конечном счете, определяет интенсивность включения химических элементов в биогенный обмен. В нашем случае при увеличении концентрации большинства элементов в почвах в 2 – 5 раз решающим является изменение видовой структуры сообществ и уменьшение фитомассы. В случае меди при возрастании

нии ее концентрации в почвах в 50 раз отмечено увеличение общего содержания этого элемента.

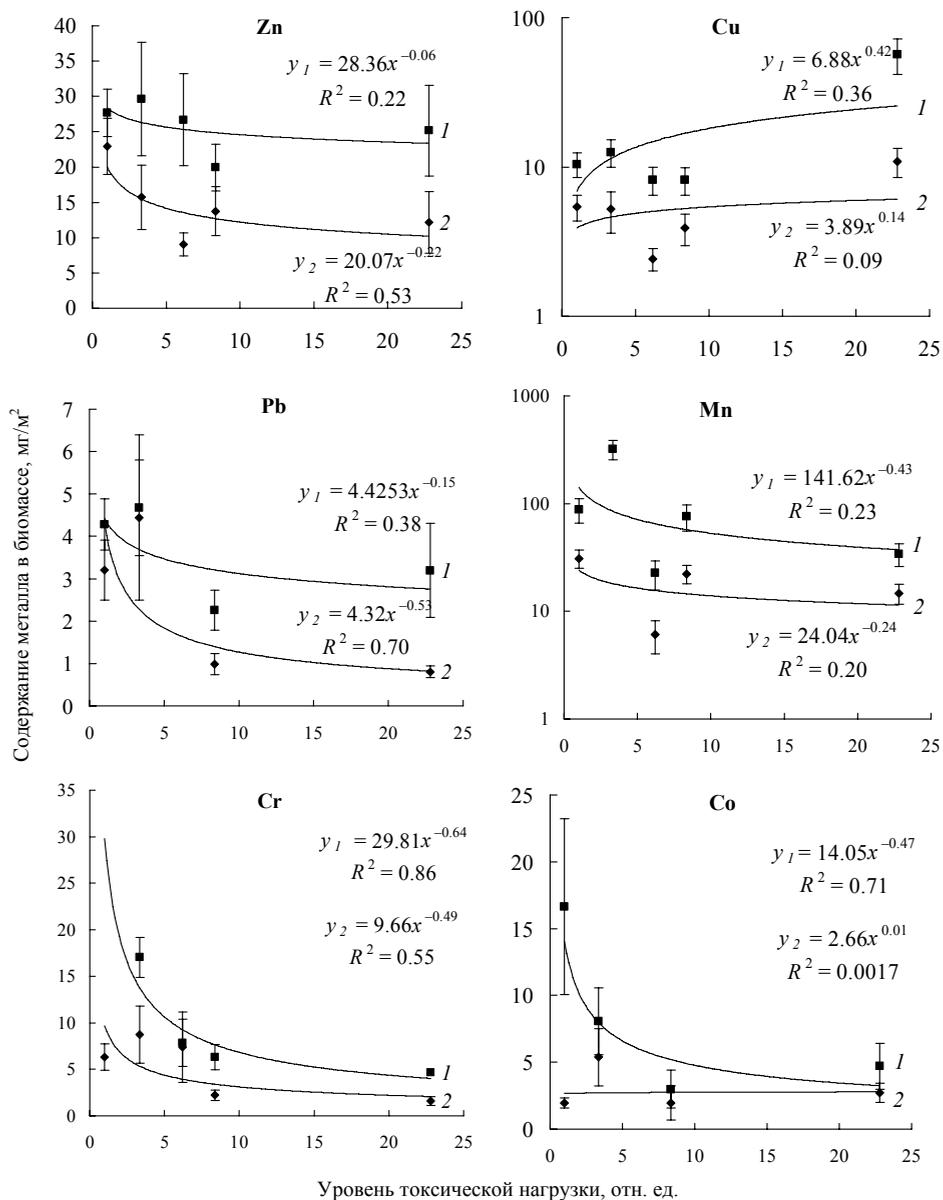


Рис. 2. Запасы химических элементов в подземной (1) и надземной (2) фитомассах растений

РОЛЬ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Для оценки роли каждого из рассмотренных факторов в формировании био-генного обмена химических элементов луговыми сообществами в фоновых условиях и при химическом загрязнении среды проведен анализ множественной регрессии. В качестве факторов, влияющих на запас элементов в фитомассе, рассмотрены: уровень токсической нагрузки, концентрации химических элементов в почвах, показатели видового сходства Чекановского – Сьеренсена, подземная и надземная фитомассы растений. Показано, что определяющим фактором, влияющим на запас химических элементов в фитоценозе, является общая подземная и надземная фитомассы (табл. 2). Интересно, что возрастающие концентрации элементов в почвах значимо прямо не влияют на их включение в биогенные циклы. Коэффициенты множественной регрессии этого показателя часто имеют даже отрицательное значение. Прямая зависимость между содержанием металла в почве и фитомассе показана для хрома. Отметим также, что на накопление растениями Cu и Pb значимо влияет общая токсическая нагрузка, величина которой определяется сильно возрастающими концентрациями данных металлов в почве.

Таблица 2

Значение стандартизованных коэффициентов множественной регрессии для подземной (1) и надземной (2) фитомасс фитоценоза

Показатели	Zn		Cu		Pb		Co		Mn		Cr	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Химическая нагрузка	0.06	-0.10	0.46*	0.01	0.74*	0.47*	0.01	0.23	-0.10	-0.06	-0.10	0.09
Концентрация элемента в почве	0.28	-0.06	-0.21	-0.09	-0.17	0.20	-0.08	-0.24	-0.11	-0.08	0.38*	0.53*
Показатель Чекановского – Сьеренсена	0.29*	0.08	0.05	-0.19	0.14	0.28	-0.15	0.10	-0.12	-0.11	0.07	0.14
Фитомасса	0.44*	0.57*	0.67*	0.74*	0.18	0.37*	0.68*	0.39*	0.16	0.34*	0.50*	0.43*

* Статистически значимое значение коэффициента регрессии ($p < 0.05$).

Проведенный анализ подтвердил тот факт, что решающим для накопления химических элементов в фитомассе растений является не прямое возрастание концентраций элементов в почвах, а вызванная этим химическая деградация среды, выраженная в смене видового состава и, главным образом, в снижении общей продуктивности сообщества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере травянистой растительности показано, что при химическом загрязнении среды наряду с прямой мобилизацией химических элементов из почвы большую роль играют ценотические параметры среды, в том числе видовой состав и продуктивность фитоценоза.

Увеличение содержания химических элементов в почвах ведет к повышению их концентрации в фитомассе. С другой стороны, вследствие химической деградации среды происходит смена видового состава, в результате чего сохраняются наиболее резистентные виды, способные к минимальному накоплению токсикантов. Одновременно с этим снижается общая подземная и надземная фитомассы

растений. Взаимодействие двух противоположно направленных процессов определяет интенсивность биогенного обмена химических элементов.

Рассмотренная нами деформация биогенного обмена в луговых сообществах, несомненно, отражает конкретные условия химического загрязнения среды (определенный спектр химических элементов, уровни загрязнения почв, специфика биоценологических условий и т.д.). Вместе с тем полученные результаты имеют общий характер, сохраняющий значение для иных природно-климатических условий, качественного состава растительности и интенсивности загрязнения природной среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00146-а), Программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4), научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), Программы интеграционных междисциплинарных проектов Президиума УрО РАН, а также Федерального агентства по образованию (Темплан НИР НТГСПА, задание в 2009 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценологический аспекты. Екатеринбург: Изд-во «Голицинский», 2006. 280 с.

Безель В.С., Жуйкова Т.В. Химическое загрязнение среды: участие травянистой растительности в биогенных циклах химических элементов // Экология. 2007. № 4. С. 259 – 267.

Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376 – 382.

Вернадский В.И. Заметки о распределении химических элементов в земной коре // Избр. соч.: В 5 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 1. 401 с.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 280 с.

Ковальский В.В., Петрунина Н.С. Геохимическая экология и эволюционная изменчивость растений // Докл. АН СССР. 1964. Т. 159, № 5. С. 1175–1178.

Лукина Н.В., Никонов В.В. Параметры видового разнообразия как диагностические критерии состояния лесных биогеоценозов Севера // Структура и функции наземных и водных экосистем Севера в условиях антропогенного воздействия / Кольский науч. центр РАН. Апатиты, 1990. С. 33 – 41.

Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнений окружающей среды. М.: Гидрометеоиздат, 1981. 98 с.

Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах и продукции растениеводства: 2-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во ЦИНАО, 1992. 126 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.

Никонов В.В. Миграционная способность элементов в биосфере и коррекция их биогеохимических циклов // Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. С. 313 – 321.

Покаржевский А.Д., Ван Страален Н.М., Фильмонова Ж.В., Зайцев А.С., Бутовский Р.О. Трофическая структура экосистем и экотоксикология почвенных организмов // Экология. 2000. № 3. С. 211 – 218.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.

РОЛЬ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Титов А.Ф., Таланова В.В., Казина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам / Ин-т биологии Карел. НЦ РАН. Петрозаводск, 2007. 172 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 195 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Шалыт М.С. Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения // Полевая геоботаника: В 4 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 163 – 208.

Antosiewicz D.M. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metals // Acta Soc. Bot. Pol. 1992. Vol. 61. P. 281 – 299.

Baker A. J.M. Accumulators and excluders strategies in the response of plants to heavy metals // J. Plant Nutr. 1981. Vol. 3, № 1/4. P. 643 – 654.

Bednarova J. Hromadeni olova vybranymi populacemi rostlin // Cata Univ palakt. olomue fac. rerum nature. Boil. 1988. Vol. 93, № 28. P. 21 – 25.

Dmowski K., Karolewski M.A. Cumulation of zinc, cadmium and lead in invertebrates and in some vertebrates according to the degree of an area contamination // Ekologia polska. 1979. Vol. 27, № 2. P. 333 – 349.

Grant C.A., Buckley W.T., Bailey L.D., Selles F. Cadmium accumulation in crops // Can. J. Plant Sci. 1998. Vol. 78. P. 1 – 17.

Grimshaw H.M., Ovington J.D., Betts M.M., Gibb J.A. The mineral content of birds and insects in plantations of *Pinus sylvestris* L. // Oikos. 1958. Vol. 9, № 1. P. 26 – 34.

Lindquist L., Block M. Influence of life history and sex on metal accumulation in two beetles species (Insecta: Coleoptera) // Bul. Environ. Contam. and Toxicol. 1997. Vol. 58, № 4. P. 518 – 522.

УДК 581.9 (470.44)

АДАПТАЦИЯ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ К АНТРОПОГЕННУМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ

М.А. Березуцкий

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: berezutsky61@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.07.09 г.

Адаптация флоры южной части Приволжской возвышенности к антропогенному воздействию. – Березуцкий М.А. – Анализируется флора всех основных типов антропогенных биотопов южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области): урбанизированных территорий, техногенных местообитаний, искусственных лесных насаждений, агроценозов. Выявлено, что из 1379 видов сосудистых растений флоры исследованной территории на антропогенных местообитаниях встречаются 908 видов. Среди различных типов антропогенных местообитаний больше всего видов обнаружено на техногенных участках – 636, менее всего – в агроценозах – 438. Высказывается предположение, что структура аборигенной фракции флоры южной части Приволжской возвышенности обладает буферными свойствами и сохранится в основных своих соотношениях даже при потере 2/3 видов.

Ключевые слова: флора, антропогенное воздействие, адаптация, Саратовская область.

Flora adaptation in the Southern Volga Height to anthropogenic influence. – Bere-zutsky M.A. – Analyzed is the flora of all the basic types of anthropogenous biotops of the Southern Volga Height (within the Saratov region), namely, urbanized territories, technogenic places, artificial wood plantings, and agrocenoses. Of 1379 vascular plant species of the flora in the surveyed territory, only 908 ones are met on anthropogenous places. Among various types of anthropogenous places, the maximum (636) and minimum (438) numbers of species were revealed on technogenic sites and in agrocenoses, respectively. The structure of the flora's aboriginal fraction in the Southern Volga Height is hypothesized to have buffer properties and to be basically preserved even if 2/3 species would be lost.

Key words: flora, anthropogenic influence, adaptation, Saratov region.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение процессов адаптации флоры к антропогенному воздействию представляет в настоящее время большой интерес как с практической, так и с теоретической точки зрения. По мере развития цивилизации и увеличения населения влияние антропогенных факторов на экосистемы становится все более интенсивным и многообразным. Очевидно, данная тенденция будет наблюдаться и в обозримом будущем. Одним из самых существенных проявлений этих процессов является резкое увеличение площади антропогенных биотопов. Особенно глубокому воздействию со стороны человека подвергаются равнинные степные территории, где пашни могут занимать до 80% площади (Хмелев, 1987). Все это приводит не только к уничтожению на больших пространствах естественной среды обитания растений, но и разрушает системно-информационные связи между изолированными

АДАПТАЦИЯ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

в результате хозяйственной деятельности фрагментами ранее целостных природных комплексов, приводит к появлению флор-изолятов (Бурда, 1990, 1994; Хмелев, 1996).

Без глубокого изучения адаптации флоры к этим процессам невозможны ни составление прогноза ее дальнейшего развития, ни разработка эффективных мер сохранения биоразнообразия. Особенно актуальным изучение адаптационного потенциала флоры становится в условиях прогнозируемого изменения климата. Возможно, в результате подобных исследований можно будет получить ответ на вопрос, обеспечат ли внутренние адаптационные механизмы флоры необходимую в этих условиях перестройку флористических комплексов.

Не меньший интерес процессы антропогенного флорогенеза представляют и с теоретической точки зрения. На наш взгляд, глубокое и детальное изучение тенденций и механизмов формирования флоры на антропогенных территориях поможет понять неясные на сегодняшний день аспекты естественного флорогенеза.

В последние десятилетия появилось большое число публикаций по флорам отдельных типов антропогенных местообитаний: урбанизированных территорий, техногенных биотопов, искусственных лесных насаждений, агроценозов, которые хорошо показывают специфику антропогенного флорогенеза на этих типах местообитаний, созданных человеком (например Скворцова, Березуцкий, 2008; Инфантов, Золотухин, 2009 и др.). Однако для того, чтобы выявить более общие закономерности адаптации флоры к антропогенному воздействию, необходимо проанализировать флористические комплексы всей совокупности антропогенных местообитаний одной и той же территории. Подобных работ пока еще мало (Бурда, 1991, 1998 и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения адаптации флоры южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области) к антропогенным местообитаниям в период 1987 – 2008 гг. было проведено детальное изучение флористических комплексов всех основных типов антропогенных биотопов в исследуемом регионе: урбанизированных территорий, техногенных участков, искусственных лесных насаждений, агроценозов. При этом в списки не включалась подавляющая часть адвентивных видов. Большая их часть изначально приурочена к антропогенным местообитаниям, и интерес для исследователя здесь представляет обратный процесс – внедрение адвентивных видов в естественные ценозы. Во внимание при данном исследовании принимались лишь адвентивные виды, широко распространенные по исследуемой территории или давно вошедшие в состав флоры.

При изучении урбанофлоры г. Саратова в список не включались виды, произрастающие на участках естественных ценозов, вошедших в городскую черту в последние десятилетия. Для выявления флоры техногенных местообитаний изучался видовой состав железнодорожных насыпей и насыпей автомобильных дорог, карьеров, отвалов, гидротехнических сооружений (прудов, плотин, бетонированных берегов). К агроценозам, помимо классических территорий сельскохозяйственного назначения – полей, залежей, садов (культивируемых и заброшенных) – нами были

отнесены также дачные и огородные участки, в большом количестве появившиеся в окрестностях городов. При этом учитывались виды не только на самом дачном участке, но и растущие непосредственно вдоль забора.

Полученные данные сравнивались с общим списком флоры региона (Конспект флоры..., 1977 – 1983; Еленевский и др., 2001). При этом выяснялось, какие таксономические и типологические элементы флоры южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области) лучше или хуже представлены на всем комплексе антропогенных местообитаний этой территории и на отдельных их типах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные нами исследования показали, что из 1379 видов сосудистых растений флоры южной части Приволжской возвышенности на антропогенных местообитаниях встречаются 908 видов, что составляет 65.84% (табл. 1). Среди различных типов антропогенных местообитаний больше всего видов обнаружено на техногенных участках – 636, менее всего – в агроценозах – 438. Из двух классов цветковых растений двудольные на антропогенных местообитаниях в целом представлены лучше (69.76% от всех видов этого класса во флоре южной части Приволжской возвышенности), чем однодольные (54.88%). Такая же картина наблюдается и на каждом отдельном типе антропогенных местообитаний, причем в агроценозах и искусственных лесных насаждениях разрыв в показателях у этих классов особенно велик (36.21 – 18.18% и 48.91 – 26.60% соответственно).

Таблица 1

Адаптационная активность крупнейших по числу видов семейств исследуемой флоры на антропогенных местообитаниях в целом

Семейство	Количество видов		% видов на антропогенных местообитаниях
	Южная часть Приволжской возвышенности	Антропогенные местообитания	
Asteraceae	191	134	70.16
Poaceae	122	89	72.95
Fabaceae	86	59	68.60
Brassicaceae	80	58	72.50
Caryophyllaceae	65	48	73.85
Lamiaceae	57	46	80.70
Cyperaceae	57	22	38.60
Rosaceae	54	35	64.81
Apiaceae	51	36	70.59
Scrophulariaceae	44	30	68.18
Chenopodiaceae	43	36	83.72
Boraginaceae	36	25	69.44
Ranunculaceae	34	23	67.65
Polygonaceae	29	22	75.86
Orchidaceae	23	3	13.04

АДАПТАЦИЯ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

При анализе доли видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, среди крупнейших по числу видов семейств цветковых растений обращает на себя внимание следующая тенденция (см. табл. 1): лучшую адаптационную активность на антропогенных местообитаниях в целом имеют таксоны, характерные для аридных территорий – Chenopodiaceae (83.72% от всех видов данного семейства во флоре южной части Приволжской возвышенности), Lamiaceae (80.70%), Polygonaceae (75.86%), а также семейства Poaceae (72.95%), Brassicaceae (72.50%), Asteraceae (70.16%). Высок процент проникновения на антропогенные местообитания в целом и у семейства Caryophyllaceae (73.85%). Напротив, очень плохую адаптационную активность показывает семейство Cyperaceae (38.60%). Но самый низкий показатель, как и следовало ожидать, у семейства Orchidaceae (13.04%).

Переходя к сравнению адаптационной активности каждого крупного семейства на отдельных типах антропогенных местообитаний, можно отметить, что для всех семейств, за исключением Caryophyllaceae, наиболее неблагоприятными оказались агроценозы. К этому следует добавить, что семейство Orchidaceae, помимо агроценозов, отсутствует также и на техногенных местообитаниях. Для Caryophyllaceae самым неблагоприятным типом антропогенных местообитаний являются урбанизированные территории. Напротив, для многих других семейств (Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Cyperaceae, Rosaceae, Polygonaceae) городская среда оказалась наиболее оптимальной из всех типов местообитаний, созданных человеком. Семейство Rosaceae таким же процентом, как и на урбанизированных территориях, представлено и в искусственных лесных насаждениях. Последние оказались наиболее благоприятными и для семейств Caryophyllaceae, Apiaceae, Scrophulariaceae, Boraginaceae, Orchidaceae. Техногенные местообитания являются наиболее предпочтительными для семейств Lamiaceae и Chenopodiaceae.

Из крупных семейств лишь два (Cyperaceae и Orchidaceae) в каждом из четырех типов антропогенных местообитаний представлены меньшим процентом, чем виды флоры в целом. Интересен тот факт, что семейства Asteraceae, Fabaceae и Rosaceae являются семействами, которые представлены процентом выше, чем виды флоры в целом, на каждом отдельном типе антропогенных местообитаний, но на всем их комплексе по степени адаптационной активности они находятся на 8-, 10- и 13-том местах соответственно. Это говорит о том, что в данных семействах в исследуемой флоре виды разделены на две противоположные по степени адаптационной активности группы. Виды первой группы обладают широким диапазоном адаптационной активности и встречаются сразу на нескольких типах антропогенных местообитаний. Вторая группа – эвантропофобы, то есть виды, полностью отсутствующие на антропогенных местообитаниях. В других семействах эвантропофобов в процентном отношении меньше, но меньше и видов с широким диапазоном адаптационной активности, то есть определенные виды в большей степени приурочены к определенным типам антропогенных местообитаний. Первую группу нельзя полностью идентифицировать как сорные виды, тем более, что, например, в семействе Chenopodiaceae их в процентном отношении больше, но адаптационная активность этого семейства на отдельных типах антропогенных местообитаний сильно различается (очень высокая на техногенных местообитаниях и

урбанизированных территориях и ниже средней для флоры в целом – в агрофитоценозах и искусственных лесных насаждениях).

Среди крупнейших родов исследуемой флоры большей долей на антропогенных местообитаниях в целом представлены *Galium* (92.86% от всех видов рода во флоре южной части Приволжской возвышенности), *Vicia* (83.33%), *Viola* (81,82%), *Veronica* (80.0%), *Salix* (78.57%), *Rumex* (76.92%), *Silene* (73.33%), *Centaurea* (72.22%) (табл. 2). Худшую адаптационную активность имеют *Carex* (33.33%), *Astragalus* (52.38%) (обращает на себя внимание, что это – два самых крупных рода флоры), *Allium* (53.33%), *Potentilla* (55.55%), *Euphorbia* (56.25%), *Artemisia* (57,89%). Из менее крупных родов, не вошедших в приведенную таблицу, лучше всего на антропогенные местообитания проникают *Atriplex* (100.0%), *Poa* (80.0%), *Plantago* (70.0%), а наиболее слабо – *Scorzonera* (30.0%). Из других родов на антропогенных местообитаниях полностью отсутствуют *Angelica*, *Callitriche*, *Dactylorhiza*, *Eriophorum*, *Goniolimon*, *Helictotrichon*, *Orchis*, *Petrosimonia*, *Ptarmica*. Всеми видами (100%) на антропогенных местообитаниях представлены *Acer*, *Adonis*, *Agrostis*, *Alopecurus*, *Ambrosia*, *Amoria*, *Bidens*, *Bromus*, *Carduus*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Cuscuta*, *Eleocharis*, *Elytrigia*, *Eragrostis*, *Erysimum*, *Euphrasia*, *Fumaria*, *Galeopsis*, *Glycyrrhiza*, *Gypsophila*, *Hieracium*, *Hylotelephium*, *Lactuca*, *Lamium*, *Melampyrum*, *Melica*, *Melilotus*, *Polygonum*, *Populus*, *Puccinella*, *Rubus*, *Seseli*, *Syrenia*, *Sisymbrium*, *Sonchus*, *Spiraea*, *Stachys*, *Taraxacum*, *Thalictrum*, *Thymus*, *Trifolium*, *Typha*, *Ulmus*, *Verbascum*.

Таблица 2

Адаптационная активность крупнейших родов исследуемой флоры на антропогенных местообитаниях в целом

Род	Количество видов		% видов на антропогенных местообитаниях
	Южная часть Приволжской возвышенности	Антропогенные местообитания	
<i>Carex</i>	39	13	33.33
<i>Astragalus</i>	21	11	52.38
<i>Artemisia</i>	19	11	57.89
<i>Centaurea</i>	18	13	72.22
<i>Potentilla</i>	18	10	55.55
<i>Euphorbia</i>	16	9	56.25
<i>Allium</i>	15	8	53.33
<i>Silene</i>	15	11	73.33
<i>Veronica</i>	15	12	80.00
<i>Galium</i>	14	13	92.86
<i>Salix</i>	14	11	78.57
<i>Rumex</i>	13	10	76.92
<i>Dianthus</i>	12	8	66.67
<i>Potamogeton</i>	12	8	66.67
<i>Vicia</i>	12	10	83.33
<i>Campanula</i>	11	7	63.64
<i>Ranunculus</i>	11	7	63.64
<i>Viola</i>	11	9	81.82

АДАПТАЦИЯ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Рассматривая адаптационную активность видов основных экоценотических групп флоры южной части Приволжской возвышенности на антропогенных местообитаниях в целом (табл. 3), можно сделать вывод, что, помимо сорных, наибольший процент проникновения на созданные человеком местообитания характерен для опушечных видов (76.21% от всех видов этой группы во флоре южной части Приволжской возвышенности). Возможно, это объясняется тем, что опушечные виды, произрастая в естественном экотоне, обладают более широким диапазоном экологической толерантности и адаптационной активности на других типах местообитаний (в том числе и антропогенных), чем другие виды естественных экоценотических групп. Среди различных типов антропогенных местообитаний опушечные виды лучше всего представлены в искусственных лесных насаждениях, а хуже всего – в агроценозах.

Хорошую адаптационную активность на антропогенных местообитаниях в целом показывают и степные виды (72.11%), что, в первую очередь, объясняется тем, что степные виды на южной части Приволжской возвышенности находятся в своей зоне и, в связи с этим, также обладают большим запасом экологической толерантности, позволяющим им выносить ухудшение условий обитания при переходе на антропогенные местообитания. Однако интересно то, что среди различных типов антропогенных местообитаний степные виды оказались наиболее адаптационно активными в искусственных лесных насаждениях, хотя можно было бы ожидать, что такие более ксеротермные участки, как урбанизированные территории и некоторые техногенные местообитания, окажутся для них более благоприятными. Вероятно, это можно объяснить тем, что в искусственных лесных насаждениях степные виды во многих случаях остались еще от естественных степных участков, которые полностью не распахивались при посадке древесных культур. Все это поз-

Таблица 3

Адаптационная активность видов основных экоценотических групп исследуемой флоры на антропогенных местообитаниях в целом

Экоценотическая группа	Количество видов		% видов на антропогенных местообитаниях
	Южная часть Приволжской возвышенности	Антропогенные местообитания	
Степные	208	150	72.11
Опушечные	206	157	76.21
Сорные	199	198	99.50
Прибрежно-водные	166	104	62.65
Лесные	164	93	56.71
Луговые	149	73	48.99
Виды песчаных обнажений	71	50	70.42
Виды засоленных местообитаний	68	34	50.00
Виды известняковых обнажений	62	18	29.03
Водные	45	19	42.22
Виды каменистых бескарбонатных обнажений	26	12	46.15
Болотные	15	0	0.0

воляет предположить, что адаптационная активность степных видов на полностью вторичных местообитаниях, на которые они должны заселяться извне, в целом несколько ниже, чем процент, приведенный в табл. 3.

Высоким процентом на антропогенных местообитаниях в целом представлены виды песчаных обнажений (70.42%). Это резко отличает их от видов известняковых обнажений (29.03%) и видов каменистых бескарбонатных обнажений (46.15%). Среди различных типов антропогенных местообитаний упомянутые выше экоценоотические группы наиболее адаптационно активными оказались на техногенных местообитаниях, причем виды известняковых обнажений почти полностью приурочены к меловым карьерам. Наименее благоприятными для этих групп оказались урбанизированные территории и агроценозы, на которых облигатные виды известняковых обнажений отсутствуют полностью. Виды песчаных обнажений слабо представлены в агроценозах, а виды каменистых бескарбонатных обнажений – на урбанизированных территориях. Более высокий процент проникновения видов этих экоценоотических групп в искусственные лесные насаждения, вероятно, объясняется тем, что они, как и степные виды, остались там еще от естественных ценозов. У видов засоленных местообитаний процент проникновения на антропогенные территории также ниже (50.0%), чем у видов флоры в целом. Наиболее благоприятными для них оказались урбанизированные территории, а наименее – искусственные лесные насаждения.

Низкая адаптационная активность на антропогенных местообитаниях в целом отмечается у видов влажных и переувлажненных местообитаний. Болотные виды полностью отсутствуют на местообитаниях, созданных в результате антропогенной деятельности, а для других экоценоотических групп получены следующие показатели: прибрежно-водные виды – 62.65%, (что несколько ниже, чем для флоры в целом), луговые – 48.99%, водные – 42.22%. Интересно, что луговые виды хорошо представлены на урбанизированных территориях, где наиболее благоприятные условия для них складываются на регулярно поливаемых газонах.

Относительно низкая адаптационная активность на антропогенных местообитаниях в целом характерна для лесных видов (56.71%). Несмотря на то, что наиболее благоприятными для лесных видов оказались искусственные лесные насаждения, но и туда процент проникновения у них ниже, чем у опушечных и степных видов. Наименее подходящими для лесных видов оказались техногенные местообитания.

Переходя к анализу доли видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях в целом, среди различных жизненных форм (табл. 4) (по системе К. Раункиера) можно констатировать, что наиболее благоприятными эти местообитания оказались для фанерофитов (84.15% от всех видов этой жизненной формы во флоре южной части Приволжской возвышенности) и терофитов (81.47%). Характерно, что фанерофиты являются самыми устойчивыми биоморфами и в естественных местообитаниях (Березуцкий, 2000) и за последние сто лет из их состава в локальных флорах южной части Приволжской возвышенности не выпал ни один вид. Напротив, за последние десятилетия в исследуемой флоре появилось большое количество адвентивных фанерофитов, которые надолго закрепляются на новой тер-

АДАПТАЦИЯ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

ритории. Все это говорит о том, что данная биоморфологическая группа является самой толерантной по отношению к антропогенному воздействию в целом на южной части Приволжской возвышенности. Вероятно, этот факт следует рассматривать как проявление сходства процессов естественного и антропогенного флорогенеза, так как и при естественном флорогенезе фанерофиты доминируют во флорах в условиях сильного биотического воздействия (например, зона влажных тропиков).

Таблица 4

Адаптационная активность видов различных жизненных форм (по системе К. Раункиера) исследуемой флоры к антропогенным местообитаниям в целом

Жизненная форма	Количество видов		% видов на антропогенных местообитаниях
	Южная часть Приволжской возвышенности	Антропогенные местообитания	
Фанерофиты	82	69	84.15
Хамефиты	50	23	46.00
Гемикриптофиты	643	400	62.21
Криптофиты	318	183	57.56
Терофиты	286	233	81.47

Высокий процент проникновения на антропогенные местообитания терофитов хорошо объясняется тем, что антропогенные территории очень нестабильны и из-за этого неблагоприятны для длительного произрастания на одном месте травянистого вида. В этих условиях преимущество получают те жизненные формы, полный жизненный цикл которых завершается очень быстро. Это хорошо подтверждается тем, что наименее адаптационно активными терофиты оказались на относительно стабильном типе антропогенных местообитаний – в искусственных лесных насаждениях. Очевидно, ежегодному семенному возобновлению видов данной биоморфологической группы в искусственных лесных насаждениях, так же, как и в естественных лесах, препятствует подстилка из опавших листьев.

Самую низкую адаптационную активность на антропогенных местообитаниях в целом имеют хамефиты (46.0%). Эта же группа оказалась наименее адаптационно активной и на каждом отдельном типе антропогенных местообитаний. Возможно, эту особенность можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, среди хамефитов много видов с узкой экологической амплитудой (виды сообществ меловых, песчаных, каменистых бескарбонатных обнажений, засоленных местообитаний), для которых, как отмечалось выше, антропогенные местообитания являются неблагоприятными. Вторая причина, возможно, связана с повышенной механической уязвимостью этих биоморф. Следующая особенность, обращающая на себя внимание, – несколько лучшая адаптационная активность на антропогенных местообитаниях в целом гемикриптофитов (62.21%), чем криптофитов (57.56%). Данная тенденция прослеживается и на отдельных типах антропогенных местообитаний. Возможно, что отчасти это объясняется тем, что на антропогенных территориях наблюдается сильное уплотнение субстрата, что, в первую очередь, неблагоприятно сказывается именно на криптофитах, почки возобновления которых в большинстве случаев находятся в почве.

Распределение видов по жизненным формам по упрощенной системе Казакевича – Серебрякова (табл. 5) позволяет выявить еще несколько тенденций. Среди фанерофитов деревья являются более адапционно активными на антропогенных местообитаниях (93.75%), чем кустарники (78.0%). Среди травянистых видов обращает на себя внимание очень высокая адапционная активность на антропогенных местообитаниях видов, тяготеющих к одно – двулетнему жизненному циклу – 90.00%.

Таблица 5

Адапционная активность видов различных жизненных форм
(по упрощенной системе Казакевича – Серебрякова) исследуемой флоры
на антропогенных местообитаниях в целом

Жизненная форма	Количество видов		% видов на антропогенных местообитаниях
	Южная часть Приволжской воз- вышенности	Антропогенные местообитания	
Деревья	32	30	93.75
Кустарники	50	39	78.00
Кустарнички	3	1	33.33
Полукустарники и полукустар- нички	45	20	44.44
Многолетние травы	884	521	58.94
Двулетние травы	79	64	81.01
Одно – двулетние травы	40	36	90.00
Однолетние травы	246	197	80.08

Процент проникновения на антропогенные местообитания анемофильных и энтомофильных видов практически одинаков (68.47 и 66.04% соответственно). Среди различных типов антропогенных местообитаний анемофильные виды оказались более адапционно активными на техногенных и урбанизированных территориях, чем энтомофильные. А энтомофильные виды – более адапционно активными в искусственных лесных насаждениях и агрофитоценозах. Вероятно, это связано с тем, что на техногенных участках и в городах ограничена возможность биотического опыления.

Многие из 908 видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, встречаются там очень редко и, возможно, сохранились от естественных ценозов. Лишь около 450 видов имеют многочисленные популяции с большим числом особей на одном типе антропогенных местообитаний или стабильно встречаются и являются нередкими сразу в нескольких типах антропогенных местообитаний. Распределение этих антропотолерантных видов по элементам таксономической и типологической структуры дает неожиданные результаты. Процентное соотношение между классами однодольных (около 22%) и двудольных (около 78%) оказывается очень близким к таковому в современной флоре южной части Приволжской возвышенности. Распределение антропотолерантных аборигенных видов по семействам также позволяет констатировать, что по сравнению с общей флорой ис-

АДАПТАЦИЯ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

следованного региона картина принципиально не меняется. Наблюдается лишь сильное снижение роли семейства *Syringaceae* и повышение роли семейств *Rosaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*. Распределение антропотолерантных аборигенных видов по экоценотическим группам выявляет почти полное совпадение с экоценотической структурой флоры региона и отличается лишь значительным снижением роли видов известняковых обнажений. Такое же совпадение наблюдается и в биоморфологических спектрах. Причем при распределении видов на жизненные формы по системе К. Раункиера сходство становится особенно высоким (табл. 6).

Таблица 6

Распределение видов флоры южной части Приволжской возвышенности по жизненным формам (по системе К. Раункиера), %

Жизненная форма	Антропотолерантные виды	Виды флоры в целом
Фанерофиты	5.95	8.70
Хамефиты	3.62	2.68
Гемикриптофиты	46.63	45.53
Криптофиты	23.06	22.99
Терофиты	20.74	20.09

Анализируя эти данные, мы можем говорить о наличии у структуры флоры южной части Приволжской возвышенности буферных свойств, которые обеспечивают сохранение основных ее соотношений даже при потере 2/3 видов в результате антропогенного воздействия. Наибольшее

сходство биоморфологических спектров позволяет предположить, что определяющую роль в этом процессе играют макроклиматические условия, тем более, что именно они остаются неизменными даже при сильном изменении всех прочих условий на антропогенных местообитаниях. Как известно, такой же механизм действует и при естественном аллохтонном флорогенезе, когда при заселении пространств, непосредственно прилегающих к уже заселенной растениями суше (а именно так происходит освоение растениями антропогенных территорий), на первый план выступает роль общеклиматических условий (Голмачев, 1974). Таким образом, полученные данные, очевидно, позволяют говорить о сходстве в этом отношении общих механизмов естественного и антропогенного флорогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно констатировать, что флора южной части Приволжской возвышенности обладает хорошим адаптационным потенциалом по отношению к антропогенному воздействию. Не менее двух третей видов исследованной флоры способны произрастать на антропогенных территориях. В дальнейшем при расширении площади антропогенных местообитаний и при появлении новых их типов число видов, толерантных к антропогенному воздействию, может возрасти. Структура исследованной флоры, очевидно, обладает буферными свойствами по отношению к антропогенному воздействию. Главным фактором, который определяет в данном случае устойчивость структуры флоры, вероятнее всего, являются макроклиматические условия. По мере того, как исследования процессов адаптации флоры к антропогенным местообитаниям в целом будут охватывать территории, расположенные в различных природных зонах и флористических областях, можно

будет выяснить, какие из тенденций, описанных выше, являются специфичными для южной части Приволжской возвышенности или случайными, а какие – носят более общий характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2000. 40 с.

Бурда Р.И. Окультуренные флоры-изоляты как тип антропогенной трансформации аборигенной флоры // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов: Тез. докл. Ставрополь: Кн. изд-во, 1990. С. 13 – 15.

Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наук. думка, 1991. 168 с.

Бурда Р.И. Опыт изучения флор-изолятов при сравнении антропогенно-трансформированных региональных флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд.-ние, 1994. С. 252 – 261.

Бурда Р.И. Критерии адаптации региональной флоры к антропогенному влиянию // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб.: Изд-во С.-Петербург. гос. ун-та, 1998. С. 260 – 272.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М.: Изд-во Моск. пед. гос. ун-та, 2001. 278 с.

Инфантов А.А., Золотухин А.И. Синантропизация флоры малого города (на примере г. Балашова) // Поволж. экол. журн. 2009. № 3. С. 190 – 194.

Конспект флоры Саратовской области / Ред. А.А. Чигуряева. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977 – 1983. Ч. 1. 80 с.; Ч. 2. 88 с.; Ч. 3. 108 с.; Ч. 4. 64 с.

Скворцова И.В., Березуцкий М.А. Флора железнодорожных насыпей южной части Приволжской возвышенности // Поволж. экол. журн. 2008. № 1. С. 55 – 64.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

Хмелев К.Ф. Состояние и перспективы исследования растительных ресурсов Центрального Черноземья // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1987. С. 4 – 9.

Хмелев К.Ф. Проблемы антропогенной трансформации растительного покрова Центрального Черноземья // Состояние и проблемы экосистем Центрального Подонья. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1996. Вып. 6. С. 138 – 143.

УДК 635.926(282.247.413.5)

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ И НИТЧАТЫХ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ НА СУКЦЕССИЮ МИКРОПЕРИФИТОННЫХ СООБЩЕСТВ

С.Н. Быкова, Е.В. Борисовская, Г.А. Виноградов

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

Поступила в редакцию 10.12.08 г.

Влияние некоторых макрофитов и нитчатых зеленых водорослей на сукцессию микроперифитонных сообществ. – Быкова С.Н., Борисовская Е.В., Виноградов Г.А. – В лабораторных экспериментах изучали влияние водных растений (*Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis acicularis*, *Elodea canadensis*, *Leptodictium riparium*, *Mougeotia elegantula*) на сукцессию микроперифитонных сообществ. Показано сходство и отличительные особенности в формировании сообществ обрастаний. Установлена зависимость таксономического разнообразия сообществ от физиологического состояния растений, их прижизненных и появляющихся после отмирания выделений.

Ключевые слова: микроперифитон, водные растения, сукцессия сообществ.

Influence of supreme water vegetation and filamentous seaweed on the succession of microperiphytic communities. – Bykova S.N., Borisovskaya E.V., and Vinogradov G.A. – The effect of some aquatic plants (*Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis acicularis*, *Elodea canadensis*, *Leptodictium riparium*, and *Mougeotia elegantula*) on the succession of microperiphytic communities was studied in laboratory conditions. Both similarity and distinctive features in the formation of periphyton communities are shown. The dependence of the taxonomical diversity of communities on the physiological state of plants, their vital and postmortem excretion has been established.

Key words: microperiphyton, aquatic plants, succession of communities.

ВВЕДЕНИЕ

Водные растения являются одним из ведущих звеньев в гидроэкосистеме и играют большую роль в процессе самоочищения водоемов, регуляции кислородного режима, обмене веществ (Мережко, 1973, 1978; Метейко, 1981 и др.). Степень активности данных процессов зависит от влияния многих внешних факторов: места произрастания, наличия питательных веществ и т.д. Водные растения являются сильным средообразующим фактором. От характера прижизненных (фитонцидных, метаболитных) и посмертных выделений растений, по составу отличающихся от прижизненных, зависит структура сообществ организмов, обитающих в зарослях (Гуревич, 1977, 1978; Гуревич и др., 1977; Жгарева, 2001; Семенченко, 2006). Находясь в любом физиологическом состоянии, растения создают вокруг себя специфичную среду, оказывающую как стимулирующее, так и угнетающее действие на гидробионтов (Метейко, 1981).

В мировой литературе продолжают обращать внимание на недостаточность изучения экологических взаимоотношений между водными организмами (Прота-

сов, 2006). Чаще всего обсуждается вопрос о влиянии растений с известными фитонцидными свойствами на отдельные виды организмов (Гуревич, 1978; Романенко и др., 2005; Семенченко, 2006). В природных водоемах проводятся исследования перифитонных сообществ, субстратом для которых являются сами макрофиты (Воскабович, 2006; Рыбакова, 2006). Ранее не рассматривалось воздействие прибрежных, часто встречающихся водных растений Волжского бассейна *Ceratophyllum demersum* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Elodea canadensis* Michx., *Leptodictium riparium* (Hedw.) Warnst., *Mougeotia elegantula* Witt, выступающих в роли средообразующего фактора, на процесс формирования сообщества.

Микроперифитонное сообщество представляет собой биосистему, состоящую из микроскопических организмов (простейших, водорослей, бактерий) как прикрепленных, так и неприкрепленных, равноценно участвующих в обменных процессах. Благодаря высокой скорости реакции организмов на изменяющиеся условия среды можно проследить изменения таксономического состава в сообществе, в трофической цепи (Константинов, 1972).

Цель данного исследования – изучить особенности формирования микроперифитонных сообществ в присутствии макрофитов, наиболее часто встречающихся в прибрежной зоне рек Волжского бассейна – *C. demersum*, *E. acicularis*, *E. canadensis*, *L. riparium*, *M. elegantula*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась в лабораторных условиях. В качестве материала были отобраны представители: покрытосеменных двудольных – *C. demersum* (роголистник темно-зеленый), покрытосеменных однодольных – *E. acicularis* (ситняк игольчатый), *E. canadensis* (элодея канадская), мхов – *L. riparium* (лептодикциум береговой), низших зеленых водорослей – *M. elegantula* (мужоция изящненькая).

Растения и воду отбирали осенью в прибрежной части одного из каналов, соединенных с Рыбинским водохранилищем при следующих параметрах воды: $t = 11^{\circ}\text{C}$, $\text{O}_2 = 10.2$ мг/л, $\text{pH} = 8.6$, $\text{Na}^+ = 8.4$ мг/л, $\text{K}^+ = 2.13$ мг/л, $\text{Ca}^{++} = 35.2$ мг/л. Растения, разделенные по видовому признаку, весом по ~ 12.5 г были помещены в 3-литровые емкости с природной водой, без грунта. Вода предварительно была пропущена через газ №76, для того чтобы избежать попадания крупных планктонных организмов. В каждую емкость были опущены предметные стекла на пенопластовых поплавках. Температуру воды увеличили до $17 - 19^{\circ}\text{C}$, освещенность приблизили к естественной (макс. – 4000 люкс). Каждый вариант с одним видом растений наблюдали в 3-х повторностях (3 емкости с одинаковым видом растений). Таксономический состав и численность организмов на предметных стеклах определяли с помощью микроскопа БИММ Р-13 методом прямого счета организмов. Для этого отбирали по стеклу из каждой емкости и просматривали 10 полей при увеличении 15×25 . Так же отбирали пробы воды для установления содержания катионов Ca^{++} , K^+ , Na^+ с использованием пламенного фотометра Flahro-4. Измерение содержания основных катионов в воде позволило проследить процессы выделения в воду и поглощения из нее минеральных веществ и таким образом ориентировочно определить функциональное состояние растений (Виноградов и др., 2000). На про-

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ

тяжении эксперимента пробы отбирали 5 раз – на 10-, 20-, 34-, 49-, 76-е сутки. Полученные результаты подвергали статистической обработке.

В задачи исследования входило: наблюдение за изменением минерального состава воды (K^+ , Na^+ , Ca^{++}), определение организмов и установление их численности. Определение организмов проводили с помощью определителей (Определитель..., 1951, 1953; Фауна..., 1984; Водоросли..., 1989; Генкал, 1992; Жуков, 1993).

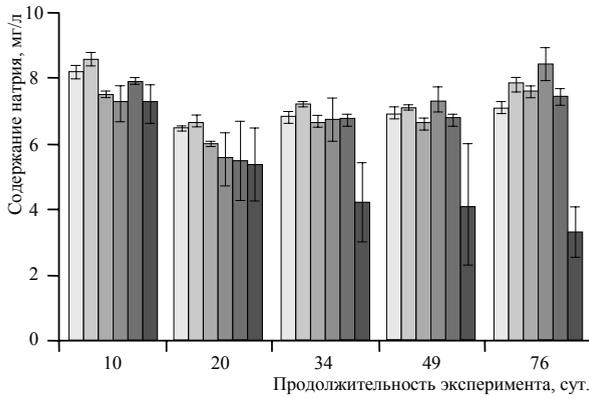
Для более полной характеристики сообществ использовали: индекс разнообразия сообществ Шеннона (1949): $H = -\sum (n_i / N) \log (n_i / N)$ и индекс сравнения сообществ Серенсена (1948): $S = 2C / A + B$, где n_i – показатель численности организмов каждого вида, N – суммарный показатель численности организмов всех видов, C – число видов, общее для обеих проб, A – число видов в пробе A , B – число видов в пробе B (Одум, 1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

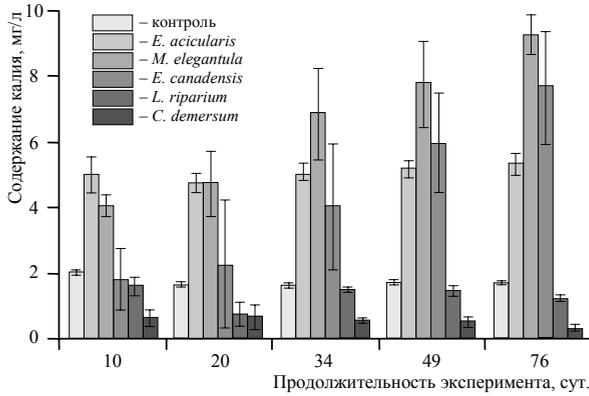
В процессе эксперимента состояние растений изменялось, о чем свидетельствовали вес растений и динамика содержания ионов в воде (рис. 1). Сопоставление данных параметров показало, что минеральный состав косвенно отражает состояние растений. При росте растений концентрация ионов в воде снижается, при гибели – увеличивается. Так, вес *E. acicularis* за время опыта снизился с 12.5 до 2.05 г, т.е. в 6 раз. В начале эксперимента отмечено более высокое, относительно контроля, содержание калия, натрия и кальция в воде этого варианта (см. рис. 1). При дальнейших измерениях концентрация калия не менялась, натрия и кальция – незначительно снизилась. Визуальные наблюдения за состоянием растений показали, что в начале эксперимента произошло резкое отмирание листьев в базальной части, во второй половине эксперимента был зарегистрирован рост побегов. Состояние растений отразилось на формировании микроперифитонных сообществ. В данном варианте не удалось проследить «классическую схему» сукцессии, по которой заселение субстрата организмами происходит в определенной последовательности: бактерии, жгутиконосцы, инфузории, диатомовые, зеленые, синезеленые водоросли и т.д. (Раилкин, 1998). Не отметили также и переход от гетеротрофного типа сукцессии к автотрофному. Сообщество изначально формировалось с преобладанием синезеленых водорослей, особенно *Aphanizomenon flosaquae* L. Ralfs (рис. 2, б).

На основании данных по динамике количества ионов в воде этого варианта в первые 10 сут. можно предположить, что в результате гибели растений повысилось содержание не только ионов калия, натрия и кальция, но и таких биогенов, как азот и фосфор, вызвавших развитие синезеленых водорослей в микроперифитонном сообществе (Строганов, 1964; Smith, 1983). Ввиду этого, общая численность организмов была наибольшей в данном варианте (табл. 1). На 34-е и 49-е сут. в сообществе возросло количество зеленых водорослей *Coleochaete scutata* Vrebbis., *Stigeoclonium* Kütz. Увеличение значений индекса разнообразия сообществ (по Шеннону) во второй половине исследования объясняется усложнением структуры сообществ. В этот же период отметили увеличение сходства микроперифитонных сообществ с контролем по видовому составу.

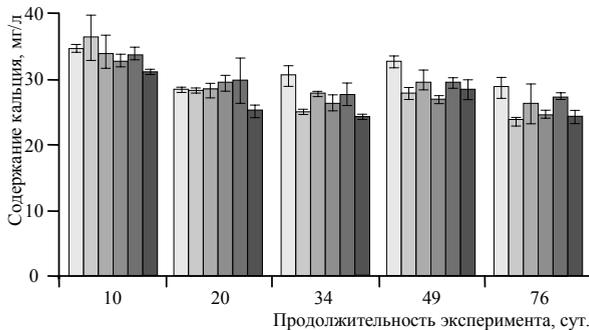
В перифитоне повысилась доля диатомовых водорослей *Cocconeis placentula* Ehr., *Achnanthes exigua* Grun., *A. lanceolata* (Breb.) Grun. *Fragillaria capucina* var.



a



б



в

Рис. 1. Динамика содержания некоторых компонентов ми-нерального состава воды в эксперименте: *a* – натрия, *б* – калия, *в* – кальция

vaucheriae Kütz., *F. construens* f. *venter* (Ehr.) Hust. Доля зеленых и синезеленых водорослей снизилась. На протяжении исследования численность гетеротрофных организмов не превышала 10% (рис. 2). Известно, что выделения синезеленых водорослей оказывают негативное влияние на водных животных (Prescott, 1948). Вероятно, находясь в сообществе в большом количестве (98%), они вполне могли оказать отрицательное влияние на развитие многих гетеротрофных организмов. Всего в сообществах микроперифитона данного варианта был зафиксирован 51 вид растительных и животных организмов. Наибольшее количество видов было среди жгутиконосцев (табл. 2).

Для сравнения механизмов формирования микроперифитонных сообществ была взята зеленая нитчатая водоросль *M. elegantula*, вес которой так же, как и *E. acicularis*, снизился к концу исследования до 2 г. В присутствии этой водоросли содержание калия в воде увеличилось почти в два раза (см. рис. 1, б). Концентрация натрия, изменяясь в течение эксперимента, в итоге стала равной начальной величине (см. рис. 1, а). Содержание кальция в течение эксперимента незначительно снизилось (см. рис. 1, в).

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ

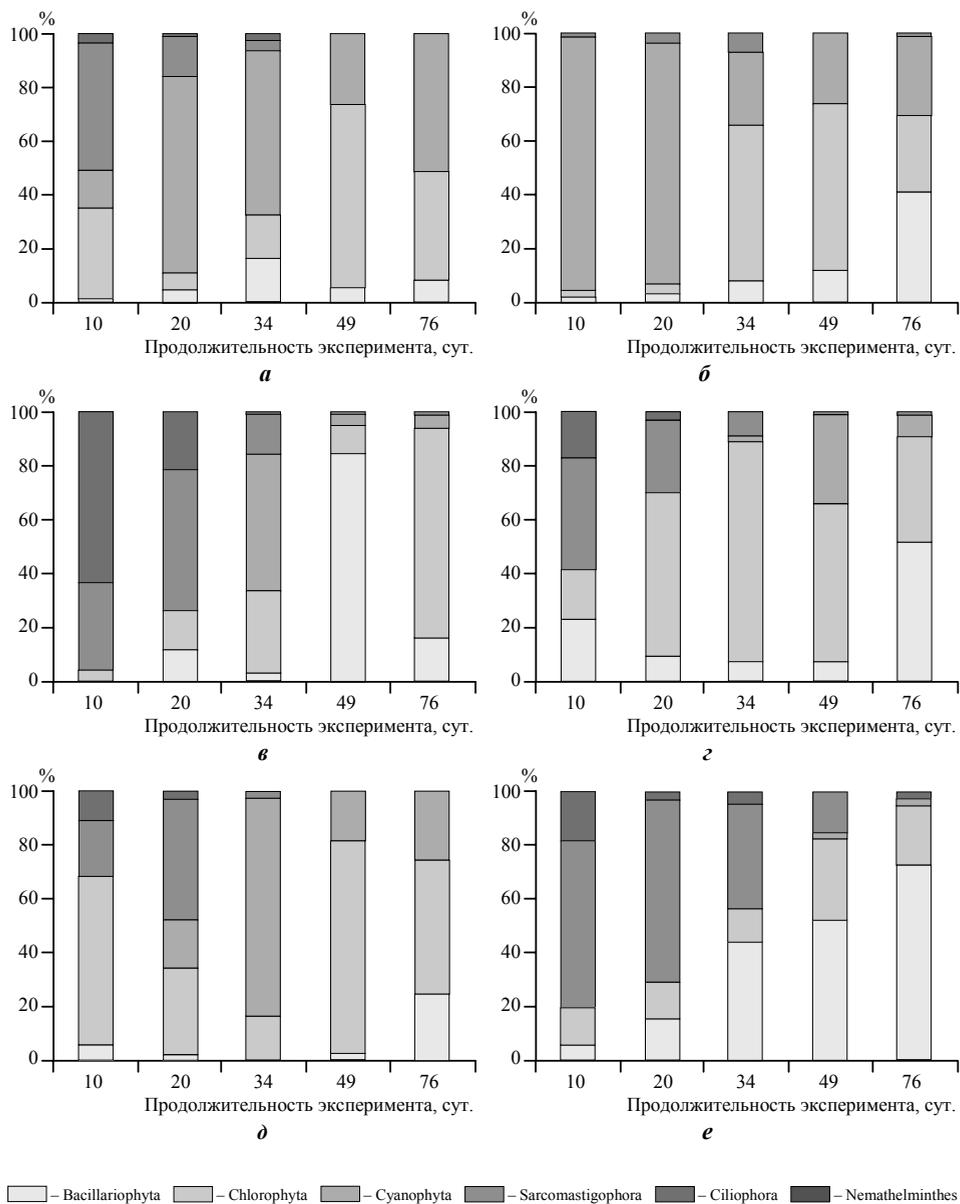


Рис. 2. Динамика соотношения основных групп микроперифитонных организмов по численности: *а* – контроль, *б* – *E. acicularis*, *в* – *M. elegantula*, *г* – *E. canadensis*, *д* – *L. riparium*, *е* – *C. demersum*

Таблица 1

Изменение структурных характеристик микроперифитонных сообществ

Вариант	Продолжительность эксперимента, сут.				
	10	20	34	49	76
Индекс Шеннона, H_N					
Контроль	0.53±0.09	0.57±0.09	0.61±0.04	0.51±0.13	0.34±0.80
<i>M. elegantula</i>	0.43±0.08	0.67±0.16	0.51±0.14	0.52±0.13	0.43±0.17
<i>E. acicularis</i>	0.38±0.13	0.38±0.14	0.52±0.02	0.52±0.06	0.73±0.04
<i>E. canadensis</i>	0.72±0.11	0.74±0.06	0.49±0.07	0.52±0.06	0.49±0.02
<i>L. riparium</i>	0.59±0.10	0.68±0.07	0.48±0.13	0.48±0.04	0.65±0.16
<i>C. demersum</i>	0.54±0.05	0.71±0.17	0.78±0.06	0.65±0.08	0.51±0.08
Индекс сходства Серенсена, S					
<i>M. elegantula</i> и контроль	0.43±0.06	0.41±0.06	0.57±0.07	0.49±0.05	0.45±0.12
<i>E. acicularis</i> и контроль	0.61±0.10	0.42±0.05	0.52±0.10	0.56±0.09	0.53±0.08
<i>E. canadensis</i> и контроль	0.55±0.04	0.68±0.09	0.58±0.04	0.59±0.05	0.61±0.06
<i>L. riparium</i> и контроль	0.67±0.03	0.71±0.12	0.59±0.05	0.61±0.06	0.62±0.11
<i>C. demersum</i> и контроль	0.54±0.08	0.59±0.03	0.58±0.06	0.63±0.05	0.57±0.05
Численность, тыс. экз./см ²					
Контроль	0.10±0.01	0.68±0.30	5.67±2.61	6.32±2.89	13.7±3.1
<i>M. elegantula</i>	1.67±0.14	5.83±0.62	4.19±1.1	2.20±0.86	24.9±2.9
<i>E. acicularis</i>	3.57±1.56	148.4±15.8	131.6±4.7	63.8±26.9	12.2±2.2
<i>E. canadensis</i>	0.15±0.03	1.15±0.31	6.59±1.27	9.75±3.39	11.6±0.9
<i>L. riparium</i>	0.29±0.04	1.86±0.30	48.8±16.3	28.51±6.2	15.6±0.9
<i>C. demersum</i>	0.57±0.07	1.41±0.37	37.4±11.4	2.30±1.33	32.5±1.9

Анализируя данные по изменению минерального состава, у *M. elegantula* не отметили периодов роста в ходе исследования. Характер формирования микроперифитонных сообществ в присутствии этой водоросли отличался от предыдущего варианта. В начале исследования в сообществе преобладали инфузории рода *Vorticella* sp. Ehrenberg, 1838 и прикрепленные жгутиконосцы *Codonosiga botrytis* (Ehrenberg) Kent, 1880, что говорит о наличии хорошей питательной базы для них: бактерий, мелких жгутиконосцев (Фауна..., 1984) (см. рис. 2, в). При следующих двух измерениях количество инфузорий снизилось, среди жгутиконосцев вид *C. botrytis* продолжал доминировать. Период, во время которого происходило снижение количества доминирующих организмов, являлся периодом повышения разнообразия сообществ. На 20-е сут. значения индекса Шеннона были наиболее высокими (см. табл. 1). К середине исследования в сообществе преобладали жгутиконосцы – *C. botrytis*, зеленые водоросли – *Stigeoclonium* sp. Kütz., синезеленые – *Oscillatoria* sp. Vauch. К 49-м сут. основную часть сообщества составляли диатомовые водоросли *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Achnanthes lanceolata* (Breb.) Grun., в конце исследования – зеленые водоросли *M. elegantula*. Увеличение количества *M. elegantula* в обрастаниях произошло в результате заселения из воды. Не исключено, что конкурентные отношения за субстрат привели к сокращению других организмов. На протяжении эксперимента выраженной тенденции роста численности, как в контроле, не было (см. табл. 1). Количество автотрофных организмов находилось в обратной зависимости от количества гетеротрофов: при снижении численности животных происходило увеличение количества водорослей. Общее обилие организмов значительно увеличилось в конце исследования

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ

(24.9±2.9 тыс. экз. / см²). В сообществе было отмечено 49 видов организмов, большинство из них – жгутиконосцы. В процессе формирования микроперифитонных сообществ, в присутствии *M. elegantula*, степень сходства таксономического состава с контролем на разных этапах исследования была низкой (см. табл. 1).

Таблица 2

Видовой состав микроперифитона в контроле и в вариантах с макрофитами

Вариант	Контроль					<i>Leptodictium riparium</i>					<i>Ceratophyllum demersum</i>					<i>Eleocharis acicularis</i>					<i>Elodea canadensis</i>					<i>Mougeotia elegantula</i>						
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31		
<i>Achnanthes exigua</i> Grun	+	+	+	+							+	+	+	+							+	+	+	+						+	+	
<i>A. lanceolata</i> (Breb.) Grun			+	+							+	+									+	+								+	+	
<i>Asterionella formosa</i> Hass											+																					
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg			+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Cymbella silesiaca</i> Bleisch																															+	
<i>Fragillaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> Kütz.	+	+	+			+	+	+	+		+	+	+								+	+	+						+	+	+	
<i>F. construens</i> f. <i>venter</i> (Ehr.) Hust				+		+	+				+	+	+								+	+									+	
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Horn.) Breb. var. <i>olivaceum</i>										+																					+	+
<i>Navicula pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+							+	+				+	+	+
<i>N. viridula</i> (Kütz.) Ehr. var. <i>viridula</i>	+	+	+			+	+				+		+							+						+					+	+
<i>N. tripunctata</i> (O.F. Müll.) Bory	+	+				+	+				+	+	+							+	+					+				+	+	
<i>Nitzschia acula</i> Hantzsch									+						+																	
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i>	+	+				+	+				+		+																			
<i>S. acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>			+	+																												
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.																				+												
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs			+											+																		
<i>Closterium moniliferum</i> (Bory) Ehr. var. <i>moniliferum</i>				+																+					+							
<i>Coleochaete scutata</i> Brebisson	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
<i>Hormidium</i> sp. Klebs			+				+																		+						+	
<i>Mougeotia</i> sp. Agardh												+															+		+	+	+	
<i>Oedogonium</i> sp. Link										+					+																	
<i>Oocystis marssonii</i> Lemm.				+						+					+					+	+									+		
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. var. <i>quadricauda</i> f. <i>quadricauda</i>	+	+	+	+											+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acuminatus</i>	+	+	+												+					+					+							
<i>Stigeoclonium</i> sp. Kütz	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Anabaena planctonica</i> Brunnin	+	+	+	+		+			+					+						+											+	
<i>A. spiroides</i> Kleb. f. <i>spiroides</i>			+																													
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> L. Ralfs	+	+	+	+		+	+	+					+			+	+	+	+	+					+	+			+			

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz Emend. Elenk.				+	+		+	+				+	+					+				+								
<i>M. wesenbergii</i> Kom.		+	+	+			+	+					+					+					+							
<i>Oscillatoria</i> sp. Vauch	+	+	+	+	+			+	+	+										+				+	+			+	+	+
<i>Phormidium mucicola</i> Hub.-Pest et Naum.					+						+					+		+		+			+	+					+	+
<i>Amoeba</i> sp. Bory de St. Vincent		+	+								+	+										+	+							
<i>Anisonema acinus</i> Dujardin				+	+	+	+	+	+	+		+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. ovate</i> Klebs, 1893		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arcella</i> sp. Ehrenberg													+						+	+			+						+	
<i>Astasia curvata</i> Klebs																					+			+					+	
<i>Bodo saltans</i> Ehrenberg	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. repens</i> Klebs		+	+				+	+	+	+			+		+					+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. minimus</i> Klebs	+	+					+						+	+	+			+					+	+				+	+	+
<i>Bodomorpha reniformis</i> Zhukov												+	+				+													
<i>Cercomonas acutus</i> Skuja	+	+					+	+	+		+	+	+			+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. ovatus</i> (Klebs) Lemm.	+	+	+				+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ciliophrys</i> Cienkowski	+	+	+	+	+									+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyatomonas fruncata</i> (Fres.) Fisch	+						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Codonosiga botrytis</i> (Ehrenberg) Kent	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. furcata</i> Kent		+	+									+	+	+						+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Chilomonas acuta</i> Schiller	+		+				+	+	+				+				+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Desmarella irregularis</i> Stokes							+	+	+				+	+			+	+										+	+	+
<i>Kentrosiga thienemanni</i> Schiller									+	+																+			+	+
<i>Monas</i> sp. (Muller) Stein						+							+																	
<i>Monosiga ovata</i> Kent		+																											+	
<i>Petalomonas pusilla</i> Skuja	+	+	+				+	+						+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. angusta</i> (Klebs) Lemm.	+	+	+				+	+									+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Salpingoeca</i> sp. Clark			+	+			+	+					+				+					+	+					+		
<i>Stentor polymorphus</i> Müller																+														
<i>Tetramitus</i> sp. Perty																											+			
<i>Aspidiska sulcata</i> Kahl							+	+	+	+	+	+	+						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. lynceus</i> Ehrenberg							+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chilodonella uncinata</i> Ehrenberg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Claucoma</i> Ehrenberg		+														+										+				
<i>Colpidium</i> sp. Stein						+						+									+									
<i>Colpoda cucullus</i> Muller						+																								
<i>Euplotes aediculatus</i> Pierson		+	+	+			+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemiophrys procera</i> Penard										+		+						+			+		+							
<i>Litonotus lamella</i> Schewiakoff		+					+					+	+				+						+							
<i>Oxitricha fallax</i> Stein			+					+								+	+									+				
<i>Stylonichya pustulata</i> Ehrenberg							+																			+				
<i>Tachysoma pellionella</i> Müller et Stein	+	+	+				+	+	+			+					+						+		+					
<i>Vorticella</i> sp. Ehrenberg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Philodina acuticornis</i> Murray		+										+														+				
<i>P. citrine</i> Ehrenberg			+	+			+					+	+			+	+	+							+	+				

Примечание. Измерения 1, 2, 3, 4, 5 равны соответственно 10, 20, 34, 49, 76 суткам.

Существенные изменения в формировании микроперифитонных сообществ в вариантах с *M. elegantula* и *E. acicularis*, вероятно, связаны с изменением химического состава воды. По-видимому, выделяемые *M. elegantula* и *E. acicularis* вещества в процессе разложения отличались по своему составу. Поступая в воду, они или образуемые ими в результате химических реакций новые соединения вызвали изменения в построении связей между организмами внутри сообщества. Выделения *E. acicularis* активизировали развитие синезеленых водорослей, что привело к снижению гетеротрофных организмов. Выделения *M. elegantula* менее специфичны: его влияние отразилось в усилении гетеротрофного звена на начальном этапе сукцессии с последующим переходом сообщества к автотрофному типу.

E. acicularis и *M. elegantula* относятся к разным систематическим группам и имеют различную структуру. *M. elegantula* представляет собой нити, состоящие из одного слоя клеток, *E. acicularis* – сосудистое растение, состоящее из стеблей, собранных в пучок. Возможно, процесс разложения отмерших частей происходил гораздо быстрее у *M. elegantula*, что способствовало развитию в перифитонном сообществе микроорганизмов, являющихся пищей для простейших на начальном этапе исследования (Абакумов, Тальских, 1985; Быкова, 2007). Ранее В.М. Кудрявцевым с соавторами (1980) было показана зависимость численности и разнообразия бактерий от скорости разложения различных компонентов растительных тканей.

E. canadensis и *L. riparium* в исследовании представляли другую категорию растений, вес которых снизился с 12.5 до 6 г. К середине опыта прекратилось отмирание листьев в базальной части *E. canadensis*. При исследовании минерального состава воды отметили четко выраженную тенденцию увеличения содержания калия (см. рис. 1, б). Содержание натрия увеличилось к концу исследования (см. рис. 1, а). Содержание кальция в ходе опыта плавно снижалось (см. рис. 1, в). Для *E. canadensis* характерно свойство карбонатообразования на листьях и других частях растения, ввиду чего, возможно, и происходило понижение кальция в воде (Любимова, 1977). В варианте с *E. canadensis* в начале эксперимента численность гетеротрофов составляла более 50% микроперифитонного сообщества (см. рис. 2, з). Особенно преобладали *Codonosiga botrytis*, *Codonosiga furcata* Kent, 1880, *Cyatomonas fruncata* (Fres.) Fisch, 1874. При последующих измерениях значительно увеличилось количество зеленых водорослей. Доминирующими среди них оказались *Coleochaete scutata* Vrebbison, *Stigeoclonium* sp. Средняя численность гетеротрофов снижалась, несмотря на большое количество видов в сообществе (см. табл. 1, 2). К концу эксперимента образовалась доминирующая группа водорослей, состоящая из зеленых – *Stigeoclonium* sp., диатомовых – *Cocconeis placentula*, *Achnanthes exigua* Grun., *Navicula pupula* Kütz, синезеленых – *Oscillatoria* sp., *Phormidium mucicola* Hub.-Pest et Naum. С образованием доминирующего комплекса показатели индекса Шеннона снизились (см. табл. 1). Постепенное увеличение количества водорослей в сообществе отразилось на увеличении общей численности клеток организмов. Оценив сходство микроперифитонных сообществ этого варианта с контролем по значениям индекса Серенсена, отметили наибольшее сходство на 20-е сут. и в конце исследования (см. табл. 1). Отличительной чертой обрастаний варианта с

E. canadensis было низкое количество синезеленых водорослей по отношению к другим группам организмов на протяжении 34-х сут. исследования (менее 3%). Растение *E. canadensis* в природе играет ведущую роль в процессах очищения водоемов от биогенов и взвесей, выделяясь по своим свойствам от других прибрежных макрофитов (Мережко, 1978). Можно предположить, что, несмотря на отмирание базальных частей растений, поглощение биогенов *E. canadensis* продолжалось, в результате чего развитие синезеленых водорослей, чувствительных к биогенному содержанию, снизилось.

В варианте с *L. riparium* содержание калия и натрия, как и в контроле, было примерно одинаково и изменилось незначительно (см. рис. 1, а, б). Содержание кальция к концу исследования снизилось (см. рис. 1, в). К концу исследования отметили слабый верхушечный рост макрофитов. В варианте с *L. riparium* сообщества микроперифитона в начале исследования развивались с преобладанием зеленых водорослей – *Coleochaete scutata*, *Stigeoclonium* sp., небольшую часть (30%) составляли гетеротрофы – *Codonosiga botrytis*. К 20-м сут. количество клеток *C. botrytis* увеличилось, стала заметной доля синезеленых водорослей – *Anabaena scheremetievi* Elenk. f. *scheremetievi*. С 34-х сут. в сообществе доминировали синезеленые водоросли рода *Aphanizomenon* и *Oscillatoria*. Именно в этот период отмечено наивысшее число организмов в сообществе (см. табл. 1). К концу эксперимента стали преобладать зеленые водоросли – *Coleochaete scutata*, *Stigeoclonium* sp. и увеличилась доля диатомовых водорослей, особенно численность *Navicula pupula* (см. рис. 2, д). Показатели индекса разнообразия были максимальными на 20-е и 72-е сут. (см. табл. 1). Количество видов в сообществах микроперифитона не превышало 50 (см. табл. 2). Богаче всего была фауна жгутиконосцев. К сожалению, отсутствуют литературные данные относительно влияния выделений этого растения на какие-либо организмы. Однако исследование показало, что в сообществе количество синезеленых водорослей снижалось в период поглощения питательных веществ растениями. Характер формирования микроперифитонных сообществ в варианте с *L. riparium* имеет большое сходство с контролем по таксономическому составу (см. табл. 1).

При сравнении влияний *E. canadensis* и *L. riparium* (растений, одинаково снизивших свою массу) на формирование микроперифитона активность развития зеленых водорослей в опыте с *E. canadensis* намного выше. Между контролем и вариантами с *L. riparium* и *E. canadensis* отметили наибольшее сходство состава микроперифитонных сообществ (см. табл. 1).

К третьей группе растений в исследовании отнесли *C. demersum*. Масса макрофитов этого вида увеличилась с 12.5 до 19.0 г. Присутствие *C. demersum* вызвало снижение натрия и калия в воде (см. рис. 1, а, б). Концентрация этих ионов в воде была минимальной по сравнению с другими вариантами. Содержание кальция уменьшилось к 34-м сут., затем незначительно увеличилось и во второй половине эксперимента снизилось (см. рис. 1, в). В микроперифитонных сообществах до середины эксперимента в сообществе преобладали жгутиконосцы (см. рис. 2, е). Наиболее активно развивались *Codonosiga botrytis*, *Cercomonas ovatus* (Klebs) Lemmermann, 1910, *Anisonema acinus* Dujardin, 1841. На фоне постепенного уменьше-

ния гетеротрофного звена происходило увеличение автотрофов с преобладанием диатомовых водорослей – *Achnanthes lanceolata*, *Fragillaria capucina* var. *vaucheriae* Kütz., *F. construens* f. *venter* (Ehr.) Hust – на 34-е сут., *Navicula viridula* (Kütz.) Ehr. var. *viridula* – на 49-е сут., *Achnanthes lanceolata* – на 72-е сут. В период перехода от гетеротрофного типа сукцессии к автотрофному на 34-е сут. значения индекса разнообразия Шеннона и численности организмов были максимальными (см. табл. 1). Индекс сходства сообществ микроперифитона между контролем и вариантом с *C. demersum* на протяжении эксперимента незначительно возрос. В сообществах отметили 52 вида организмов (см. табл. 2).

В присутствии *C. demersum* формирование микроперифитонных сообществ, так же, как и в предыдущих вариантах, было сопряжено с изменением состояния растений. Низкие концентрации калия, натрия в воде косвенно свидетельствуют о пониженном содержании и биогенных элементов, т.е. об олиготрофности условий. Подтверждением этого служит доминирование жгутиконосцев в сообществах, что в природных водоемах является признаком олиготрофии (Золотарев, 2003). В то же время слабое развитие синезеленых водорослей в этом варианте могло быть вызвано как пониженным содержанием биогенных элементов, так и ингибирующим действием *C. demersum* в отношении этой группы водорослей, что было показано ранее (Коган, Крайнюкова, 1977).

В отношении присутствия синезеленых водорослей в воде исследователи считают, что на их развитие ингибирующее действие оказывают фенольные соединения, которые выделяют все высшие водные растения при жизни и определенное время после смерти (Сакевич, Усенко, 2003; Романенко и др., 2005; Усенко, Сакевич, 2005). Разница заключается в количестве данных соединений. Используя эту гипотезу для проведенного исследования, можно предположить, что количество выделяемых фенольных соединений снижается по направлению – *C. demersum*, *E. canadensis*, *M. elegantula*, *L. riparium*, *E. acicularis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало большое значение макрофитов как важного фактора, регулирующего сукцессию микроперифитонных сообществ. Сообщества микроперифитона четко реагируют на изменение условий среды и отвечают изменением структуры. Увеличение разнообразия происходит в нескольких случаях: 1) в период перехода от гетеротрофного типа сукцессии к автотрофному (особенно вариант с *C. demersum*); 2) в период закончившегося разложения и начала роста растений (вариант с *E. acicularis*, *M. elegantula*) или, наоборот, в период постепенного отмирания частей растений (вариант с *E. canadensis*, *L. riparium*). Максимальная численность организмов достигается чаще всего в период образования доминирующих групп, и особенно при развитии зеленых и синезеленых водорослей. Количество видов в присутствии различных растений сопоставимо, при этом фауна жгутиконосцев в сообществах наиболее богата по сравнению с водорослями.

Анализ механизмов сукцессии микроперифитонных сообществ позволяет прогнозировать возможный ход формирования сообществ микроперифитона в присутствии изученных прибрежных растений.

Данное исследование может представлять интерес в области изучения богатства пищевых ресурсов для высших звеньев трофической цепи в отдельные моменты вегетационного периода *Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis acicularis*, *Elo-dea canadensis*, *Leptodictium riparium* и *Mougeotia elegantula*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумов В.А., Тальских В.Н. Закономерности изменения перифитонных сообществ в условиях загрязнения природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1985. Т. 8. С. 44 – 59.

Быкова С.Н. Микроперифитон бобровых прудов // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 240 – 248.

Виноградов Г.А., Борисовская Е.В., Лапиров А.Г. Особенности обмена ионов кальция и магния у некоторых водных растений различных систематических групп // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, №2. С. 163 – 172.

Водоросли: Справочник. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.

Воскабович Н.Н. Видовой состав коловраток, ассоциированных с макрофитами // Биол. внутр. вод. 2006. № 4. С. 47 – 52.

Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 128 с.

Гуревич Ф.А. Роль фитонцидов водных и прибрежных растений во внутренних водоемах // Биологические исследования в вузах Красноярского края. Красноярск: Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 1977. С. 50 – 51.

Гуревич Ф.А. Роль фитонцидов во внутренних водоемах // Водные ресурсы. 1978. № 2. С. 133 – 142.

Гуревич Ф.А., Ястребова О.Л. Фитонцидные свойства высших водных и прибрежных растений // Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1977. С. 109 – 111.

Жгарева Н.Н. Биоразнообразие фауны макробеспозвоночных зарослей макрофитов и оценка качества среды // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. Междунар. науч. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2001. С. 82.

Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика) / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Рыбинск, 1993. 160 с.

Золотарев В.А. Сукцессии микроперифитона, связанные с изменением трофических условий в водоемах // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы Междунар. конф. / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2003. С. 43 – 44.

Коган Ш.И., Крайнюкова А.Н. Роголистник – ингибитор синезеленых водорослей в водоемах // Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1977. С. 113 – 115.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1972. 472 с.

Кудрявцев В.М., Еришов Ю.В. Динамика численности микроорганизмов при разложении макрофитов // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 4. С. 20 – 25.

Любимова С.А. О роли макрофитов в миграции некоторых микроэлементов в водоеме // Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям / Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1977. С. 121 – 122.

Мережко А.И. Роль высших водных растений в самоочищении водоемов // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 4. С. 118 – 126.

Мережко А.И. Высшие водные растения и их значение для формирования качества воды // Проблемы экологии и альгологии. Киев: Наук. думка, 1978. С. 213 – 224.

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ

- Метейко Т.Я.* Метаболиты высших водных растений и их роль в биоценозах // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 4. С. 3 – 14.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Определитель низших растений. Водоросли: В 2 т. М.: Сов. наука, 1953. Т. 1. 396 с.; Т. 2. 312 с.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1951. Вып. 4. 619 с.
- Протасов А.А.* О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13, № 1. С. 97 – 103.
- Раилкин А.И.* Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во С.-Петерб. гос. ун-та, 1998. 267 с.
- Романенко В.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М.* Метаболические механизмы взаимодействия высших водных растений и синезеленых водорослей – возбудителей «цветения» воды // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41, № 3. С. 45 – 57.
- Рыбакова И.В.* Микрофлора перифитона макрофитов Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2006. № 2. С. 13 – 18.
- Сакевич А.И., Усенко О.М.* Экзометаболиты водных макрофитов фенольной природы и их влияние на жизнедеятельность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39, № 3. С. 36 – 44.
- Семенченко В.П.* Роль макрофитов в изменчивости структуры сообщества зоопланктона в литоральной зоне мелководных озер // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 89 – 96.
- Строганов Н.С.* Взаимоотношения синезеленых водорослей с другими водными организмами // Биология синезеленых водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1964. С. 80 – 98.
- Усенко О.М., Сакевич А.И.* Аллелопатическое влияние высших водных растений на функциональную активность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41, № 1. С. 55 – 67.
- Фауна азотенков. Атлас / Под ред. Л.А. Кутиковой. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 264 с.
- Prescott G.W.* Objectionable algae with special reference to the killing of fish and other animals // Hydrobiologia. 1948. № 1. P. 1 – 13.
- Smith V.H.* Low nitrogen to phosphorus favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton // Science. 1983. Vol. 225. P. 669 – 671.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (КЛАСС CENTROPHYCEAE) В ФИТОПЛАНКТОНЕ КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

С.И. Генкал¹, А.Г. Охупкин²

¹ *Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.jaroslavl.ru*

² *Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Россия, 603600, Н. Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: okhapkin@bio.unn.ru*

Поступила в редакцию 28.04.09 г.

Диатомовые водоросли (класс Centrophyceae) в фитопланктоне Камских водохранилищ. – Генкал С.И., Охупкин А.Г. – По результатам изучения фитопланктона Нижнекамского и Воткинского водохранилищ выявлен видовой состав диатомовых водорослей класса Centrophyceae. В Нижнекамском впервые зафиксировано 20 видов и разновидностей из 8-ми родов (*Aulacoseira* Thwaites, *Cyclostephanos* Round, *Cyclotella* (Kützing), *Discostella* Houk et Klee, *Melosira* Agardh, *Skeletonema* Greville, *Stephanodiscus* Ehrenberg, *Thalassiosira* Cleve). В Воткинском водохранилище обнаружено 15 таксонов центрических диатомовых водорослей, из них 9 новых для флоры этого водоема, в том числе представители новых родов *Cyclostephanos* и *Thalassiosira*. С учетом проведенной ревизии в этом водохранилище зафиксировано 19 видов из 9-ти родов: *Aulacoseira*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella*, *Discostella*, *Melosira*, *Puncticulata* Håkansson, *Skeletonema*, *Stephanodiscus*, *Thalassiosira*.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, фитопланктон, р. Кама, Нижнекамское и Воткинское водохранилища.

Diatoms (Centrophyceae) in the Kama reservoir phytoplankton. – Genkal S.I. and Okhapkin A.G. – On the basis of the results of our phytoplankton survey in the Lower-Kama and Votkinsk reservoirs, the species composition of diatoms (class Centrophyceae) has been determined. In the Lower-Kama reservoir, 20 species and varieties belonging to 8 genera (*Aulacoseira* Thwaites, *Cyclostephanos* Round, *Cyclotella* (Kützing), *Discostella* Houk et Klee, *Melosira* Agardh, *Skeletonema* Greville, *Stephanodiscus* Ehrenberg, and *Thalassiosira* Cleve) were recorded for the first time. In the Votkinsk reservoir, 15 taxa of centric diatoms were found, of which 9 were new for the reservoir's flora, including representatives of the new genera *Cyclostephanos* and *Thalassiosira*. In view of our survey, 19 species from 9 genera (*Aulacoseira*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella*, *Discostella*, *Melosira*, *Puncticulata* Håkansson, *Skeletonema*, *Stephanodiscus*, and *Thalassiosira*) were recorded in the reservoir.

Key words: diatoms, phytoplankton, Kama River, Lower-Kama and Votkinsk reservoirs.

ВВЕДЕНИЕ

Литература по фитопланктону и, в частности, центрическим диатомовым водорослям камских водохранилищ (Нижнекамское, Воткинское) немногочисленны. Уже первые исследователи фитопланктона р. Камы (Шляпина, 1927; Штина, 1941) в качестве характерной черты отмечали преимущественное развитие диатомовых водорослей с превалированием среди центрических главным образом *Melosira italica* (Ehrenberg) Kützing, 1844 и *M. granulata* (Ehrenberg) Ralfs, 1861. После обра-

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (КЛАСС CENTROPHYCEAE)

звания Куйбышевского и Камского водохранилищ при том же видовом составе общая численность диатомей заметно увеличилась (Уломский, 1963). Характеризуя состав и структуру планктонных альгоценозов реки от впадения р. Вишеры до пос. Камское Устье в летнюю межень 1975 г., Г.В. Кузьмин и А.Г. Охапкин (1977) отмечают, что центрические диатомовые – это преобладающая в планктоне группа водорослей. В нижнем течении реки (район будущего Нижнекамского водохранилища) в составе доминирующих видов обнаружены *M. granulata*, *M. ambigua* (Grunow) O. Müller, 1904, *Coscinodiscus lacustris* Grunow, 1880. Среди преобладающих форм альгоценозов Воткинского водохранилища отмечены те же виды рода *Melosira*, что и ниже по течению, в совокупности со *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* Grunow, 1880, а Камского – кроме них *M. italica* и *C. lacustris*.

В первые годы после заполнения Нижнекамского водохранилища по результатам исследований, проведенных в августе 1980 и 1981 гг., установлено, что центрические диатомеи прочно закрепились в составе доминантов летнего планктона. Из них в 1980 г. преобладали *M. granulata*, *M. italica*, *M. ambigua* и *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge, 1928, в 1981 г. – *M. granulata* и различные виды рода *Stephanodiscus* (Охапкин, 1981, 1986; Охапкин, Ребяткина, 1983). В целом по данным световой микроскопии в 1980 – 1981 гг. отмечено 18 видов, разновидностей и форм центрических диатомовых, из них *Melosira* – 9 видов, разновидностей и форм, *Stephanodiscus* – 5, *Coscinodiscus*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella* и *Skeletonema* – по 1.

По результатам изучения фитопланктона, собранного с 13 августа по 16 сентября 1990 г., выявлено 29 таксонов Bacillariophyta (52% от общего числа), причем в комплексе доминирующих видов отмечены *Melosira granulata* (Шкундина, Насырова, 2004), но полные сведения по видовому составу в этой работе отсутствуют. По Воткинскому водохранилищу имеется более полная информация. В монографии по этому водохранилищу (Биология..., 1988) приводятся данные за 1975 – 1982 гг. по видовому составу и сезонной динамике фитопланктона. Обнаружено 88 таксонов Bacillariophyta, в составе доминирующих комплексов отмечены – *M. italica*, *M. distans* (Ehrenberg) Simonsen, 1979, *M. islandica* (O. Müller) Simonsen, 1979, *M. granulata*, *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, 1880, *S. binderanus* (Kützing) Krieger, 1927, *Cyclotella meneghiniana* Kützing, 1844. В списке видов Воткинского водохранилища из центрических диатомовых водорослей отмечено 20 таксонов: *Melosira varians* Agardh, 1827, *M. islandica*, *M. islandica* subsp. *helvetica* O. Müller, 1906, *M. distans*, *M. undulata* (Ehrenberg) Kützing, 1844, *M. granulata*, *M. granulata* var. *angustissima* (Ehrenberg) O. Müller, 1899, *M. italica*, *M. italica* var. *tenuissima* (Grunow) O. Müller, 1906, *M. italica* subsp. *subarctica* (O. Müller) Simonsen, 1979, *M. italica* var. *italica* f. *curvata* Pantocsek, 1951, *Cyclotella kuetzingiana* Thwaites, 1848, *C. meneghiniana*, *C. comta* (Ehrenberg) Kützing, 1849, *C. bodanica* Eulenstein, 1878, *C. stelligera* Cleve et Grunow, 1882, *Stephanodiscus astraea* (Ehrenberg) Grunow, 1880, *S. hantzschii*, *S. binderanus*, *Skeletonema subsalsum* (Биология..., 1988). В последующих публикациях отмечено, что диатомовые в фитопланктоне (материалы 1981 – 1982 гг.) по биомассе составляли 92 – 97% и в качестве доминантов указаны *Melosira italica*, *Cyclotella meneghiniana* (Третьякова, 1989). В работе П.Г. Беляевой (2005) по результатам исследования планктона и перифитона мелководной зоны

Воткинского водохранилища (весна – лето 2003 г.) выявлены 57 таксонов Bacillariophyta и к массовым центрическим диатомовым водорослям отнесены – *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen, 1979, и *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen, 1979. Отмечено, что основу биомассы перифитона также создают диатомовые водоросли (50 – 90%). Таким образом, имеющиеся литературные данные характеризуют состав центрических диатомовых р. Камы и ее водохранилищ лишь с позиций светооптических методов и с современных позиций не могут считаться удовлетворительными.

Цель исследования: на основе изучения собственных материалов по Нижнекамскому и Воткинскому водохранилищам с помощью электронной микроскопии выявить видовой состав центрических диатомовых водорослей этих водоемов и уточнить систематическое положение отдельных таксонов на базе современных представлений по систематике класса Centrophyceae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили пробы фитопланктона, собранные в августе 1980 г. на Нижнекамском (у пос. Камбарки, г. Сарапул) и Воткинском (у г. Чайковского) водохранилищах. Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25S).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Электронно-микроскопическое изучение материалов по фитопланктону с помощью сканирующей электронной микроскопии выявило 20 представителей Centrophyceae. Их краткие описания и оригинальные микрофотографии приведены ниже.

*Aulacoseira ambigua** (Grunow) Simonsen, 1979 (рис. 1, 1, 2). Створки диам. 7.3 – 24.4 мкм, выс. 6.8 – 22.2 мкм, рядов ареол 8 – 14 в 10 мкм, ареол в 10 мкм ряда 10 – 17.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища (доминирующий вид).

Aulacoseira granulata (Ehrenberg) Simonsen, 1879 (рис. 1, 3, 4). Створки диам. 5.7 – 22.8 мкм, выс. 20 – 26.6 мкм, рядов ареол в 10 мкм 6 – 12, ареол в 10 мкм ряда 7 – 12.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища (доминирующий вид).

Aulacoseira subarctica (O. Müller) Haworth, 1988 (рис. 1, 5). Створки диам. 5.4 – 14.2 мкм, выс. 3.2 – 7.1 мкм, рядов ареол в 10 мкм 12, ареол в 10 мкм ряда 16 – 20.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

*Cyclostephanos dubius** (Fricke) Round, 1982 (рис. 1, 6 – 8). Створки диам. 8.2 – 31 мкм, штрихов 8 – 12 в 10 мкм.

Нижнекамское (в значительном количестве у г. Сарапул), Воткинское водохранилища.

*Cyclotella atomus** Hustedt var. *atomus*, 1937 (рис. 1, 9, 10). Створки диам. 8.2 – 9.5 мкм, штрихов 10 – 12 в 10 мкм.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

* Новый для флоры Воткинского водохранилища.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (КЛАСС CENTROPHYCEAE)

Cyclotella atomus var. *gracillis** Genkal et Kiss, 1993 (рис. 2, 1). Створки диам. 7.6 – 9.4 мкм, штрихов 13 – 14 в 10 мкм.

Нижекамское водохранилище.

Cyclotella meneghiniana Kützing, 1844 (рис. 2, 2, 3). Створки диам. 15.7 – 37 мкм, штрихов 6 – 7 в 10 мкм.

Нижекамское, Воткинское водохранилища.

*Discostella pseudostelligera** (Hustedt) Houk et Klee, 2004 (рис. 2, 4, 5). Створки диам. 4.9 – 9.1 мкм, штрихов 25 в 10 мкм.

Нижекамское (в значительном количестве у г. Сарапул), Воткинское водохранилища.

Discostella stelligera (Cleve et Grunow) Houk et Klee, 2004 (рис. 2, 6). Створка диам. 12.7 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Нижекамское водохранилище.

Melosira varians Agardh, 1827 (рис. 2, 7). Створки диам. 20 – 26.6 мкм, выс. 12.2 – 16.6 мкм.

Нижекамское, Воткинское водохранилища.

Skeletonema subsalsum (Cleve-Euler) Bethge, 1928 (рис. 2, 8). Створки диам. 5.8 – 8.2 мкм, выс. 1.1 – 1.5 мкм, краевых выростов с опорами 12 – 20 в 10 мкм.

Нижекамское, Воткинское водохранилища.

Stephanodiscus binderanus (Kützing) Krieger, 1927 (рис. 3, 1, 2). Створки диам. 7.6 – 17.1 мкм, штрихов 8 – 20 в 10 мкм.

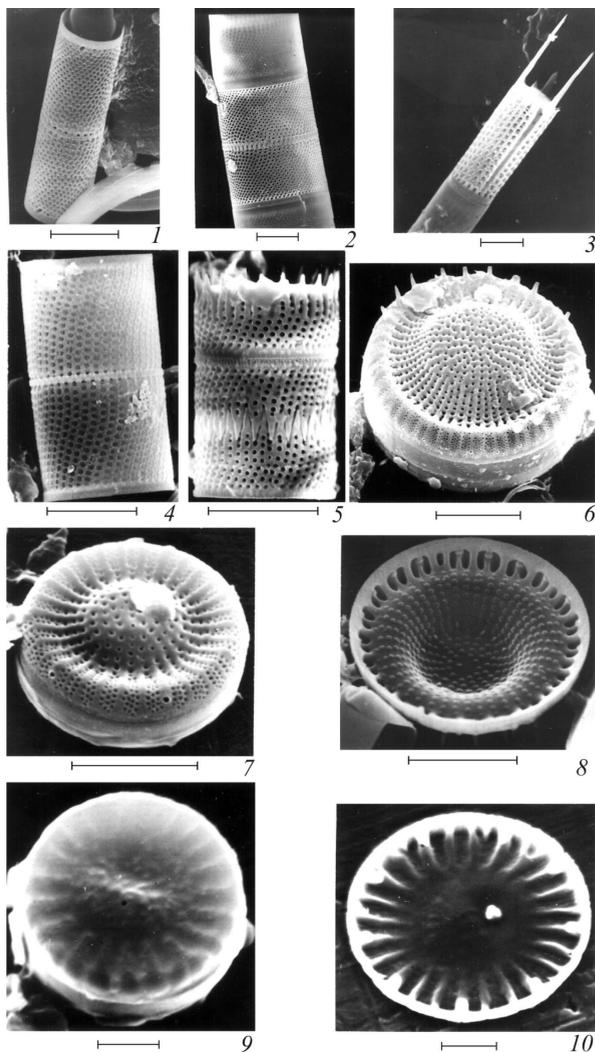


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1, 2 – *Aulacoseira ambigua*; 3, 4 – *A. granulata*; 5 – *A. subarctica*; 6 – 8 – *Cyclostephanos dubius*; 9, 10 – *Cyclotella atomus* var. *atomus*. 1 – 7, 9 – створки с наружной поверхности; 8, 10 – створки с внутренней поверхности. Масштаб, мкм: 1 – 6, 8 – 10; 7 – 5; 9, 10 – 2

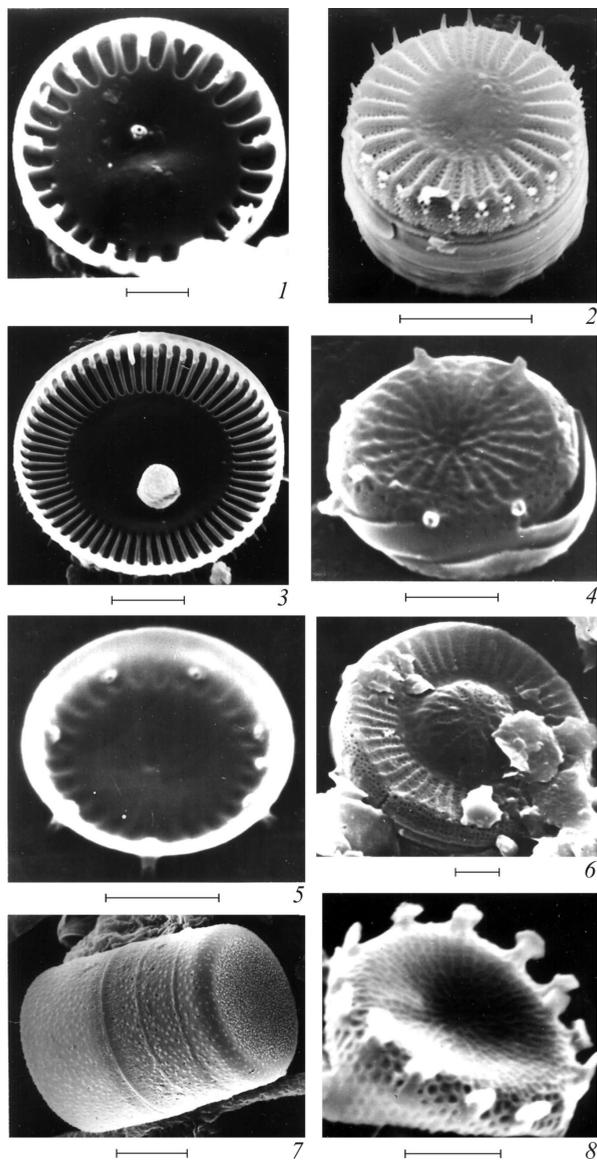


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Cyclotella atomus* var. *gracillis*; 2, 3 – *C. meneghiniana*; 4, 5 – *Discostella pseudostelligera*; 6 – *D. stelligera*; 7 – *Melosira varians*; 8 – *Skeletonema subsalsum*. 1, 3, 5 – створки с внутренней поверхности; 2, 4, 6 – 8 – створки с наружной поверхности. Масштаб, мкм: 1, 4 – 6, 8 – 2; 2, 3, 7 – 10

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

Stephanodiscus hantzschii Grunow, 1880 (рис. 3, 3, 4). Створки диам. 14.5 – 31 мкм, штрихов 5 – 8 в 10 мкм.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

*Stephanodiscus invisitatus** Hohn et Hellermann, 1963 (рис. 3, 5, 7). Створки диам. 10 – 17 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

*Stephanodiscus makarova** Genkal, 1978 (рис. 3, 8). Створки диам. 7.3 – 10.4 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

*Stephanodiscus minutulus** (Kützing) Cleve et Möller, 1878 (рис. 4, 1). Створки диам. 8 – 10 мкм, штрихов 10 – 11 в 10 мкм.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

*Stephanodiscus neoastrea** Håkansson et Nickel emend. Casper, Scheffler et Augsten, 1992 (рис. 4, 2 – 4). Створки диам. 16.4 – 37 мкм, штрихов 7 – 9 в 10 мкм.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

*Thalassiosira brama-putrae** (Ehrenberg) Håkansson et Locker, 1981 (рис. 4, 5, 6). Створки диам 24.4 – 53.3 мкм, краевых выростов с опорами 5 – 6 в 10 мкм.

Нижнекамское, Воткинское водохранилища.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (КЛАСС CENTROPHYCEAE)

*Thalassiosira guillardii**
Hasle, 1978 (рис. 4, 7). Створки диам. 12.7 – 15 мкм, краевых выростов с опорами 10 в 10 мкм.

Нижнекамское водохранилище.

*Thalassiosira pseudonana**
Hasle et Heimdal, 1970 (рис. 4, 8). Створки диам. 4.4 – 4.7 мкм.

Нижнекамское водохранилище.

Систематика многих центрических диатомовых водорослей в последние годы претерпела существенные изменения, и литературные данные по видовому составу исследованных водохранилищ требуют существенной корректировки, которая учтена в приведенном нами списке. В первую очередь это касается представителей рода *Melosira* Agardh, которые переведены в другой род *Aulacoseira* Thwaites, за исключением двух видов – *Melosira varians* Agardh, 1827 и *M. undulata* (Ehrenberg) Kützing, 1844 (Simonsen, 1979). *M. granulata* var. *angustissima* O. Müller, 1899, *M. islandica* subsp. *helvetica* и *M. italica* var. *tenuissima* сведены в синонимику к типовым формам – *Aulacoseira granulata*, *A. islandica*, *A. italica* (Ehrenberg) Simonsen, 1979 (Давыдова, Моисеева, 1992). *M. italica* susp. *subarctica* переведена в ранг вида – *Aulacoseira subarctica* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991),

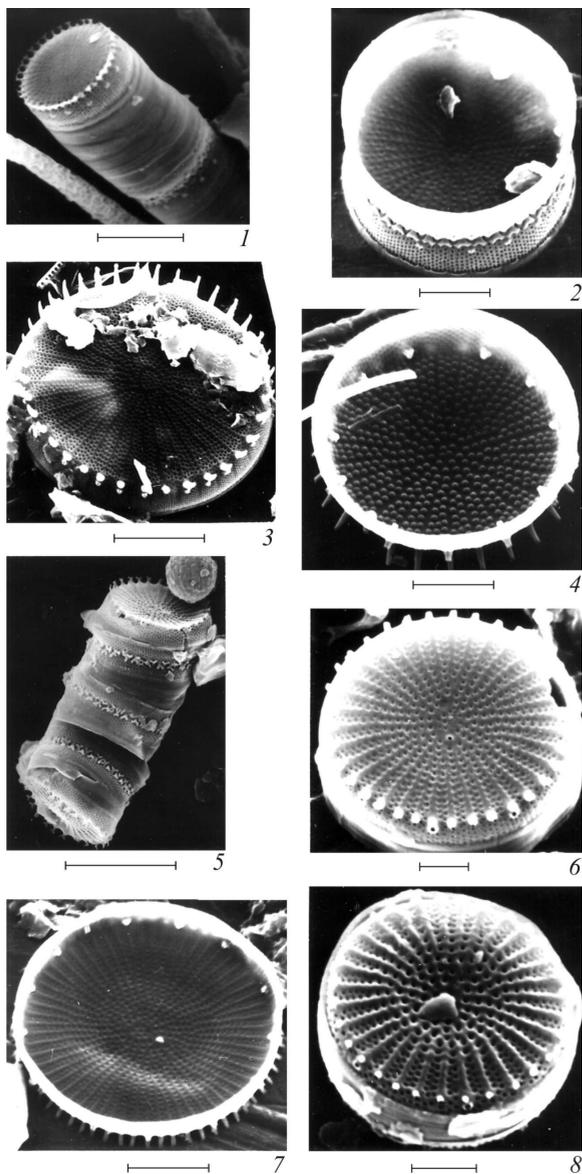


Рис. 3. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1, 2 – *Stephanodiscus binderanus*; 3, 4 – *S. hantzschii*; 5 – 7 – *S. invisitatus*; 8 – *S. makarova*. 1, 5 – колония; 1, 4, 7 – створки с внутренней поверхности; 3, 6, 8 – створки с наружной поверхности. Масштаб, мкм: 1, 3, 5 – 10; 2, 4, 7 – 5; 6, 8 – 2

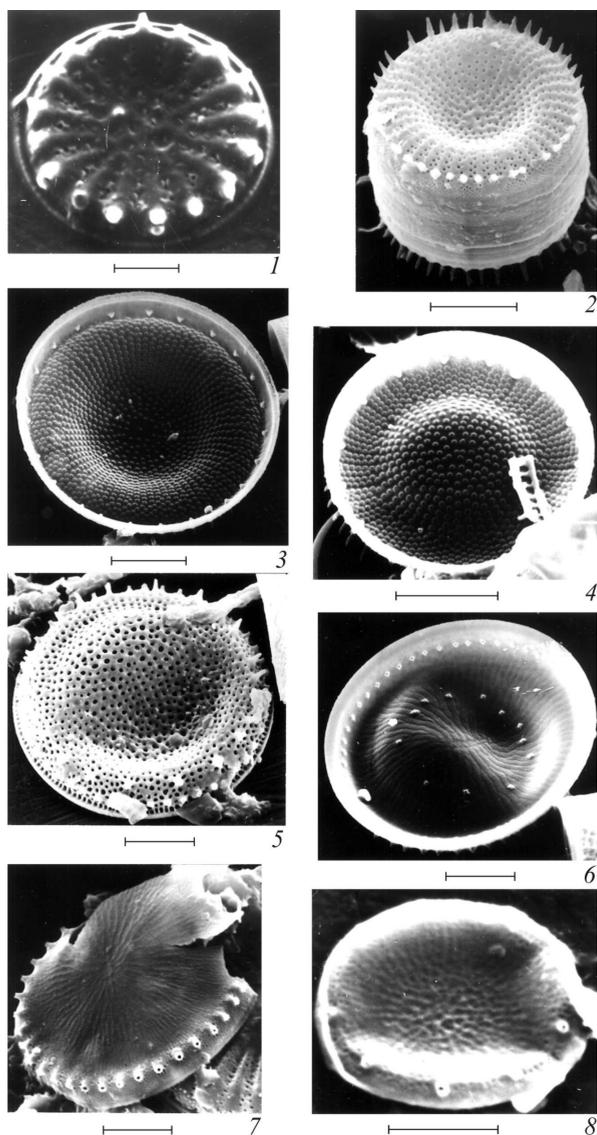


Рис. 4. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Stephanodiscus minutulus*; 2 – 4 – *S. neoastreaea*; 5, 6 – *Thalassiosira bramaputrae*; 7 – *T. guillardii*; 8 – *T. pseudoanana*. 1, 2, 5, 7, 8 – створки с наружной поверхности; 3, 4, 6 – створки с внутренней поверхности. Масштаб, мкм: 1, 7, 8 – 2; 2 – 6 – 10

а *Cyclotella kuetzingiana* сведена в синонимику к *C. meneghiniana* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Ряд других представителей рода *Cyclotella* (Kützing) переведены в другие таксоны этого ранга – *C. comta* и *C. bodanica* в *Puncticulata* Håkansson (*P. comta* (Ehrenberg) Håkansson, 2002, *P. bodanica* (Grunow) Håkansson, 2002) (Håkansson, 2002), а *Cyclotella stelligera* в *Discostella* (*D. stelligera*) (Houk, Klee, 2004). Для Воткинского водохранилища приводится *Stephanodiscus astraea*. Изучение типового материала *S. astraea* показало, что использование этого эпитета к представителю рода *Stephanodiscus* Ehrenberg некорректно, оно приводится в синонимике к *Cyclotella astraea* (Ehrenberg) Kützing, 1849 (Håkansson, Locker, 1981) и, вероятней всего, именно эту форму мы отнесли к *S. neoastreaea*. В списке Воткинского водохранилища фигурируют *Melosira distans*, *M. italica* с максимальным обилием (от 1 до 6 млн кл. / л), *M. undulata* и *Cyclotella bodanica* (Биология..., 1988). Возможно, к *Melosira distans* отнесли низкопанцирные формы *Aulacoseira subarctica*, а к *Melosira italica* – формы *Aulacosiera ambigua*, которая по нашим данным также доминирует в исследованных водохранилищах вместе с *A. granulata*. Аналогичные ситуации в

плане неточного определения описаны в литературе (Генкал, 1995; Genkal, 1999). Найдка *Melosira undulata* вызывает сомнения, поскольку относится к редким бентосным видам, обитающим в литорали стоячих водоемов (Глезер, Давыдова, 1992), и, по крайней мере, в волжских водохранилищах, несмотря на многолетние исследования этих водоемов, данный вид отсутствует (Корнева, Генкал, 2000). *Cyclotella bodanica* относится к северо-альпийским видам, характерным для олиготрофных озер, и, вероятней всего, к этому виду отнесли формы *C. comta*, которые сходны по морфологии с *C. bodanica*. Для нижнего течения р. Камы приводится *Coscinodiscus lacustris*, который позднее был переведен в род *Thalassiosira* Cleve – *T. bramaputrae* (Макарова, 1988). С учетом вышеизложенных комментариев опубликованный список центрических водорослей Воткинского водохранилища (Биология., 1988) следует сократить с 20 до 10 (*Aulacoseira granulata*, *A. islandica*, *A. subarctica*, *Cyclotella meneghiniana*, *Discostella stelligera*, *Melosira varians*, *Puncticulata comta*, *Skeletonema subsalsum*, *Stephanodiscus binderanus*, *S. hantzschii*), а с учетом наших данных расширить этот список до 19 за счет новых таксонов видового и родового ранга для флоры Воткинского водохранилища (*Aulacoseira ambigua*, *Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella atomus*, *Discostella pseudostelligera*, *Stephanodiscus invisitatus*, *S. makarovae*, *S. minutulus*, *S. neoastreae*, *Thalassiosira bramaputrae*, *T. guillardii*, *T. pseudonana*). Состав центрических диатомовых водорослей Нижнекамского водохранилища по нашим данным (20 видов) близок к таковому Воткинского, но отличается большим видовым разнообразием родов *Cyclotella* и *Thalassiosira* за счет *Cyclotella atomus* var. *gracilis* и *Thalassiosira guillardii*, *T. pseudonana*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение материалов по Нижнекамскому и Воткинскому водохранилищам с помощью современных методов электронной микроскопии и использование современной систематической литературы позволило получить первые полные данные по видовому составу доминирующего в фитопланктоне класса *Centrophyceae* Нижнекамского водохранилища и провести ревизию центрических диатомовых водорослей Воткинского водохранилища. В Нижнекамском обнаружено 20 видов и разновидностей из 8-ми родов: *Aulacoseira* – 4, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 3, *Discostella* – 2, *Melosira* – 1, *Skeletonema* – 1, *Stephanodiscus* – 6, *Thalassiosira* – 3. В Воткинском водохранилище отмечен сходный таксономический спектр и с учетом литературных данных зафиксировано 19 видов *Centrophyceae* из 9-ти родов: *Aulacoseira* – 4, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 2, *Discostella* – 1, *Melosira* – 1, *Puncticulata* – 1, *Skeletonema* – 1, *Stephanodiscus* – 6, *Thalassiosira* – 1. При этом для Воткинского водохранилища уточнено систематическое положение отдельных таксонов и впервые отмечены представители новых родов – *Cyclostephanos* и *Thalassiosira*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 87 – 90.
 Беляева П.Г. Перифитон и планктон мелководной зоны Воткинского водохранилища // Современные проблемы исследований водохранилищ: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 2005. С. 187 – 188.

Биология Воткинского водохранилища / Под ред. М.С. Алексеевниной. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1988. 184 с.

Генкал С.И. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw. // Тез. докл. 4-й Всерос. конф. по водным растениям / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 1995. С. 86 – 87.

Глезер З.И., Давыдова Н.Н. Род *Melosira* Ag. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1992. Т. II, вып. 2. С. 69 – 73.

Давыдова Н.Н., Моисеева А.И. Род *Aulacosira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1992. Т. II, вып. 2. С. 76 – 85.

Корнева Л.Г., Генкал С.И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. С. 5 – 112.

Кузьмин Г.В., Охапкин А.Г. Фитопланктон р. Камы в летнюю межень 1975 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. 1977. № 36. С. 45 – 49.

Макарова И.В. Диатомовые водоросли морей СССР. Род *Thalassiosira* Cl. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1988. 117 с.

Охапкин А.Г. Характеристика фитопланктона Нижнекамского водохранилища в первый год его существования // Круговорот веществ и энергии в водоемах. Вып. I. Элементы биотического круговорота. Иркутск, 1981. С. 105 – 106.

Охапкин А.Г. Фитопланктон Нижнекамского водохранилища летом 1980 г. // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький: Изд-во Горьк. гос. ун-та, 1986. С. 70 – 74.

Охапкин А.Г., Ребяткина М.В. Фитопланктон Нижне-Камского водохранилища в августе 1980 и 1981 гг. // Биологические ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. 2 регион. совещ. гидробиологов Урала. Пермь, 1983. Ч. I. С. 52 – 53.

Третьякова С.А. Фитопланктон Камских водохранилищ // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала: Сб. науч. тр. / УрО АН СССР. Свердловск, 1989. С. 58 – 70.

Уломский С.Н. О развитии фитопланктона в озерах и водохранилищах Урала и Приуралья // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 13. С. 126 – 145.

Шкундина Ф.Б., Насырова М.Р. Фитопланктон водохранилищ бассейна реки Белой // Сиб. экол. журн. 2004. Т. 11, № 6. С. 843 – 849.

Шляпина Е.В. О фитопланктоне р. Камы // Работы Волжской биологической станции. Саратов, 1927. Т. 9, вып. 3. С. 131 – 160.

Штина Э.А. Сезонные изменения фитопланктона р. Камы у г. Оханска по наблюдениям 1939 и 1940 гг. // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та. Пермь, 1941. Т. 12, вып. 2. С. 35 – 51.

Genkal S.I. Problems in identifying centric diatom for monitoring the water quality of large rivers // Use of algae for monitoring rivers III / Eds. J. Prygiel, B.A. Whitton, J. Bukowska. Douai: Agence de l'Eau Art-Picardie, 1999. P. 182 – 187.

Håkansson H. A compilation and evolution of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclotellaphanus* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae // Diatom Research. 2002. Vol. 17, № 1. P. 1 – 139.

Håkansson H., Locker S. *Stephanodiscus* Ehrenberg 1846, a revision of the species described by Ehrenberg // Nova Hedwigia. 1981. Bd. 35. S. 117 – 150.

Houk V., Klee R. The stelligeroid taxa of the genus *Cyclotella* (Kützinger) Brébisson (Bacillariophyceae) and their transfer into the new genus *Discostella* gen. nov. // Diatom Research. 2004. Vol. 19, № 2. P. 203 – 228.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991. 576 s.

Simonsen R. The Diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9 – 71.

УДК 582.284+574

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ
КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ
ЛЕСОСТЕПИ ПРАВОБЕРЕЖНОГО ПОВОЛЖЬЯ *IN SITU* И *EX SITU***

Г.В. Ильина, Ю.С. Лыков

Пензенская государственная сельскохозяйственная академия

Россия, 440014, Пенза, Ботаническая, 30

E-mail: g-ilyina@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.06.09 г.

Биологические особенности видов ксилотрофных базидиомицетов лесостепи Правобережного Поволжья *in situ* и *ex situ*. – Ильина Г.В., Лыков Ю.С. – Изучены особенности роста и развития распространенных на территории лесостепи правобережного Поволжья видов дереворазрушающих базидиомицетов в природных условиях чистой культуры. Установлено, что штаммы паразитических видов характеризуются низкими скоростями роста, повышенной потребностью в легкодоступных источниках углерода. Штаммы сапротрофных видов, даже имеющие разное субстратное происхождение, хорошо растут в условиях культуры. Установлено позитивное влияние на рост сапротрофных штаммов дополнительных источников целлюлозы и лигнина.

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты, чистая культура, источники целлюлозы и лигнина.

Biological peculiarities of xylophilic basidiomycetes species in the forest-steppe of the Right-Volga-Bank region *in situ* and *ex situ*. – Il'ina G.V. and Lykov Yu.S. – The growth and development features of wood-destructive basidiomycetes prevalent in the Right-Volga-Bank forest-steppe were studied in natural conditions and in pure culture. The strains of parasitic species are characterized by low growth rates and an increased demand for easily accessible carbon sources. The strains of saprotrophic species, even those of different substrate origin, grow well in pure culture. The positive effect of extra sources of cellulose and lignin on the growth of saprotrophic strains was found.

Key words: xylophilic basidiomycetes, pure culture, cellulose and lignin sources.

ВВЕДЕНИЕ

Дереворазрушающие базидиомицеты (ксилотрофы) все чаще становятся объектом пристального внимания специалистов. Это определяется уникальными экосистемными функциями и физиолого-биохимическими особенностями грибов этой группы. Высшие базидиальные грибы осуществляют в природе деструкцию таких сложных биополимеров, как целлюлоза, гемицеллюлозы, лигнин, пектиновые вещества. В пределах группы ксилотрофов особое место занимают грибы белой гнили, обладающие спектром лигнолитических ферментов. В процессе ферментативного разложения субстратов, содержащих лигнин, образуются разнообразные соединения как фенольной, так и нефенольной природы (Королева, 2006). Ксилотрофные базидиомицеты и их культивирование привлекают все большее внимание исследователей и практиков как продуценты профилактических и лечебных препаратов (Автономова, Краснопольская, 2007; Бабицкая и др., 2008; Бойко, 2008;

Smith et al., 2002). Логично, что происхождение штамма (географическое, субстратное) должно сказаться и на особенностях его обмена веществ и, как следствие, на метаболической активности. Поэтому исследовательские работы с максимальным количеством штаммов имеют существенное значение и для раскрытия природного потенциала видов. При этом чем выше уровень разнообразия исследуемых штаммов по их происхождению, тем более значительной становится возможность их скрининга в отношении некоторых физиологических особенностей (способность к утилизации компонентов субстрата, трофические потребности в культуре и т.п.), что косвенно может способствовать оптимизации работы с биотехнологически ценными культурами.

Регион правобережного Поволжья как зона экотона обладает рядом специфических природных особенностей, что не может не отражаться на видовом составе дереворазрушающих базидиомицетов.

Цель настоящей работы – изучение трофической специализации доминирующих видов дереворазрушающих базидиальных макромицетов на исследованной территории, создание коллекции мицелиальных культур и изучение особенностей их развития и трофических потребностей в условиях чистой культуры с учетом субстратного происхождения того или иного штамма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на базе Пензенской сельскохозяйственной академии в период с 2005 по 2009 г. Наблюдения и сбор плодовых тел дереворазрушающих базидиомицетов проводились с использованием маршрутного метода на территориях Пензенской, Саратовской, Самарской и Ульяновской областей. Определение образцов производилось с использованием соответствующих определителей (Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998). Узкая трофическая специализация видов устанавливалась на основе анализа собственных наблюдений, причем за основу были приняты взгляды В.Г. Стороженко (2002). Сбор базидиом, этикетирование, выделение и хранение чистых культур проводились по методикам А.С. Бухало (1988). В качестве базовой плотной питательной среды для поверхностного выращивания мицелия использовался картофельно-глюкозный агар, для глубинного культивирования – среда Сабуро (160 мМ глюкозы, пептон в пересчете на элементарный азот 200 мМ).

Для каждого штамма устанавливалось значение ростового коэффициента (РК): $PK = dhg/t$, где d – диаметр колонии, h – высота колонии, g – плотность колонии по трехбалльной системе и t – возраст колонии, сут. (Бухало, 1988). Культуры, ростовой коэффициент которых больше 100, относятся к быстрорастущим, у культур со средней интенсивностью роста значение РК колеблется от 50 до 100, у медленнорастущих культур РК не превышает 50. В настоящей работе РК определялся по мере освоения мицелием всей поверхности питательной среды. Средняя скорость роста на плотной питательной среде рассчитывалась как отношение определенного методом линейного измерения диаметра колонии (в мм) к количеству суток развития мицелия. Измерения проводились на 3-и, 5-е и 7-е сутки культивирования, после чего производился расчет средних показателей.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Глубинное культивирование осуществлялось на круговой микробиологической качалке с эксцентриситетом 2.5 см и регулируемыми параметрами освещения и температуры. Для культивирования использовались колбы объемом 500 мл. Накопление биомассы оценивалось по воздушно-сухой массе отфильтрованного от культуральной жидкости мицелия.

Скорость утилизации мицелием глюкозы из питательной среды определялась в культуральной жидкости с помощью глюкозооксидазного метода (Практикум по биохимии, 1989). Содержание метоксильных групп (компонентов лигниноподобных веществ) в культуральной жидкости на разных этапах культивирования определялось по методу Цейзеля (модифицированному, с применением ГЖХ) (Закис, 1987). Достоверность различий между выборками оценивали при помощи критерия Стьюдента. Статистическая обработка данных проводилась с использованием пакетов компьютерных программ «Excel 2003», «Statistica V5.5A».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое разнообразие ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах территории лесостепи Правобережного Поволжья довольно велико (Иванов, 1992; Скобанев, Ильина, 2008). При этом наиболее распространенными видами (частота встречаемости зависит от типа леса, года исследования) чаще являются: *Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst, *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., *Lenzites warnieri* Durieu and Mont., *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev and P.N. Borisov, *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst., *Schizophyllum commune* Fr., *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. и *T. hirsuta* (Wulfen) Pilát.

В соответствии с современными представлениями (Стороженко, 2002) базидиальные грибы-дереворазрушители по трофической специализации могут быть отнесены или к сапротрофам, питающимся только мертвой древесиной, или к группе видов, являющихся факультативными сапротрофами или факультативными паразитами. Истинных, облигатных паразитов, по данным В.Г. Стороженко (2002), среди дереворазрушающих грибов практически нет, но истинных, облигатных сапротрофов достаточно много. Поэтому в микологии используется термин «биотрофы», который употребляется для обозначения групп дереворазрушающих грибов, способных поражать и живые деревья. Многие из этих грибов поселяются только на живых деревьях, но, обладая факультативными свойствами, могут продолжать свое развитие после гибели деревьев, уже на мертвом субстрате. При этом факт использования веществ живых тканей растения, на котором они поселяются, хотя бы в течение небольшого промежутка времени находится под вопросом. Древесина как ткань (ксилема) не является живой по определению, и гриб, питаясь за ее счет, не может считаться паразитом. Однако тот факт, что гриб поселяется на живом растении, взаимодействует с ним и чаще всего, ослабляя, приводит к гибели, свидетельствует о том, что мы имеем дело с определенной паразитической стратегией. В этой связи термин «биотроф» представляется наиболее удачным. В настоящей работе для характеристики трофических особенностей видов за основу принята система В.Г. Стороженко (2002) в некоторой модификации авторов.

Трофическая специализация наиболее распространенных видов дереворазрушающих грибов в районе исследований характеризует их как комплекс биотрофов и сапротрофов, который обладает довольно сложной структурой (табл. 1). Наши данные свидетельствуют, что подавляющее большинство видов из приведенного перечня в соответствии с системой В.Г. Стороженко (2002) относятся к группам «сапротроф – факультативный сапротроф», либо «факультативный сапротроф – факультативный паразит». Кроме того, в числе распространенных на исследованной территории видов отмечаются облигатные паразиты. Это вид *P. tremulae*, поражающий в районе исследований только живые деревья осины. Обширные участки лесных экосистем несут характер восстановительных сукцессионных серий с заметным участием осины, что определяет наличие субстрата для данного вида. В растительных сообществах сосновых лесов района исследований распространен паразит сосны – *H. annosum*. Известно, что в зоне экотона иммунный статус организмов реализуется не в полной мере (Наумов, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Заметная доля паразитов, на наш взгляд, определяется экологическими особенностями района исследований, обладающего всеми свойствами зоны экотона.

Таблица 1

Трофическая специализация доминантных в лесостепи Правобережного Поволжья видов дереворазрушающих базидиомицетов

№ п/п	Вид гриба	Преимущественный субстрат в природе	Трофическая специализация
1	<i>Fomes fomentarius</i>	Л, 60% находок – на валежной древесине, 40% – на живых деревьях	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)
2	<i>Fomitopsis pinicola</i>	Х (Л), 99% находок – на валежной древесине, 1% – на ослабленных деревьях	Сапротроф (факультативный сапротроф)
3	<i>Ganoderma applanatum</i>	Л, 75% находок – на валежной древесине, 25% – на живых деревьях	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)
4	<i>Heterobasidion annosum</i>	Х, находок на валежной древесине нет, 100% – на живых деревьях	Биотроф (облигатный паразит)
5	<i>Lenzites warnieri</i>	Л, 90% находок – на валежной древесине, 10% – на живых деревьях	Сапротроф (факультативный сапротроф)
6	<i>Phellinus tremulae</i>	Л, находок на валежной древесине нет, 100% – на живых деревьях различной степени ослабленности	Биотроф (облигатный паразит)
7	<i>Piptoporus betulinus</i>	Л, 90% находок – на живых ослабленных деревьях, 10% – на валежной древесине	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)
8	<i>Schizophyllum commune</i>	Л, 70% находок – на отмерших участках древесины живых деревьев или сухостое, 25% – на валеже первых стадий разложения, 5% – на валеже более поздних стадий разложения	Сапротроф (факультативный сапротроф)
9	<i>Stereum hirsutum</i>	Л (Х), 95% находок – на валежной древесине, 5% – на живых деревьях	Сапротроф (факультативный сапротроф)
10	<i>Trametes hirsuta</i>	Л (Х), 85% находок – на валежной древесине, 15% – на живых деревьях	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)

Примечание. Л – лиственные растения, Х – хвойные растения.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Для выделения штаммов в чистую культуру отбирались плодовые тела одних и тех же видов, развивающиеся как на живом, так и на мертвом древесном субстрате (за исключением облигатных паразитов, обнаруженных только на живых деревьях). Подходы, описанные выше и используемые при определении трофической группировки вида, не вполне применимы при определении таковой для конкретного штамма, поскольку субстрат у каждого штамма индивидуален и не имеет альтернативы. Поэтому каждому штамму нами присваивался определенный трофический статус в соответствии с особенностями субстрата, с которого он был получен. Если штамм был выделен из плодового тела, развивающегося на живом дереве, но при этом известно, что вид способен развиваться и на древесине мертвого растения, его номинировали как «факультативный паразит». Штаммы, выделенные из плодовых тел тех же видов, но собранных с валежных деревьев или сухостоя, отмерших частей живого растения, определяли как «сапротрофы». Созданная за период исследований коллекция мицелиальных культур включает более 200 штаммов 65-ти видов ксилотрофных базидиомицетов, выделенных из плодовых тел, собранных в районе лесостепи Правобережного Поволжья (Ильина и др., 2009 а).

В ходе наших исследований в лабораторных условиях были изучены культуры наиболее распространенных в районе исследований видов ксилотрофных базидиомицетов, указанных выше.

Исходное описание культурально-морфологических свойств штаммов проводилось с использованием в качестве питательной среды картофельно-глюкозного агара (КГА) при температуре 26°C. У большинства взятых в эксперимент видов, за исключением паразитов, изучены культуры, выделенные из базидиом, развивающихся в природе как на живых, так и на валежных деревьях. Среди них обнаружены быстрорастущие и медленно растущие на искусственной питательной среде штаммы (табл. 2). Темпы развития мицелия на искусственной питательной среде связаны с трофическими особенностями штамма (рис. 1, 2). Средние значения ростовых коэффициентов (РК) у облигатных паразитов существенно ниже (см. рис. 1), чем у факультативных паразитов ($P = 0.001$) и сапротрофов ($P = 0.004$). Различия между последними группами недостоверны ($P = 0.24$), хотя средние значения выше у сапротрофов.

Таблица 2

Природные субстраты штаммов видов дереворазрушающих базидиомицетов и особенности роста их мицелия на КГА при 26°C

Вид	Штамм	Растение-субстрат в природе (статус штамма)	РК, баллы	Средняя скорость роста, мм/сут±Δ
1	2	3	4	5
<i>Fomes fomentarius</i>	АН-00	Береза повислая (ФП)	82.2	3.8±0.3
	Нис-02	Валежная древесина березы повислой (С)	96.5	6.1±0.1
	Нис-03	Дуб черешчатый (ФП)	103.7	7.1±0.8
<i>Fomitopsis pinicola</i>	Гри-1	Валежная древесина дуба черешчатого (С)	39.8	4.8±0.4
	Гри-2	Ослабленное дерево березы повислой (ФП)	52.3	7.9±0.4
	Гри-5	Валежная древесина сосны обыкновенной (С)	28.4	5.0±0.6

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
<i>Ganoderma planatum</i>	G-1	Валежная древесина березы повислой (С)	88.2	7.1±0.6
	G-2	Дуб черешчатый (ФП)	106.8	6.9±0.8
	G-3	Сухостойное дерево липы сердцевидной (С)	109.7	10.8±0.5
<i>Heterobasidion annosum</i>	Han-1	Сосна обыкновенная (ОП)	18.0	1.1±0.1
	Han-2	То же	24.3	2.3±0.2
	Han-3	«	16.1	1.8±0.1
<i>Lenzites warnieri</i>	Lzw-1	Валежная древесина вяза шершавого (С)	84.6	6.2±0.9
	Lzw-2	Вяз шершавый (ФП)	41.8	5.9±0.7
	Lzw-3	Валежная древесина вяза шершавого (С)	133.6	11.3±0.8
<i>Phellinus tremulae</i>	Pht-1	Тополь дрожащий (ОП)	22.8	2.6±0.2
	Pht-2	То же	18.1	2.1±0.6
	Pht-3	«	14.9	2.2±0.1
<i>Piptoporus betulinus</i>	Pi-1	Береза плакучая (ФП)	100.3	8.1±0.6
	Pi-2	Сухая ветвь березы плакучей (С)	99.0	8.5±0.4
	Pi-3a	Береза плакучая (ФП)	101.7	9.4±1.2
<i>Schizophyllum commune</i>	SZ-1	Вишня садовая (ФП)	24.4	3.3±0.1
	SZ-2	Валежная древесина тополя дрожащего (С)	75.7	7.9±0.9
	SZ-3	Валежная древесина лещины обыкновенной (С)	83.9	8.6±0.3
<i>Stereum hirsutum</i>	Sth-1	Дуб черешчатый (С)	115.5	11.4±1.1
	Sth-2	Лещина обыкновенная (ФП)	47.9	5.1±0.7
	Sth-3	Валежная древесина вяза шершавого (С)	52.8	6.9±0.8
<i>Trametes hirsuta</i>	Trh-1	Валежная древесина березы повислой (С)	84.2	12.9±0.7
	Trh-2	Сухостойное дерево липы сердцевидной (С)	101.7	13.4±1.9
	Trh-3	Кора живого дерева ольхи клейкой (ФП)	79.0	12.2±1.2

Примечание. РК – ростовой коэффициент, ФП – факультативный паразит, С – сапротроф, ОП – облигатный паразит.

Средние скорости роста (см. рис. 2) штаммов факультативных паразитов почти в 3.5 раза ($P = 0.0001$), а сапротрофов – в 4 раза ($P = 0.001$) выше, чем средние скорости роста у облигатных паразитов. При этом заметна разница в скоростях

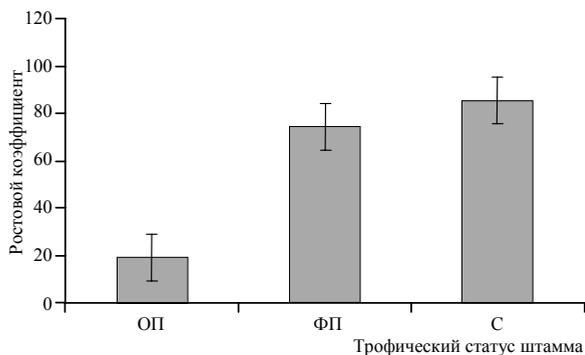


Рис. 1. Средние значения ростовых коэффициентов у штаммов ксилотрофных базидиомицетов разных трофических статусов: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы. Планки погрешностей – ошибка средней

роста двух первых группировок, однако отличия вновь недостоверны ($P = 0.27$).

Визуально заметное (хотя и недостоверное), более интенсивное развитие сапротрофов, по сравнению с факультативными паразитами, может объясняться лимитированностью питательной среды и особенностями динамики роста у разных трофических группировок. Скорость роста штаммов меняется со временем. Быстрое освоение питательного субстрата сапротрофами определяется относи-

тельно коротким периодом лаг-фазы, что может объясняться более стабилизированной и активной ферментативной системой (рис. 3). Однако активизация конститутивных ферментативных систем у культур при инокуляции на новый субстрат может быть сильно растянута, поэтому отсутствие достоверных различий у штаммов факультативных паразитов и сапротрофов не обнаруживается. В этом ключе определенным интерес представляет скорость утилизации питательных веществ из искусственной среды. С целью выявления отличий в этом процессе у представителей различных трофических группировок проводили культивирование штаммов в глубинных условиях, что позволяло провести анализ состава культуральной жидкости в динамике.

Известно, что одним из основных источников углерода в питательных средах для грибов является глюкоза или некоторые ее полимеризованные производные. Интерес представляет выяснение аспектов развития штаммов-ксилотрофов разных трофических группировок на средах, содержащих, помимо глюкозы, альтернативные источники углерода, например, метанолизные опилки, обогащенные метоксильными группами (Ильина и др., 2009 б). Этот источник целлюлозы и лигнина отличается от нативного вещества более рыхлой структурой, которая обеспечивается процессом метанолиза. Таким образом, метоксильные группировки лигнина становятся более доступными для ферментов дереворазрушающих грибов. Для оценки скорости утилизации глюкозы из питательного субстрата, а также степени ее трофического значения для штаммов различного происхождения проводили глубинное культивирование в двух вариантах опыта: в первом варианте использовалась среда Сабуро, содержащая по прописи 160 мМ глюкозы, во втором случае – обедненная глюкозой среда (16 мМ глюкозы). В обоих

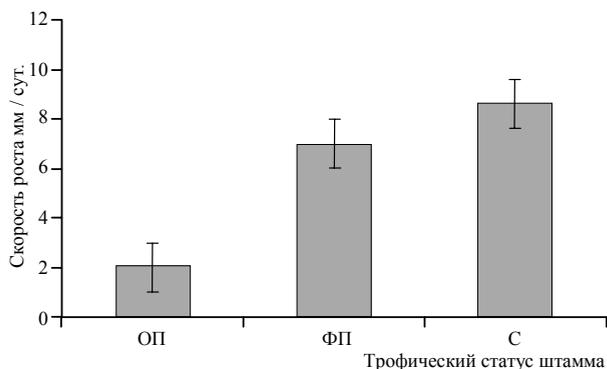


Рис. 2. Средние значения скорости роста у штаммов ксилотрофных базидиомицетов разных трофических статусов: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы. Планки погрешностей – ошибка средней

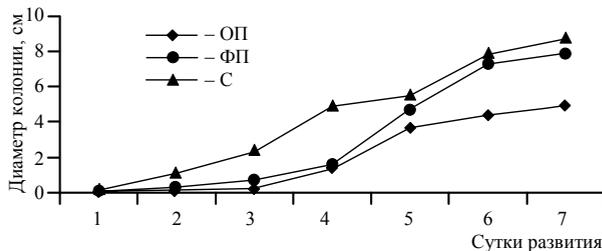


Рис. 3. Динамика освоения питательной среды штаммами ксилотрофных базидиомицетов разных трофических статусов: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы

вариантах опыта в качестве добавки использовались метанолизные опилки, доля метоксильных групп лигнина в которых составляла 150 мМ /л питательной среды. Контролем служила среда Сабуро базового состава. Для эксперимента были отобраны наиболее яркие (исходя из их природного происхождения) представители различных трофических группировок изученного комплекса видов. Это штаммы облигатных паразитов *Ph. tremulae* (Pht-1, Pht-2), *H. annosum* (Han-1, Han-2), факультативных паразитов *F. fomentarius* (AH-00, Nic-03), *P. betulinus* (Pi-1, Pi-3a) и сапротрофов *S. hirsutum* (Sth-1, Sth-3), *S. commune* (SZ-2, SZ-3).

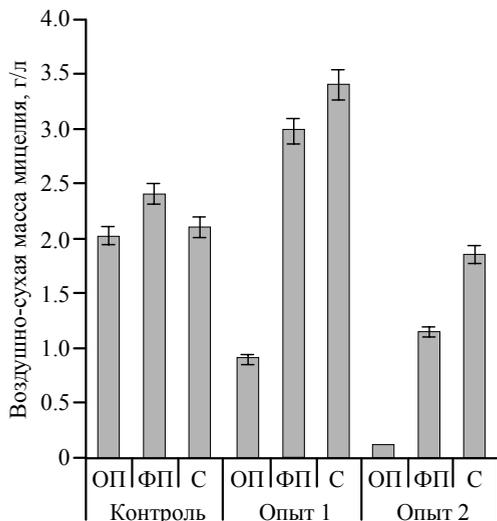


Рис. 4. Накопление биомассы мицелия штаммами различных трофических статусов на 5-е сутки глубинного культивирования: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы. Планки погрешностей – ошибка средней

разница между группировками факультативных паразитов и сапротрофов несущественна. На фоне недостатка глюкозы заметна разница в накоплении биомассы и между факультативными паразитами и сапротрофами в пользу последних ($P = 0.005$).

Содержание глюкозы в культуральной жидкости изменялось у разных штаммов различными темпами (рис. 5). Максимальной скоростью ассимиляции глюкозы во всех вариантах опыта обладали штаммы облигатных паразитов, в меньшей степени – факультативных паразитов и сапротрофов. Длина лаг-фазы у всех изученных штаммов увеличивалась в присутствии источников лигнина, что связано с адаптацией к субстрату, содержащему источники целлюлозы и лигнина, активизацией ферментативных комплексов. Результаты исследований свидетельствуют, что концентрация метоксильных групп в культуральной жидкости практически не

Результаты исследования выявили, что накопление биомассы мицелия в разных вариантах опыта у разных трофических группировок существенно отличалось (рис. 4). В контроле наиболее активно биомассу накапливали факультативные паразиты и сапротрофы, в меньшей степени – облигатные паразиты, однако разница не достоверна ($P > 0.05$). Однако при добавлении в питательную среду метанолизных опилок развитие облигатных паразитов затормаживается, а в случае снижения при этом концентрации глюкозы накопления биомассы у них практически не происходит. Напротив, внесение опилок в среду стимулирует накопление биомассы факультативных паразитов и, в большей степени, сапротрофов. Различия в накоплении биомассы мицелия у штаммов разных трофических группировок достоверны за исключением первого варианта опыта, где

изменялась у штаммов облигатных паразитов, тогда как у штаммов факультативных паразитов к исходу периода культивирования их содержание уменьшилось почти вдвое, а у сапротрофов – почти втрое по сравнению с исходными цифрами ($P < 0.05$) (рис. 6). Таким образом, на фоне накопления биомассы мицелия в условиях дефицита глюкозы установлен факт активного потребления углерода метоксильных групп штаммами факультативных паразитов и сапротрофов.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о наличии достоверных различий в особенностях трофических стратегий у штаммов с различным трофическим статусом в природе. Отмечено, что культуральные и физиологические характеристики штаммов видов облигатных паразитов отличаются от прочих группировок наиболее существенно. Если сопоставлять особенности роста и развития в культуре штаммов факультативных паразитов и сапротрофов, то очевидно, что обнаруженные различия в большинстве случаев не существенны и, вероятно, определяются лишь шириной нормы реакции в работе ферментативных комплексов этих организмов.

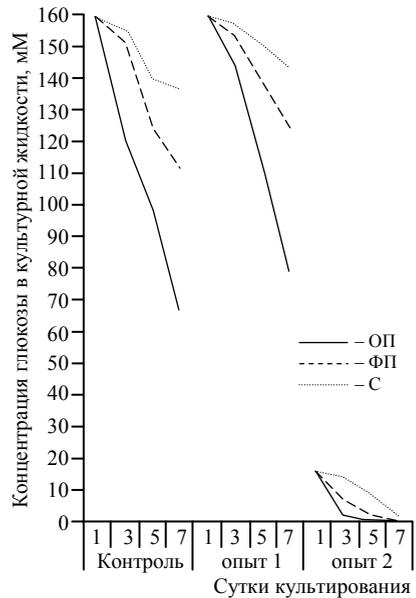


Рис. 5. Динамика утилизации глюкозы мицелием штаммов различных трофических статусов за период глубинного культивирования: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенных исследований был проанализирован трофический спектр распространенных на территории лесостепи Правобережного Поволжья видов деструктивных базидиальных макромицетов. Значительное количество штаммов выделено в чистую культуру. Выявлены достоверные отличия в интенсивности развития мицелия и скоростях роста на искусственной питательной среде у штаммов с различными трофическими стратегиями: так, штаммы видов облигатных паразитов отличаются низкими скоростями роста на искусственной питательной среде. Штаммы видов с факультативной трофикой существенных отличий в скоростях роста не продемонстрировали. Отмечены зависимости между трофическими особенностями штаммов и их потребностями в условиях чистой культуры: выявлена повышенная потребность в легкодоступных источниках углерода у истинных биотрофных штаммов – облигатных паразитов, на фоне способности к активному усвоению углерода целлюлозо-лигнинового комплекса у сапротрофных штаммов. Определенный интерес представляет изучение развития штаммов различных трофических группировок в лабораторных условиях в динамике, а также

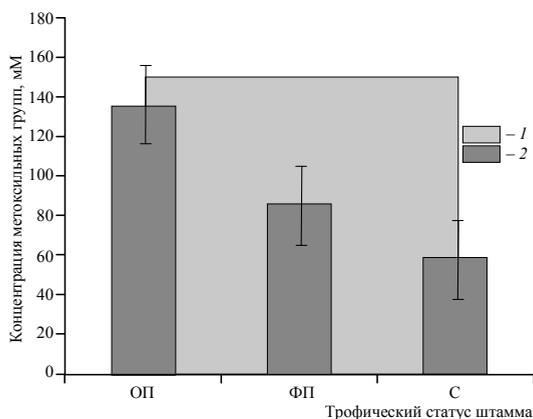


Рис. 6. Утилизация метоксильных групп мицелием штаммов различных трофических статусов на 7-е сутки глубинного культивирования: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы; 1 – исходная концентрация метоксильных групп в питательной среде, 2 – концентрация метоксильных групп в культурной жидкости на 7-е сутки роста мицелия. Планки погрешностей – ошибка средней

возможностей изменения трофических потребностей при многократном пассировании на средах определенных составов. В частности, перспективными могут быть исследования изменения энзиматической активности в ряду поколений штаммов на средах, содержащих источники лигнина.

Совокупность полученных данных свидетельствует о целесообразности создания коллекций базидиальных макромицетов и обогащения их штаммами, различающимися происхождением, особенностями экологии, трофическими предпочтениями. Такой подход, на наш взгляд, актуален при поиске закономерностей, связанных с распространением и экологией видов в природе, а также при изучении практической ценности штаммов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Автономова А.В., Краснополяская Л.М. Противоопухолевые и иммуномодулирующие свойства гриба бессмертия *Ganoderma lucidum* // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты / Рос. акад. естеств. наук. М., 2007. С. 8 – 15.
- Бабицкая В.Г., Бисько Н.А., Смирнов Д.А., Щерба В.В., Пучкова Т.А., Осадчая О.В., Поединок Н.Л. Биологически активные соединения грибов рода *Cordicera* // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М: Изд-во МГУ, 2008. С. 324.
- Бойко С.М., Филиппова Ю.О., Древаль К.Г. Возможность использования базидиальных грибов для биотехнологического получения препаратов мацерующего действия // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М: Изд-во МГУ, 2008. С. 325 – 326.
- Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1998. Вып. 2. 391 с.
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. Определитель грибов СССР. Порядок Афиллофоровые. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. Вып. 1. 191 с.
- Бухало А.С. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. Киев: Наук. думка, 1988. 144 с.
- Закис Г.Ф. Функциональный анализ лигнинов и их производных. Рига: Зинатне, 1987. 230 с.
- Иванов А.И. Биота макромицетов лесостепи правобережного Поволжья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 46 с.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Ильина Г.В., Ильин Д.Ю., Скобанев А.В. Коллекция культур базидиальных макромицетов (Basidiomycota) Пензенской ГСХА. Каталог видов и штаммов. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2009 а. 60 с.

Ильина Г.В., Ильин Д.Ю., Лыков Ю.С. Роль специфики лигнинсодержащих субстратов при культивировании ксилотрофных грибов *in vitro* // Микология и фитопатология. 2009 б. Т. 43, № 2. С. 35 – 40.

Королева О.В. Лакказы базидиомицетов: свойства, структура, механизм действия и практическое применение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 50 с.

Наумов Н.П. Экология животных. М.: Наука, 1963. 487 с.

Практикум по биохимии: Учеб. пособие / Под ред. С.Е. Северина, Г.А. Соловьевой. М.: Изд-во МГУ, 1989. 509 с.

Скобанев А.В., Ильина Г.В. Эколого-трофические особенности распространенных в Пензенской области видов лигнинразрушающих базидиомицетов в природе и искусственной культуре // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Материалы Междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та, 2008. С. 399 – 400.

Стороженко В.Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: Прогресс, 2002. 146 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Smith J.E., Rowan N.J., Sullivan R. Medicinal mushrooms: their therapeutic properties and current medical usage with special emphasis on cancer treatments. Glasgow: University of Strathclyde, 2002. 256 p.

УДК [574.583(285.2):591]:598.345

**ПЛАНКТОН ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА
В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ
КОЛОНИИ СЕРОЙ ЦАПЛИ (*ARDEA CINEREA* L.)**

**Д.В. Кулаков, Д.Б. Косолапов, А.В. Крылов,
Л.Г. Корнева, М.И. Малин, Д.Д. Павлов**

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

Поступила в редакцию 15.02.09 г.

Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.). – Кулаков Д.В., Косолапов Д.Б., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Малин М.И., Павлов Д.Д. – Показано, что продукты жизнедеятельности колонии серых цапель (*Ardea cinerea*) вызывают структурные изменения сообщества планктонных организмов литорали высокотрофного озера. Ряд признаков указывает на увеличение органической и биогенной нагрузки по сравнению с фоновым участком и сходен с изменениями при усилении антропогенной нагрузки. Одновременно отмечены черты изменения организации планктона, обычно не наблюдаемые при усилении антропогенного эвтрофирования.

Ключевые слова: планктонное сообщество озера, число видов, численность, биомасса, зоогенное воздействие.

Plankton of a highly-eutrophic lake under the influence of the vital activity products of a Grey Heron (*Ardea cinerea* L.) colony. – Kulakov D.V., Kosolapov D.B., Krylov A.V., Korneva L.G., Malin M.I., and Pavlov D.D. – The vital activity products of colonial grey herons (*Ardea cinerea*) promote structural changes in a planktonic organism community in the littoral zone of a highly-eutrophic lake. A number of signs specify an increase in the organic and nutrient loading in comparison with a background site and are similar to the changes observed under anthropogenic load. Some changes in the plankton community which are not usually observed under increased anthropogenic eutrophication are noted as well.

Key words: lake plankton community, species number, abundance, biomass, zoogenic impact.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение влияния жизнедеятельности ключевых видов на основные свойства и функционирование экосистем пока не заняло достойного положения в ряду экологических исследований, хотя это позволяет выявить все многообразие факторов, которые оказывают ведущее влияние на формирование абиотических и биотических условий среды, организацию и поддержание разнообразия и количественного обилия сообществ в отдельных местообитаниях. В роли ключевых видов могут выступать птицы, образующие колонии на мелководьях и/или побережьях водоемов и водотоков. Они оказывают как прямое трофическое воздействие на гидробионтов, так и опосредованное влияние, обогащая экосистемы биогенными и органическими веществами, поступающими с продуктами их жизнедеятельности, что способствует изменению абиотических и биотических условий существования

организмов и эвтрофированию пресных вод (Евдущенко, 1959; Чуйков, 1981; Кулакова, 2008; Hahn et al., 2007, 2008).

Ранее нами было показано, что продукты жизнедеятельности птиц семейства Чайковых (Laridae) оказывают существенное влияние на структуру зоопланктона (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2008). Однако в бассейнах внутренних водоемов отмечаются поселения и других колониальных птиц, большая часть продуктов жизнедеятельности которых поступает в воду опосредованно – диффузно и с поверхностным стоком. К числу таких птиц относится серая цапля (*Ardea cinerea* L.). Цель работы – изучение сообществ планктонных организмов (водорослей, фототрофного пикопланктона, вирусов, бактерий, гетеротрофных нанофлагеллат, коловраток и ракообразных) высокопродуктивного мелководного водоема в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в июне – августе 2008 г. в акватории оз. Чистое, расположенного в бассейне Горьковского водохранилища. Площадь озера составляет 4.5 км², средняя глубина – 1.0 м, максимальная глубина – 1.8 м. Первый ряд гнезд колонии птиц находился на вершинах высоких (15 – 20 м) сосен на расстоянии в ~ 30 м от уреза воды. В колонии обнаружено ~ 50 жилых гнезд, численность взрослых птиц составляла > 100 особей. В июне и июле цапли активно выкармливали птенцов, в августе взрослые и молодые птицы большую часть дневного времени проводили вне территории колонии, возвращаясь туда лишь на ночевку.

В озере отмечено 16 видов рыб, среди которых по численности доминировала густера (*Blicca bjoerkna* (Linnaeus)), составлявшая, судя по остаткам пищи под гнездами, основу питания серых цапель наряду с уклейей (*Alburnus alburnus*, Linnaeus), линем (*Tinca tinca* (Linnaeus)) и плотвой (*Rutilus rutilus* (Linnaeus)).

Сборы первичных материалов проводили на фоновом мелководье (57°42'29" с.ш., 40°33'37" в.д.) и на участке литорали, куда приходился основной приток продуктов жизнедеятельности птиц (57°43'33" с.ш., 40°33'72" в.д.). В воду озера они поступали по руслу ручья, который формировался во время дождей и имел площадь водосбора, совпадающую с границами колонии. Глубина на станциях отбора проб составляла 0.4 м.

Мерным сосудом объемом 1 л с площади ~ 10 м² получали 10 л воды, из которых отбирали образцы для определения количественных характеристик микроорганизмов, фиксировали их формальдегидом до конечной концентрации 2% и хранили до анализа в холодильнике. Количество и размеры пикофитопланктона, бактерий и гетеротрофных жгутиконосцев, а также численность вирусных частиц учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии (MacIsaac, Stockner, 1993), с окраской флуорохромами ДАФИ (Porter, Feig, 1980), SYBR Green I (Noble, Fuhrman, 1998) и примулина (Caron, 1983). Фильтры с осажденными на них микроорганизмами просматривали под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Япония) при увеличении в 1000 раз. Размеры клеток измеряли с помощью линейного окулярного микрометра, их объемы вычисляли по формулам объемов цилиндра, шара или эллипсоида, сырую биомассу микроорганизмов рассчитывали путем умножения их численности на средний объем клеток (MacIsaac, Stockner, 1993).

В июне и августе из этого же объема воды брали пробы фитопланктона (0.5 л), которые фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты, концентрировали последовательно путем прямой фильтрации под давлением на мембранные фильтры с диаметром пор 5 и 1.2 мкм.

В каждую дату наблюдений на обоих мелководьях собирали по 6 – 12 проб зоопланктона: через газ с размером ячеи 64 мкм процеживали 25 – 50 л воды, фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб фито- и зоопланктона проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975).

Параллельно с отбором проб с помощью портативного зонда «YSI-85» измеряли температуру, содержание растворенного кислорода и электропроводность воды.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вода исследованной акватории характеризовалась низкой прозрачностью, незначительная разница между участками наблюдалась лишь в июле (табл. 1). По температуре каких-либо значимых различий между мелководьями не обнаружено. Содержание растворенного кислорода в районе поступления продуктов жизнедеятельности птиц было ниже на 0.5 – 3.4 мг/л, однако не достигало величин, способных оказывать существенное влияние на развитие гидробионтов. В зоне влияния колонии цапель отмечено небольшое (на 7 – 11 мкСм/см²) увеличение электропроводности воды (табл. 1).

Таблица 1

Прозрачность, содержание кислорода (O₂), температура (T) и электропроводность (q) воды, а также численность (N) и биомасса (B) фототрофного пикопланктона (ПФП), бактерий (БП), гетеротрофных нанофлагеллат (ГНФ) и вирусных частиц (ВП) на фоновом (I) испытывающем влияние продуктов жизнедеятельности колонии птиц (II) мелководье

Показатель	Июнь		Июль		Август		
	I	II	I	II	I	II	
Прозрачность, м	0.20	0.20	0.30	0.25	0.25	0.25	
T, °C	22.5	22.4	27.7	27.8	24.5	24.7	
O ₂ , мг/л	9.8	9.3	11.5	8.1	11.5	9.3	
q, мкСм/см ²	240	251	235	264	238	245	
ПФП	N, 10 ³ кл/мл	1370	384	308	660	423	532
	B, мг/м ³	2703	611	533	1199	800	944
БП	N, 10 ⁶ кл/мл	12.1	13.6	13.1	14.0	9.2	8.6
	B, мг/м ³	751	871	916	1078	879	943
ГНФ	N, кл/мл	8971	4485	8971	9611	7048	3204
	B, мг/м ³	564	467	486	313	319	157
ВП	N, 10 ⁶ частиц/мл	48.4	65.9	97.4	115.9	95.5	90.8

Число видов, количество и биомасса фитопланктона на обоих участках озера достигали высоких величин (табл. 2). Численно преобладали мелкоклеточные колониальные синезеленые водоросли: *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronberg et Komárek (= *Microcystis holsatica* (Lemm.) Lemm.), составлявшие соответственно 48 – 59% и 38 – 53% от суммарной численности фитопланктона. Относительный вклад доминирующих видов от начала к концу периода гнездования птиц существенно

ПЛАНКТОН ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА

уменьшался: на фоновой станции в июне – *Anabaena* sp. (14%), *Fragilaria construens* (Ehrenberg) Grunow (16%), в августе – *F. construens* (20%); на участке, подверженном влиянию жизнедеятельности птиц, в июне – *Anabaena scheremetievi* Elenkin (34%), в августе – *A. scheremetievi* (8%), *Euglena* sp. (7%), *Fragilaria construens* (6%). По биомассе преобладали три группы водорослей: синезеленые, диатомовые и зеленые. Однако на станции, подверженной влиянию птиц, биомасса синезеленых водорослей в большей степени превышала таковую диатомей – в июне в 3.4 раза, в августе – в 1.7, в то время как на фоновой в обоих случаях – в 1.5. раза.

Таблица 2

Число видов (*S*), численность (*N*) и биомасса (*B*) фитопланктона и его отдельных групп на мелководных участках I и II в июне и августе

Показатель	Июнь		Август		
	I	II	I	II	
<i>S</i>	Синезеленые	14	26	24	19
	Диатомовые	24	10	15	13
	Зеленые	61	52	44	27
	Фитофлагеллаты	9	7	13	25
	Общая	108	95	97	84
<i>N</i> , 10 ⁶ кл/л	Синезеленые	812	796	492	313
	Диатомовые	34	23	23	13
	Зеленые	54	28	19	19
	Фитофлагеллаты	0.7	0.4	0.6	3
<i>B</i> , г/м ³	Общая	900	847	534	348
	Синезеленые	11.58	16.96	8.87	7.71
	Диатомовые	7.42	5.36	6.40	4.56
	Зеленые	5.50	3.88	3.01	2.88
	Фитофлагеллаты	0.96	0.31	0.56	6.22
	Общая	25.46	26.51	18.84	21.44

Озеро характеризовалось высоким количественным развитием планктонных микроорганизмов (см. табл. 1). Среднелетние значения численности и биомассы пикофитопланктона оказались равными соответственно $(613 \pm 391) \times 10^3$ кл/мл и 1132 ± 806 мг/м³; бактериопланктона – $(11.8 \pm 2.3) \times 10^6$ кл/мл и 906 ± 107 мг/м³; гетеротрофных флагеллат – $(7.05 \pm 2.66) \times 10^3$ кл/мл и 385 ± 149 мг/м³; количество вириопланктона – $(85.7 \pm 24.3) \times 10^6$ частиц/мл. Если уровень количественного развития микроорганизмов на двух исследованных участках отличался незначительно, то ход изменений в течение летних месяцев различался существенно. На фоновом мелководье максимальные величины численности и биомассы пикофитопланктона отмечались в июне, а в остальные месяцы были в 2 – 3 раза ниже; в зоне влияния птиц в июне эти параметры, напротив, были минимальными, а максимум отмечался в июле (см. табл. 1). Количественные показатели гетеротрофных жгутиконосцев на фоновом участке изменялись слабо, в то время как на участке, испытывающем влияние птиц, их максимальная численность наблюдалась в июле, а максимум биомассы регистрировался в июне, когда преобладали крупные формы. Количество и биомасса планктонных бактерий в течение лета варьировали незначительно, пик численности наблюдался в июле. Интересно отметить закономерное увеличение размеров бактериальных клеток от начала к концу лета. Максимальное коли-

чество вирусных частиц зарегистрировано также в июле, минимальное – в июне. Такие величины характерны для высокопродуктивных вод (Liu et al., 2006). Отношение численностей вирио- и бактериопланктона изменялось в пределах 4.1 – 10.6 и было максимальным в августе.

На мелководье, испытывающем влияние продуктов жизнедеятельности цапель, отмечено несколько большее число видов зоопланктеров – 30 (12 коловраток, 3 веслоногих и 15 ветвистоусых ракообразных), на фоновом участке обнаружено 26 (9, 4 и 13 соответственно). В июне максимальное количество видов зафиксировано на участке, подверженном влиянию птиц – 28 видов (12 Rotifera, 3 Copepoda и 13 Cladocera), на фоновом участке – 20 (7, 3 и 10 соответственно). В июле в зоне воздействия колонии число видов снижалось до 15 (4 Rotifera, 1 Copepoda и 10 Cladocera), на фоновом участке – до 13 (соответственно 3, 1 и 9). В августе наибольшее количество видов было отмечено на фоновой станции – 15 видов (3 Rotifera, 2 Copepoda и 10 Cladocera), на участке, испытывающем влияние продуктов жизнедеятельности птиц, – 12 (соответственно 2, 1 и 9).

Среднее число видов зоопланктеров в одной пробе на участке рядом с колонией птиц было достоверно больше в июне, в июле это сохранялось на уровне тенденции, а в августе отмечено незначительное увеличение их количества на фоновом мелководье (табл. 3).

Таблица 3

Число видов (*S*), численность (*N*), биомасса (*B*) зоопланктона, доля таксономических групп зоопланктеров, отношение численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных ($N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$) на мелководных участках I и II

Показатель	Июнь		Июль		Август	
	I	II	I	II	I	II
<i>S</i>						
Rotifera	2.4±1.7	6.3±1.3	1.4±0.9	2.2±1.1	0.6±0.9	0.4±0.5
Copepoda	1.3±0.5	1.4±0.5	1.0±0.0	0.8±0.4	1.0±0.7	0.4±0.5
Cladocera	5.3±1.6	7.0±1.6	5.0±1.2	5.8±2.3	6.0±1.2	6.0±1.2
Всего	8.9±2.4	14.6±1.9*	7.4±1.5	8.8±2.3	7.6±2.1	6.8±1.8
<i>N</i>						
Rotifera, %	9.9±7.2	2.4±0.9	0.08±0.04	0.3±0.2	0.1±0.1	0.4±0.5
Copepoda, %	76.5±9.5	52.5±20.8	96.3±1.5	97.6±1.0	41.4±16.4	84.3±5.4*
Cladocera, %	13.6±4.8	45.1±21.2*	3.6±1.5	2.1±1.0	58.5±16.3	15.3±5.1*
Всего, тыс. экз./м ³	40.3±10.1	167.5±57.1*	460.3±134.1	370.0±40.5	192.5±8.7	40.5±14.3*
<i>B</i>						
Rotifera, %	0.6±0.9	0.8±1.2	0.004±0.002	0.09±0.07	0.002±0.004	0.02±0.04
Copepoda, %	19.4±24.8	28.6±21.5	53.5±31.2	83.4±14.3	9.9±7.0	28.1±13.5
Cladocera, %	80.1±25.6	70.6±21.3	46.5±31.2	16.5±14.3	90.1±7.0	71.9±13.5
Всего, г/м ³	0.6±0.3	1.5±0.8	2.6±0.4	1.4±0.4*	5.8±1.2	1.2±0.9*
$N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$	0.18±0.08	1.34±1.45	0.04±0.02	0.02±0.01	1.88±1.52	0.19±0.08*

Примечание. Представлены средние значения и ошибки средних; * – достоверные отличия ($P \leq 0.05$).

Максимальные величины численности и биомассы зоопланктона в июне зарегистрированы на участке, прилегающем к колонии цапель, причем по численности различия были достоверными (см. табл. 3). Основу численности на обоих участках составляли Copepoda, однако на фоновой станции доля Cladocera была значимо меньше. Доминировали здесь науплиусы и копеподиты циклопов, а также *Brachionus angularis* Gosse, а на участке, находящемся под влиянием жизнедеятельности цапель, – науплиусы и копеподиты циклопов.

тельности птиц, – ювенильные особи веслоногих рачков, *Ceriodaphnia pulchella* Sars и *Bosmina longirostris* (O.F. Müller). По биомассе преобладали кладоцеры, на фоновом участке доминировали *Leptodora kindtii* (Focke), *Limnospira frontosa* Sars и копеподиты циклопов, на участке в зоне воздействия цапель – *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata* G. Sars, а также копеподиты циклопов, *Cyclops vicinus* Uljanin, *Acanthocyclops vernalis* (Fischer).

В июле значимых различий по численности зоопланктона не обнаружено, однако наблюдалась тенденция ее снижения в условиях влияния птиц, где была достоверно меньше биомасса (см. табл. 3). Основу численности по-прежнему составляли веслоногие рачки за счет доминирования ювенильных особей. Ведущей таксономической группой по биомассе также были представители Copepoda, однако наблюдалась тенденция увеличения их относительного обилия в зоне воздействия колонии при сокращении доли Cladocera. На фоновом участке по биомассе доминировали науплиусы и копеподиты циклопов, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum* Lievin, *Limnospira frontosa*, на участке, находящемся в районе стока продуктов жизнедеятельности птиц, – ювенильные особи циклопов, *L. frontosa* и *Diaphanosoma brachyurum*.

В августе по численности и биомассе достоверно преобладал зоопланктон фоновом участке (см. табл. 3). При этом доля веслоногих рачков в общей численности на контрольном участке была значимо меньше, ветвистоусых рачков – больше, по биомассе наблюдалась аналогичная тенденция изменений. По численности на обоих участках доминировали *Limnospira frontosa*, ювенильные особи циклопов, *Daphnia cucullata*, по биомассе на фоновом мелководье господствовали *D. cucullata*, *Limnospira frontosa*, копеподиты циклопов, а на участке, расположенном в зоне влияния колонии птиц – *L. frontosa*, *Leptodora kindtii* и копеподиты циклопов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные в ходе исследования величины численности и биомассы фитопланктона свойственны эвтрофным-гипертрофным водоемам (Китаев, 1984). По составу доминирующих видов фитопланктон исследованных участков озера довольно близок. На станции, подверженной влиянию продуктов жизнедеятельности птиц, по сравнению с фоновым участком возрастала общая биомасса водорослей, биомасса и разнообразие групп, предпочитающих воды с высоким содержанием органического вещества – синезеленых (июнь) и фитофлагеллат, в основном эвгленовых (август), некоторое снижение суммарного разнообразия видов и общей численности фитопланктона.

Уровень количественного развития микроорганизмов также характеризовал исследованные участки как богатые органическими и биогенными веществами. В среднем на фоновом мелководье обилие фототрофного пикопланктона и гетеротрофных жгутиконосцев было выше, а бактерий и вирусных частиц, напротив, ниже по сравнению с литоралью, подверженной влиянию колонии цапель.

Биомасса крупного фитопланктона существенно преобладала над биомассой пикофитопланктона, что характерно для вод с высокой обеспеченностью биогенными элементами (Agawin et al., 2000). В июне на фоновом участке она была выше в 9.4 раза, на участке в зоне влияния птиц – в 41.7 раза, но в августе различия между биотопами исчезали и были выше в 23.5 и 22.7 раза соответственно.

В начале периода выкармливания птенцов – в июне – поступление продуктов жизнедеятельности птиц способствовало увеличению количества зоопланктона, а также величин $N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$, что наблюдается и при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996) (см. табл. 3). Однако имеется ряд отличий: увеличилось число видов, не зарегистрировано сокращения числа доминантов, среди которых не отмечено коловраток-индикаторов высокой органической нагрузки, в отличие от фонового участка, где в этот период доминировала *Brachionus angularis*. В июле и августе в зоне влияния колонии птиц по сравнению с фоновым мелководьем снижалась биомасса зоопланктона, что может свидетельствовать о возрастании органической и биогенной нагрузки на этот участок акватории озера (Андроникова, 1996 и др.). В зоне влияния жизнедеятельности птиц отмечен также ряд изменений, обычно не наблюдаемых при антропогенном воздействии, таких как большая доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона и меньшая величина отношения $N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$. Кроме этого не происходило смены доминантов, среди которых не обнаружено видов-индикаторов высокой органической нагрузки.

На увеличение обеспеченности биогенными и органическими веществами участка оз. Чистое в зоне влияния птиц указывает снижение отношения биомасс гетеротрофных и автотрофных организмов планктона (Н/А) (Копылов и др., 2007; Del Giorgio, Gazol, 1995). Если в начале активной жизнедеятельности колонии птиц (в июне) величина Н/А на фоновом участке составляла 0.07, а в зоне влияния птиц – 0.11, то в конце (в августе) – 0.36 и 0.11 соответственно.

Таким образом, ряд показателей развития планктона высокотрофного озера в зоне поступления продуктов жизнедеятельности колонии цапель указывает на увеличение биогенной и органической нагрузки и не отличается от показателей, регистрируемых при усилении антропогенного эвтрофирования. В частности, по сравнению с фоновым мелководьем возростала общая биомасса фитопланктона, биомасса и разнообразие синезеленых водорослей и фитофлагеллят, снижалось разнообразие и общая численность фитопланктона, биомасса зоопланктона, а к концу периода гнездования – величина Н/А. Однако часть показателей отличается от тенденций, наблюдаемых при усилении органической и биогенной нагрузки вследствие антропогенного пресса. Так, по сравнению с фоновым участком к концу периода гнездования снижалось отношение биомасс крупного фитопланктона и пикофитопланктона, увеличивалась доля веслоногих ракообразных и величина $N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$. В чем возможная причина неоднозначной реакции? В исследовании Н.Ю. Кулаковой (2008) показана большая роль птиц в формировании потоков азота в ландшафтах северного Прикаспия. В частности, количество водорастворимого азота, поступающего с экскрементами и погадками птиц, сопоставимо с количеством азота, поступающего из атмосферы, а количество общего азота превышает количество азота, попадающего за сезон в почвы лесных участков с опадом. Поэтому поступление азота с экскрементами и погадками птиц может способствовать изменению соотношения содержания азота и фосфора в воде оз. Чистое до величин, характерных для водоемов с более низким трофическим статусом. Либо это объясняется ограничением влияния продуктов жизнедеятельности колонии

сроками гнездования. Либо это эффект выедания зоопланктеров рыбами. Однако, конечно, этот вопрос требует дальнейшего детального изучения.

Анализ ранее полученных результатов и данных этого исследования показывает, что в олиго-мезотрофных (оз. Севан – Крылов, Акопян, 2009) и мезотрофных (Рыбинское водохранилище – Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2008) водоемах на преобразованных птицами участках акватории количественное развитие зоопланктона увеличивалось в течение всего периода гнездования. В высокотрофном оз. Чистое развитие организмов, обитающих в измененных птицами условиях, характеризовалось двумя циклами: в начале периода гнездования зоопланктон отличался высоким разнообразием видов, численностью и биомассой организмов; в последующем наблюдалось сокращение его количественного развития по сравнению с зоопланктоном, развивающимся на фоновом участке. Как отмечалось в литературе, в высокопродуктивных системах сообщества, обитающие в измененных в результате жизнедеятельности ключевых видов (экосистемных инженеров) пятнах, характеризуются меньшим видовым богатством по сравнению с сообществами неизмененных биотопов и, наоборот, в низкопродуктивных – большим разнообразием видов (Wright, Jones, 2004). Вероятно, аналогичные процессы проявляются и в отношении численности и биомассы организмов. В то же время независимо от трофического статуса водной экосистемы зоопланктон характеризуется отсутствием ряда особенностей, которые обычно наблюдаются в условиях антропогенного эвтрофирования: не отмечается массового развития коловраток, сокращения доли веслоногих рачков и числа видов, доминирования в сообществе индикаторов высокой степени антропогенной нагрузки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют об усилении органической и биогенной нагрузки на участок литорали высокотрофного озера, примыкающей к колонии цапель. Часть изменений структуры отдельных групп планктонных организмов аналогична наблюдаемым при усилении антропогенного эвтрофирования, часть изменений имеет специфичный характер.

Усиление биогенной и органической нагрузки под влиянием продуктов жизнедеятельности птиц способно играть определенную положительную роль в жизни обитателей пресных вод. Так, в конце весны и начале лета – в период активного питания и нагула мальков фитофильных рыб и рыб-планктофагов – продукты жизнедеятельности птиц способствуют повышению кормовой базы гидробионтов. Само увеличение нагрузки не влечет за собой тотального сокращения видового богатства зоопланктеров, их численности и биомассы, изменений видового состава и соотношения таксономических групп в той степени, какая регистрируется при усилении эвтрофирования вследствие антропогенного влияния.

Результаты исследования мелководий оз. Севан, Рыбинского водохранилища и оз. Чистое в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц свидетельствуют о различиях реакции зоопланктона в экосистемах, отличающихся по трофическому статусу.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-00080-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996. 189 с.
- Евдущенко А.В.* Удобрение степных прудов Украины посредством выращивания водоплавающей птицы и развитие фитопланктона // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 81 – 85.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Гусев Е.С.* Микробная «петля» в планктонных сообществах озер разного трофического статуса // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 5. С. 350 – 360.
- Китаев С.П.* Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
- Крылов А.В., Акоюн С.А.* Особенности зоопланктона прибрежной зоны озера Севан // Биол. внутренних вод. 2009. №3. С. 68–72.
- Крылов А.В., Касьянов Н.А.* Влияние колониальных поселений речной крачки на зоопланктон мелководий Рыбинского водохранилища // Биол. внутренних вод. 2008. №2. С. 40 – 48.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Касьянов Н.А.* Зоопланктон зарастающих мелководий Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониальных поселений птиц // Водные экосистемы: трофический уровень и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием / ФГНУ «ГосНИОРХ». Вологда, 2008. С. 173–176.
- Кулакова Н.Ю.* Роль зоогенного фактора в формировании потоков азота в ландшафтах северного Прикаспия (на примере Джаныбекского стационара) // Проблемы изучения крайних структур биоценозов: Материалы 2-й Междунар. конф. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 184 – 188.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Чуйков Ю.С.* Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. №3. С. 71 – 77.
- Agawin N.S.R., Duarte C.M., Agustí S.* Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production // *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45, № 3. P. 591 – 600.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M.* Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // *Freshwater Biology.* 2007. Vol. 52. P. 2421 – 2433.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M.* Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // *Freshwater Biology.* 2008. Vol. 53. P. 181 – 193.
- Caron D.A.* Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. Vol. 46, № 2. P. 491 – 498.
- Del Giorgio P.A., Gazol J.M.* Biomass distribution in freshwater plankton communities // *Amer. Natur.* 1995. Vol. 146, № 1. P. 135 – 152.
- Liu Y.-M., Zhang Q.-Y., Yuan X.-P., Li Z.-Q., Gui J.-F.* Seasonal variation of virioplankton in a eutrophic shallow lake // *Hydrobiologia.* 2006. Vol. 560. P. 323 – 334.
- MacIsaac E.A., Stockner J.G.* Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Eds. P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr, J.J. Cole. Boca Raton: Lewes Publishers, 1993. P. 187 – 197.
- Noble R.T., Fuhrman J.A.* Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. Vol. 14, № 2. P. 113 – 118.
- Porter K.G., Feig Y.S.* The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25, № 5. P. 943 – 948.
- Wright J.P., Jones C.G.* Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity // *Ecology.* 2004. Vol. 85, № 8. P. 2071 – 2081.

УДК 633.913.3(479.25)

**ПАРАМЕТРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ И БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА
ДВУХ ВИДОВ РОДА *TARAXACUM* L.,
ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В РАЗНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ ПОЯСАХ**

Б.Х. Межунц, М.А. Навасардян, Т.А. Саргсян

Центр эколого-ноосферных исследований НАН Армении

Армения, 0025, Ереван, Абовяна, 68

E-mail: bagratm@yahoo.com

Поступила в редакцию 09.02.09 г.

Параметры продуктивности и биохимического состава двух видов рода *Taraxacum* L., произрастающих в разных вертикальных поясах. – Межунц Б.Х., Навасардян М.А., Саргсян Т.А. – Исследовались особенности формирования площади листьев, накопления биомассы, чистой продуктивности фотосинтеза в сезонной динамике и содержание фотосинтетических пигментов, биоэнергии и органических веществ в фазе цветения растений одуванчика (*Taraxacum officinale* Wiggers, 1780), произрастающих в разных вертикальных поясах Гегамского хребта Армении. Установлено, что специфические экологические условия вертикальных поясов неадекватно воздействуют на исследуемые параметры *T. officinale*. В частности, в лугоstepном поясе растения достигли максимальных показателей продуктивности и площади листьев намного раньше, чем в сухостепном. Некоторые различия были обнаружены в остальных показателях продуктивности, биохимического состава и удельной калорийности одуванчика (*T. officinale*), однако эти изменения в большей части носили незакономерный характер и не соответствовали смене условий вдоль вертикальных поясов. Приведены также результаты исследований по содержанию органических веществ и биоэнергии другого вида одуванчика (*T. stevenii* De Candolle, 1838), распространенного в альпийском поясе.

Ключевые слова: *Taraxacum*, площадь листьев, биомасса, биоэнергия, Гегамский хребет, Армения.

Parameters of productivity and biochemical composition of two species from *Taraxacum* L. growing in different vertical belts. – Mezhunts B.Kh., Navasardian M.A., and Sargsian T.A. – Peculiarities of leaf surface formation, dry matter accumulation and net productivity of photosynthesis in seasonal dynamics, and the content of photosynthetic pigments, bioenergy and organic matter in the flowering stage of dandelion (*Taraxacum officinale* Wiggers, 1780) growing in different vertical belts in the Geghama ridge (Armenia) were studied. Specific ecological conditions of these vertical belts inadequately influence the studied parameters of *T. officinale*. In particular, the plants in the meadow steppe zone attained their maximum indices of productivity and leaf surface much earlier than in the dry steppe zone. Some differences in other parameters of productivity, biochemical composition, and gross energy of dandelion (*T. officinale*) were revealed, although these variations had mostly irregular character and corresponded to no condition changes along the vertical belts. Results related to the content of organic matter and bioenergy in another dandelion (*T. stevenii* De Candolle, 1838) species widely spread in the alpine belt are presented as well.

Key words: *Taraxacum*, leaf surface, biomass, bioenergy, Geghama ridge, Armenia.

ВВЕДЕНИЕ

В процессе эволюции растения приобрели высокую пластичность, благодаря чему они легко адаптируются к постоянно меняющимся внешним факторам среды. Однако процесс приспособления часто сопровождается угнетением роста и разви-

тия растений, в частности, подавляется активность физиолого-биохимических процессов и накопление фотоассимилятов, что, в конечном итоге, приводит к снижению продуктивности растений и фитоценозов в целом. Отметим, что продуктивность и заключенная в ней биоэнергия имеют важное значение в обеспечении функциональной деятельности и сохранении биоразнообразия экосистем. Влияние экологических факторов на продуктивность растений более отчетливо проявляется в горных ландшафтах, характеризующихся сложным рельефом, вертикальной поясностью и большим разнообразием почв и растений. Имеющиеся в научной литературе сведения в основном посвящены поиску путей оптимизации горных ландшафтов с применением различных доз минеральных удобрений и нормированием пастбы (Бабаян, 1982; Smith et al., 1996; Adler et al., 1999; Sceffer, Aerts, 2000; Hillebrand, 2003). Эти исследования проводились в природных фитоценозах со сложной гетерогенной структурой, в которых различные виды растений по-разному реагируют на внешние воздействия. Однако, на наш взгляд, влияние почвенно-климатических условий вертикальных поясов более отчетливо проявляется при исследовании популяций одного и того же вида растений, распространенных на разных отметках высотной поясности.

Целью данной работы было изучение степени воздействия условий вертикальных поясов на основные параметры продуктивности и биохимический состав одуванчика (*Taraxacum officinale* Wiggers, 1780). Исследовались также биохимические параметры *T. stevenii* De Candolle, 1838 как высококачественного кормового растения и широко распространенного в альпийском поясе страны с целью сравнения с аналогичными показателями *T. officinale*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

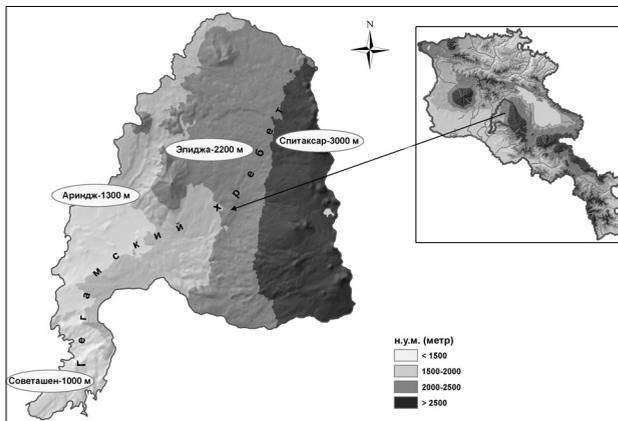
Объектом исследований служили популяции двух видов рода Одуванчик, распространенные в полупустынном, сухостепном, лугостепном (*T. officinale*) и альпийском (*T. stevenii*) поясах Гегамского хребта. Сбор растительных образцов проводился в 2005 и 2006 гг. на участках (рис. 1) Советашен (высота около 1000 м над уровнем моря), Ариндж (1300 м), Элиджа (2200 м) и Спитаксар (3000 м), которые существенно различались по основным почвенно-климатическим показателям (Нерсесян, 1964; Почвы Армянской ССР, 1976). Выбор одуванчика в качестве объекта исследований был обусловлен тем, что, во-первых, он является космополитным растением (т.е. встречается по всей вертикальной поясности), во-вторых, характеризуется относительно цельными листьями, развитой стержневой корневой системой и короткой вегетацией с четко выраженными фазами развития, а в-третьих, является ценным лекарственным, пищевым и кормовым растением (Vergen et al., 1990; Harker et al., 2000).

В сухостепном и лугостепном поясах отбор образцов проводился в фазах вегетативного роста (в тексте – I фаза), цветения (II – начало, III – массовое) и образования семян (IV), а в альпийском – лишь в фазах вегетативного роста и цветения. С целью получения статистически достоверных данных накануне пробоотбора на каждом участке опыта были выбраны около 40 растений среднего размера, 10 из которых выкапывались для анализов, далее перед каждым пробоотбором

ПАРАМЕТРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ И БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА

были помечены еще 10 растений, соразмерных с уже выбранными. Такой подход позволил нам на каждом участке опыта и во всех сроках измерения проводить пробоотбор из постоянного числа (40 шт.) и примерно одинакового габитуса растений.

Образцы растений, после разделения на листья, репродуктивные органы и корни, высушивались при температуре 105°C. Площадь листьев определялась весовым методом, чистая продуктивность фотосинтеза – по формуле Кидда, Веста и Бриггса (Ничипорович и др., 1961), содержание фотосинтетических пигментов – по Д. Ветштейну (Wettstein, 1957), сумма



органических веществ – по разнице абсолютного сухого веса и золы, перевариваемые органические вещества определялись в университете Рединг, Великобритания по *in vitro* методике (Tilley, Terry, 1963), сырой протеин – по Кьельдалю, удельная калорийность – на установках PARR-1281 (PARR Instr. Comp. Noline, Illinois, USA) и ВЛ-08М (производства СССР), а перевариваемая энергия вычислялась путем умножения суммы органических веществ на удельную калорийность сухого вещества с вычетом золы. Статистическая обработка экспериментальных данных проводилась с помощью компьютерного пакета – Statistics for Windows, 1998, Release 6.0A, StatSoft Inc., USA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что более чем 90% сухой биомассы растений представлено органическими соединениями, которые синтезируются в листьях в процессе фотосинтеза, поэтому размер ассимиляционной поверхности растений является важным условием обеспечения высокой продуктивности экосистем (Ничипорович, 1963). При этом хорошие результаты получаются тогда, когда динамика формирования листовой поверхности протекает по оптимальному графику, что обеспечивает более длительную работу растений на фотосинтез с максимальной площадью листьев (Ничипорович, 1963). Учитывая это, определение площади листьев одуванчика *T. officinale* проводилось несколько раз за вегетацию, к тому же сроки пробоотбора были приурочены к определенным фазам развития (табл. 1). Отметим, что согласно нашим наблюдениям сроки прохождения фаз развития одуванчика обнаружили различия в зависимости от вертикальной поясности. Так, для перехода растений из фазы вегетативного роста к массовому цветению и началу образования семян в сухостепном поясе требовалось 20 и 28 дней, а в лугостепном – 26 и 40 дней. При-

мечательно, что такое различие в сроках прохождения фаз наблюдалось у популяций вида *T. officinale*, находящихся всего лишь на расстоянии 700 м по вертикальной поясности.

Таблица 1

Сезонная динамика формирования ассимиляционного аппарата одуванчика в разных высотных поясах

Фаза развития	Количество листьев	Площадь листьев, дм ²	
		одного листа	одного растения
Сухостепной пояс (<i>T. officinale</i>)			
I	21±2.1	0.05	1.1±0.1
II	22±2.9	0.04	0.9±0.1
III	22±2.3	0.07	1.5±0.2
IV	25±5.4	0.12	3.0±0.5
Лугостепной пояс (<i>T. officinale</i>)			
I	17±2.3	0.05	0.8±0.08
II	14±2.4	0.11	1.4±0.1
III	15±1.9	0.21	3.1±0.4
IV	15±2.4	0.18	2.7±0.4
Альпийский пояс (<i>T. stevenii</i>)			
I	18±2.4	0.02	0.4±0.01
III	17±2.3	0.04	0.6±0.02

Примечание. I – вегетативный рост, II и III – начало и массовое цветение, IV – образование семян.

Сравнительно раннее достижение максимальной величины площади листьев дало возможность лугостепным растениям с большей ассимиляционной поверхностью и относительно долгое время работать на фотосинтез и накапливать сравнительно больше органических веществ. Следует также отметить, что количество листьев растений, произрастающих на участке сухостепного пояса, в фазах вегетативного роста (I), цветения (II, III) и образования семян (IV) превышало тот же показатель лугостепных растений соответственно на 24, 52 и 37%, тогда как по площади одного листа во всех фазах вегетации, за исключением вегетативного роста, лугостепные растения имели большое преимущество (до 3 раз). Следует отметить, что растения *T. stevenii* отличались мелкими листьями, площадь которых до 5 раз уступала площади *T. officinale*, что, очевидно, связано с биологическими особенностями сравниваемых видов и суровыми климатическими условиями альпийского пояса.

В обеспечении высокой продуктивности растений, наряду с площадью листьев, важное значение имеет концентрация фотосинтетических пигментов пластид, выполняющих функцию поглощения и переноса энергии в метаболические центры фотосинтеза. Специфическое строение молекул хлорофиллов (Heath, 1969) позволяет, при незначительном количестве энергии солнечного спектра, переходить в возбужденное состояние, в результате чего в системе возникает избыточная энергия, которая и используется в фотохимических реакциях фотосинтеза. Поглощае-

Из табл. 1 видно, что растения одуванчика, имеющие сильно укороченные стебли, в начале вегетации образуют большое количество мелких листьев (в сухостепном поясе – 21, лугостепном – 17, а альпийском – 18), размеры которых в фазах цветения и образования семян значительно увеличиваются. Помимо этого, при одинаковой максимальной площади листьев растения сухостепного и лугостепного поясов существенно различались по срокам достижения этого показателя (максимальная величина соответственно была обнаружена в фазе плодообразования и

мая каротиноидами энергия передается в центр фотохимических реакций посредством хлорофилла «а». Каротиноиды выполняют также защитные функции, одной из которых является предотвращение деструктивного фотоокисления содержимого клетки на свету и в присутствии свободного кислорода (Griffiths et al., 1955).

Результаты измерений показали (рис. 2), что максимальное содержание хлорофиллов а и б в растениях *T. officinale* было обнаружено в сухостепном, а каротиноидов – в полупустынном поясах, при этом четкая закономерность наблюдалась только в изменении каротиноидов, количество которых снижалось при увеличении высоты произрастания. Содержание всех пигментов в листьях *T. stevenii* значительно уступало тому же показателю *T. officinale*. Кроме того, максимальное соотношение хлорофиллов а и б было обнаружено в листьях лугостепных (*T. officinale*) и альпийских (*T. stevenii*) растений, достигшее соответственно 3.8 и 3.4.

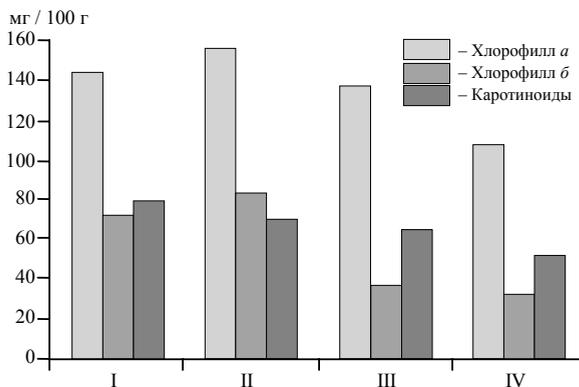


Рис. 2. Содержание пигментов в листьях одуванчика в полупустынном, сухостепном, лугостепном (I, II и III – *T. officinale*) и альпийском (IV – *T. stevenii*) поясах

Рис. 3 иллюстрирует, что в сухостепном поясе надземная и подземная биомасса, аналогично площади листьев (см. табл. 1), постепенно увеличивалась до начала фазы образования семян (IV), а в условиях лугостепного пояса надземная биомасса достигла своего максимального значения в период массового цветения (III), а подземная – семенообразования (IV). По исследуемым поясам менялось также соотношение надземной и подземной биомассы: в условиях сухостепного пояса относительный вес корней был высоким лишь в начале вегетации, а в остальные сроки – до 2 раз уступал надземной биомассе; в лугостепном поясе в начале и в конце опыта обнаружена примерно одинаковая биомасса обеих фракций, а в фазе цветения надземная масса превышала подземную в 1.6 – 1.8 раза.

Другим немаловажным параметром биопродуктивности растений является чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), которая показывает ежесуточный прирост сухой биомассы в пересчете на единицу площади листьев. В отличие от интенсивности фотосинтеза, ЧПФ растений учитывает потери веществ и энергии, происходящие в процессах дыхания, экзосмоса веществ, отмирания тканей и органов растений. Как видно (рис. 4), ЧПФ одуванчика на участке сухостепного пояса варьировала в пределах 4 – 7.5, а лугостепного – 2.2 – 7.8 г/м² листа в сутки, при этом на двух участках опыта максимальная величина обнаружена в фазе цветения. ЧПФ растений обоих участков в начале вегетации была примерно одинаковая, а в конце – резко снизилась на участке лугостепного пояса. Это, очевидно, связано с недостаточным освещением листьев одуванчика, растущего на сенокосах: будучи

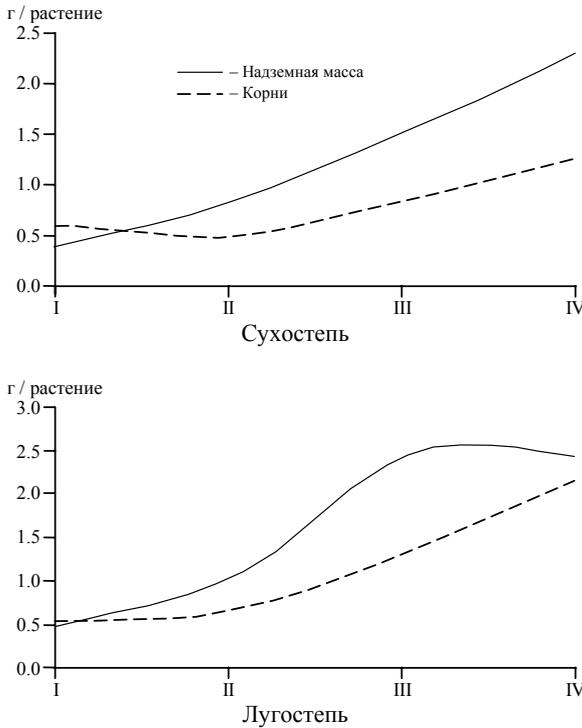


Рис. 3. Сезонная динамика распределения биомассы *T. officinale* в сухостепном и лугостепном поясах. Фаза вегетации: I – вегетативный рост, II – начало цветения, III – массовое цветение, IV – образование семян сухостепного (*T. officinale*) и альпийского (*T. stevenii*) поясов (табл. 2).

бесстебельным растением, он по высоте значительно уступает другим луговым видам, в результате чего проигрывает в конкуренции за усвоение солнечного света. Разреженная и низкорослая растительность сухостепного пояса не препятствует усвоению солнечной энергии, вследствие чего на данном участке высокий уровень ЧПФ сохраняется до конца опыта (см. рис. 4).

Как было отмечено выше, исследуемые виды *T. officinale* и *T. stevenii* являются хорошими кормовыми растениями, питательная ценность которых в Армении и за ее пределами в целом недостаточно изучена (Химический состав..., 1972; Bergen et al., 1990). Ниже приводятся результаты наших исследований по биоэнергетическим и биохимическим свойствам двух видов одуванчика, распространенного на пастбищах и сенокосах сухостепного, лу-

Таблица 2

Содержание органических веществ (г/кг сухого вещества) и биоэнергии (МДж/кг сухого вещества) в растениях одуванчика, произрастающих в разных высотных поясах

Пояс	Сумма органических веществ (ОВ)	Перевариваемые ОВ	Сырой протеин	Удельная калорийность	Перевариваемая энергия
Сухостепной (<i>T. officinale</i>)	822 ^a	510 ^a	182 ^a	18.0 ^a	10.5 ^a
Лугостепной (<i>T. officinale</i>)	856 ^b	508 ^a	160 ^b	18.2 ^a	10.0 ^a
Альпийский (<i>T. stevenii</i>)	901 ^c	506 ^a	151 ^b	19.1 ^b	9.5 ^b

Примечание. Разные буквы в колонках показывают, что исследуемые параметры существенно отличаются друг от друга ($p < 0.05$).

ПАРАМЕТРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ И БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА

При сравнении биохимических показателей *T. officinale* было обнаружено некоторое различие в содержании суммы органических веществ и сырого протеина, максимальное значение которых отмечено соответственно в лугостепном и сухостепном поясах. В отличие от параметров продуктивности, *T. stevenii*, произрастающий в суровых климатических условиях альпийского пояса, по сравнению с *T. officinale* имел некоторое преимущество по сумме органических веществ и удельной калорийности ($p < 0.05$) и одинаковое содержание перевариваемых органических веществ ($p > 0.05$), но несколько уступал по перевариваемой энергии ($p < 0.05$). Различие в удельной калорийности растений, произрастающих в разных вертикальных поясах, свидетельствует об изменении количественного соотношения сахаров, белков и жиров, отличающихся по величине калорийности. Высокая калорийность растений, произрастающих в суровых условиях среды, наблюдалась также в других исследованиях (Межунц, 2006; Wielgolaski, Kjelvik, 1973; Mez Hunts, 2006) и, очевидно, является одним из показателей, характеризующих адаптационную способность растений к сохранению функциональной деятельности в экстремальных ситуациях.

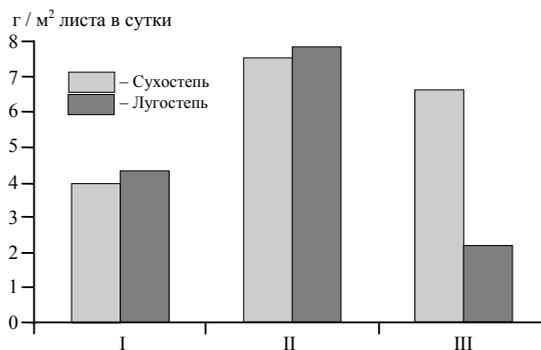


Рис. 4. Динамика чистой продуктивности фотосинтеза *T. officinale* в степном поясе. Периоды измерения: I – вегетативный рост (начало цветения), II – начало цветения (массовое цветение), III – массовое цветение (образование семян)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследования показали, что параметры биопроductивности и биохимический состав растений *T. officinale* претерпевают некоторые изменения под воздействием условий разных вертикальных поясов горных экосистем. Обобщая экспериментальный материал, можно сделать следующие выводы.

1. Растения *T. officinale*, произрастающие в сухостепном и лугостепном поясах, показали одинаковую максимальную величину площади листьев, сухой биомассы и чистой продуктивности фотосинтеза, но заметно различались по сезонной динамике этих параметров.

2. Максимальная концентрация хлорофиллов *a* и *b* в листьях *T. officinale* была обнаружена в сухостепном, минимальная – лугостепном поясах, а сумма каротиноидов уменьшалась снизу вверх по поясам. Содержание пигментов в листьях *T. stevenii*, аналогично площади листьев, значительно уступало тому же показателю *T. officinale*.

3. Условия вертикальных поясов существенно отразились на биохимическом составе *T. officinale*, при этом высокое содержание органических веществ обнаружено в лугостепном, а протеина – в сухостепном поясе. Обнаружены также некоторые различия в биохимическом составе и биоэнергии между исследуемыми ви-

дами рода *Taraxacum* L., в частности, содержание переваримой энергии было выше у *T. officinale*, а органических веществ и удельной калорийности – у *T. stevenii*.

Приношу свою искреннюю благодарность моим коллегам из университета Рединг (Великобритания) профессору Д.И. Гивенсу и доктору наук И. Мюллер-Гарвей за содействие в определении *in vitro* перевариваемых органических веществ, сырого протеина и удельной калорийности в образцах исследуемых растений.

Полевые исследования и часть химических анализов проводились в Центре эколого-ноосферных исследований НАН Армении по бюджетным ассигнованиям, другая часть была выполнена в рамках совместного проекта «HealthyHay», FP6-035805.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабаян Г.Б. Агрохимическая характеристика горно-луговых почв Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Армении, 1982. 136 с.

Межуниц Б.Х. Биоэнергия и питательная ценность природных кормовых угодий Арагцотской котловины в Армении // Изв. аграрной науки (Тбилиси). 2006. Т. 4, № 2. С. 65 – 68.

Нерсисян А.Г. Климат Армении (на армянском языке). Ереван: Айпетрат, 1964. 304 с.

Ничипорович А.А. Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5 – 36.

Ничипорович А.А., Строгонова Л.Е., Чмора С.Н., Власова М.П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 137 с.

Почвы Армянской ССР. Ереван: Айастан, 1976. 383 с.

Химический состав кормовых растений и травостоев естественных сенокосов и пастбищ Армении. Ереван: Ротапринт ВЦ ЦСУ Арм. ССР, 1972. 215 с.

Adler P.B., Morales J.M. Influence of environmental factors and sheep grazing on an Andean grassland // J. Range Management. 1999. Vol. 52, № 5. P. 471 – 481.

Bergen P.M., James R., Kozub G.C. Dandelion (*Taraxacum officinale*) use by cattle grazing on irrigated pasture // Weed Technology. 1990. Vol. 4, № 2. P. 258 – 263.

Griffiths M., Sistrof W.R., Cohen-Bazire G., Stanier R.Y., Calvin M. Function of carotenoids in photosynthesis // Nature. 1955. Vol. 176. P. 1211 – 1215.

Harker K.N., Baron V.S. Grazing intensity effects on weed populations in annual and perennial pasture systems // Weed Science. 2000. Vol. 48, № 2. P. 231 – 238.

Heath O.V. The physiological aspects of photosynthesis. Stanford-California, 1969. 315 p.

Hillebrand H. Opposing effects of grazing and nutrients on diversity // Oikos. 2003. Vol. 100, № 3. P. 592 – 600.

Mezhunts B.Kh. *In vitro* digestible organic matter and energy contents in wild growing forages of Armenia // J. Central European Agriculture. 2006. Vol. 7, № 3. P. 445 – 450.

Sceffer R.A., Aerts R. Root decomposition and soil nutrient and carbon cycling in two temperate fen ecosystems // Oikos. 2000. Vol. 91, № 3. P. 541 – 549.

Smith R.S., Corkhill P., Shiel R.S., Millward D. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. 2. Effects of grazing, cutting date, fertilizer and seed application on the vegetation of an agriculturally improved sward // Grass and forage science. 1996. Vol. 51, № 3. P. 292 – 305.

Tilley J.M.A., Terry R.A. A two-stage technique for the *in vitro* digestion of forage crops // J. Br. Grassl. Soc. 1963. Vol. 18. P. 104 – 111.

Wettstein D. Chlorophyll lefle und der submikroptische form wische der plastiden // Exp. cell research. 1957. № 12. 427 p.

Wielgolaski F.E., Kjolvik S. Mineral elements and energy of plants at Hardangervidda, Norway // Primary productivity and production process / IBP Tundra Biome Steering Committee. Stockholm, 1973. P. 231 – 238.

УДК 599.322.3(574.58)

ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БОБРАМИ *CASTOR FIBER* ВОДОЕМОВ ПОЙМЫ р. ПРА В ОКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Н.Л. Панкова, А.Б. Панков

ФГУ «Окский государственный природный биосферный заповедник»
Россия, 391072, Рязанская обл., Спасский р-н, п/о Лакаш, пос. Брыкин Бор
E-mail: kus-kus@list.ru

Поступила в редакцию 30.01.09 г.

Характер использования бобрами *Castor fiber* водоемов поймы р. Пра в Окском заповеднике. – Панкова Н.Л., Панков А.Б. – Исследованы особенности размещения поселений бобров в пойме р. Пра. Бобры используют 83% всех пойменных водоемов, 48% из них являются зимовочными. Характер использования бобрами водоемов зависит от гидрологического режима и состава водной растительности. Глубокие, богатые макрофитами старицы заселяются бобрами наиболее полно и используются семьей бобров круглый год. Бобры, обитающие в русле реки или в водоемах, бедных макрофитами, помимо основного водоема используют несколько дополнительных.

Ключевые слова: речной бобр, пойменные водоемы, водная растительность, Рязанская область, Россия.

Beaver (*Castor fiber*) usage mode of the Pra river plain reservoirs in the Oka nature reserve. – Pankova N.L. and Pankov A.B. – Specific features of the location of beaver settlements in the Pra river plain were studied. The beavers use 83% of all the plain waterbodies, 48% of which they employ for wintering. The beaver usage mode of waterbodies depends on the hydrological regime and composition of the water vegetation. Deep and macrophyte-rich river oxbows are heavily occupied by beavers and used by a beaver family all the year round. The beavers inhabiting the river stream or macrophyte-deficient reservoirs use several additional waterbodies besides their main location.

Key words: Beaver, plain reservoirs, water vegetation, Ryazan region, Russian Federation.

ВВЕДЕНИЕ

В рационе речного бобра (*Castor fiber* L.) водные травянистые растения играют не менее важную роль, чем древесно-кустарниковые, особенно в зимнее время (Дьяков, 1975). Проблеме использования древесно-кустарниковых кормов и влиянию деятельности бобров на береговую растительность посвящено немало работ (Бородина, 1956; Коробейникова, Дворникова, 1983; Синицин, Русанов, 1989; Николаев, 1997; Завьялов, 2002; Fryxell, Doucet, 1991; Fryxell, 1992; Doucet, Fryxell, 1993; Fryxell et al., 1994 и многие другие (цит. по: Завьялов, 2008)). Тем не менее, вопрос о питании бобров макрофитами до сих пор разработан недостаточно. В работе И.И. Барабаш-Никифорова с соавторами (1961) при помощи системы косвенных расчетов и наблюдений продемонстрировано, что объема зимнего запаса древесно-кустарниковых кормов недостаточно для выживания бобров в подледный период, и тем самым доказана значительная роль макрофитов в питании бобров. В.Е. Жарков и И.В. Соколов (1967) перечислили основные употребляемые бобрами водные растения, Л.В. Колбин (1970) охарактеризовал динамику использо-

вания макрофитов бобрами Березинского заповедника и отметил, что бобры из семей, не заготавливающих корм на зиму, питаются макрофитами. Г.И. Панов и И.С. Легейда (1981) отмечали, что на Киевском водохранилище, где полностью отсутствовали древесно-кустарниковые корма, бобры круглогодично питались макрофитами, и даже использовали их для постройки жилищ. В.И. Гревцев (1983) анализировал встречаемость древесных и макрофитных кормов в желудках бобров в осенне-зимний период. Р.З. Зарипов с соавторами (1985) определили химический состав, калорийность и пищевую ценность потребляемых бобрами водноболотных растений. С.И. Шаповалов (1987) оценил влияние канадского бобра (*Castor canadensis* L.) на кубышку желтую (*Nuphar lutea* (L.) Smith) и кувшинку белоснежную (*Nymphaea candida* C. Presl). Результаты многолетних экспериментальных исследований влияния кормодобывающей деятельности канадского бобра на водные фитоценозы впервые опубликованы в 2007 году (Parker et al., 2007). Подобных специальных исследований по европейскому бобру не проводилось, есть только отрывочные сведения, касающиеся воздействия растительных млекопитающих на сообщества кувшинковых Украины (Дубына, 1982).

М.Н. Бородина в ряде работ по Окскому заповеднику (1956, 1960) подробно осветила вопросы питания бобра древесно-кустарниковой и травянистой растительностью, а также привела оценку воздействия бобров на береговую растительность. В.С. Кудряшов (1975) на основании данных, собранных в 1966 – 1972 гг., установил, что обилие кормов не играет ведущей роли в движении численности населения бобров Окского заповедника. Эти выводы он сделал исходя из оценок древесно-кустарниковых кормов, использование бобрами макрофитов не учитывалось.

В данной работе мы попытались выявить особенности использования бобрами пойменных водоемов р. Пра, различающихся по составу водной растительности и гидрологическому режиму, а также охарактеризовать влияние бобров на растительность водоемов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирался в 2004 – 2008 гг. в Окском заповеднике на участке, включающем 76 пойменных водоемов и 35.5 км русла р. Пра, общей площадью 3 тыс. га.

Река Пра (приток р. Оки) — основная водная магистраль Окского заповедника, расположенного в Рязанской области. Глубина реки от 30 см на мелях до 8 м на плесах, ширина – до 50 м. Скорость течения в период половодья достигает 0.8 м/с, в межень – 0.4 – 0.5 м/с (Квятковская, 1945, цит. по: Онуфренин, Горянцева, 2001). Ширина поймы р. Пра составляет не более 2 км. Большую часть поймы занимают дубовые и ольховые леса, в приустьевой части – луга. Водоемы покрывают пойму густой сетью, для них характерна темная, малопрозрачная вода, богатая гумусовыми веществами. Глубина стариц редко превышает 2 м, ширина их 20 – 50 м, площадь 2 – 3 га, реже – до 10 га. Берега часто достаточно высоки и пригодны для сооружения бобровых нор.

Изучение растительности водоемов проводилось по методике В.Г. Папченко-ва (2003): крупномасштабное глазомерное картирование, описание сообществ

ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БОБРАМИ *CASTOR FIBER*

макрофитов на площадках размером 4 м² (если размеры фитоценозов были менее 4 м², описание осуществлялось в естественных границах). Всего было составлено 132 схемы зарастания водоемов, описано 924 площадки. Было изучено 76 водоемов, на 10-ти из которых картирование растительности проводилось ежегодно в течение 5 лет, на 16-ти – в течение 2-х лет. Градации степени зарастания водоемов приводятся по В.Г. Папченкову (2003). При обследовании водоемов на карто-схему наносились следы жизнедеятельности бобров (жилые норы и хатки, плотины, кормовые столики, вылазы, тропы, каналы), измерялась глубина воды. При каждом посещении бобровых поселений фиксировали поеди макрофитов – составляли список видов поедаемых растений и характеризовали интенсивность их использования по глазомерной шкале (единично, много, массово). В течение 2007 – 2008 гг. 9 поселений обследовались регулярно во все сезоны года.

Учет бобров проводился нами в конце октября – ноябре в 2007 и 2008 гг. Расчет численности бобра производился по методике, предложенной В.С. Кудряшовым (Борисов, 1986). Определение пересчетного коэффициента производили по числу бобровых поселений, имеющих сеголеток. Этот показатель составил 4.0 (число поселений с сеголетками составляло 70%). В работе также использовались материалы учета бобра, начиная с 1940 г., хранящиеся в архивах Окского заповедника.

Во время учета отмечали все следы жизнедеятельности бобров. Особое внимание обращали на месторасположения зимнего запаса древесно-кустарниковых кормов, его состав. Размер запаса определяли по глазомерной шкале (слабый, средний, большой). При осмотре водоема учитывали наличие в поселении различных возрастных групп (сеголетки, годовики, взрослые – все звери в возрасте старше двух лет). Поселение, где присутствовали все возрастные категории, определено нами как полноценное; где встречены два поколения бобров – хорошее; где обитали 1 – 2 взрослых зверя – слабое. Термин «поселение» взят по В.К. Хлебовичу (1947), (цит. по: Кудряшов, 1975) – участок угодий, занятый семьей бобров, парой или одиночным зверем.

Зимой 2007/2008 гг. нами были проведены наблюдения за надледной активностью бобров, обитающих в водоемах, различающихся по кормовым условиям. 9 водоемов, относящихся к разным типам, посещали с периодичностью один раз в 7 – 10 дней с конца ноября по март (12 посещений). Регистрировали все случаи появления бобров на поверхности льда, погрызы, поеди макрофитов около лунок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на обследованной территории в настоящее время обитает не менее 180 бобров (45 поселений), что составляет 6 особей на 1 км² поймы р. Пра (1.5 поселения на 1 км² поймы). Во время учета 12 поселений были обнаружены на русле р. Пра, а 33 – в пойменных водоемах (таблица).

На обследуемом участке располагаются 76 пойменных водоемов. 65 (86.0%) водоемов имеют по берегам развитые заросли ив, остальные окружены ольховым болотом или дубравой без примеси ивы.

Все водоемы исследованного участка можно разделить на заводы – 24 (31.6%) и старицы (пойменные озера) – 52 (68.4%). Из всех обследованных водоемов 13

(17.0%) не имеют следов посещения бобрами. Эти водоемы имеют глубину менее 50 см, пологие берега, сплошное зарастание гидро- и гелофитами, к тому же они находятся в отдалении от русла. На 42-х (56.0%) пойменных водоемах были обнаружены норы или хатки бобров. В 36-ти (48.0%) водоемах в 2007 г. бобры зимовали.

Распределение поселений бобра на контрольном участке Окского заповедника

Количество поселений	Поселение			
	Полноценное	Хорошее	Слабое	Всего
На р. Пра	4	5	3	12
В богатых кормовыми макрофитами глубоководных старицах	6	3	2	11
В обеспеченных кормовыми макрофитами глубоководных старицах	5	6	1	12
В малообеспеченных кормовыми макрофитами, слабо заросших водоемах	6	1	2	9
В богатых кормовыми макрофитами, мелководных водоемах	1			1
Всего	22	15	8	45

Из прибрежно-водных растений в пойменных водоемах р. Пра доминируют *Carex acuta* L., *Comarum palustris* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium erectum* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. Из водных – *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea candida* C. Presl, *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray, *Potamogeton natans* L., *Trapa natans* L. s.l. Изредка встречаются *Scirpus lacustris* L., *Equisetum fluviatile* L., *Stratiotes aloides* L., *Potamogeton lucens* L. Всего в водоемах поймы Пры отмечено 59 видов гидрофитов, гелофитов и гигрогелофитов. Из них, по нашим данным, 30 (50.8%) видов растений поедаются бобрами. В список растений, поедаемых бобрами, входят, в первую очередь, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Stratiotes aloides*, *Sparganium erectum*, виды *Potamogeton*. Поедание плодов чилима (*Trapa natans* s.l.) не отмечено. Такие растения, как виды *Typha*, круглогодично поедаемые бобрами, например, в Хоперском заповеднике (Дьяков, 1975), в пойме р. Пра практически не встречаются, редки также *Calla palustris* L. и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Значение для бобров различных водоемов поймы р. Пра. По гидрологическому режиму и особенностям растительности водные объекты, в которых обитают бобры в пойме р. Пра, можно разделить на русло реки и пойменные водоемы следующих типов: 1) богатые кормовыми макрофитами глубоководные водоемы; 2) обеспеченные кормовыми макрофитами глубоководные водоемы; 3) малообеспеченные кормовыми макрофитами, слабо заросшие глубоководные водоемы; 4) богатые кормовыми макрофитами, мелководные (пересыхающие) водоемы.

Русло реки. Русло р. Пра следует отнести к слабо заросшим (степень зарастания макрофитами не более 5%). На песчаных отмелях реки, открывающихся в межень, развиваются сообщества с преобладанием *Sparganium erectum*, *Sparganium emersum* Rehm., *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus* L., *Potamogeton gramineus* L., *Carex acuta*, *Equisetum fluviatile*. Погруженные гидрофиты в русле практически

отсутствуют. Очень редко, в затишных участках, встречаются заросли *Nuphar lutea* и *Trapa natans*, единично – *Potamogeton natans*. Берега реки покрыты ивняками, дубравами, реже – сосновым лесом. На 1 км русла приходится 0.3 поселения бобров (на 1 поселение – 2.9 км русла реки). Часто бобры, обитающие в русле, посещают окрестные водоемы, перебираясь из реки в водоем по тропам. На реке бобры помимо коры ив, березы и дуба, желудей, поедают также *Sparganium erectum* (основания побегов), *Sagittaria sagittifolia* (листья и клубни), *Equisetum fluviatile* (все растение), *Alisma plantago-aquatica* L. (листья). К сентябрю стрелолист теряет свое значение для бобров в силу практически полного уничтожения его кабанями (*Sus scrofa* L.).

Зимние запасы древесно-кустарниковых кормов были обнаружены в 9-ти из 12-ти поселений, расположенных в русле р. Пра.

Водоемы поймы. 1. *Богатые кормовыми макрофитами глубоководные водоемы.* К первой группе мы отнесли 13 водоемов поймы р. Пра. Это крупные (2 – 5 га) старицы глубиной до 2.5 м, флористически богатые (до 30 видов водных и прибрежно-водных растений). Степень зарастания – от умеренной до сильной. По берегам их имеются заросли ивы, дуба и березы, удаленность водоемов от русла реки не более 50 м. Растительный покров таких водоемов складывается сообществами с преобладанием растений, являющихся для бобров кормовыми – *Stratiotes aloides*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Sparganium erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Rorippa amphibia* (L.) Bess, *Comarum palustris*, *Potamogeton natans*, *P. lucens*, *Scirpus lacustris*, *Carex acuta*, *Trapa natans*. Площадь, занимаемая кормовыми макрофитами, составляет 0.9 – 1.9 га. Каждый водоем этой группы заселяет одна бобровая семья, которая живет в водоеме круглый год. Обилие и разнообразие кормов позволяют бобрам очень незначительно менять границы участка обитания в течение года. Располагаются эти водоемы преимущественно в районе перекрывания пойм рек Пра и Ока, где они следуют один за другим (озера Скопинка, Алексеево, Митина Роща и др.), но также встречаются и выше по течению р. Пра (оз. Толпега, Роговские озера).

Зимой 2007/2008 гг. на оз. Алексеевом, 0.5 га 20% площади которого составляли заросли телореза с участием нимфейных, пара бобров не выходила на поверхность с ноября по март (3.5 месяца), питаясь, видимо, исключительно водными растениями (зимнего запаса древесных кормов обнаружить не удалось). На оз. Санкина Лука семья не менее чем из 4-х животных не появлялась на поверхности 2.5 месяца, питаясь водными растениями (остатки которых были обнаружены нами в польнях) и используя заготовленные ветки. Все водоемы этого типа, кроме одного, в 2007/2008 гг. являлись зимовочными.

Площадь, занятая одним поселением, зависит от площади водоема и составляет 2 – 5 га, не считая участка русла реки, используемого совместно с другими семьями. Следует заметить, что старицы Оки в зоне перекрывания пойм рек Оки и Пры, располагающиеся недалеко от русла Оки, которые по растительности мы можем отнести к 1-му типу водоемов, заселяются бобрами неохотно. Возможно, это связано с высокими паводками, отсутствием леса и большей нестабильностью условий в пойме большой реки.

Зимние запасы древесно-кустарниковых кормов не удалось обнаружить в двух поселениях на водоемах этого типа (оз. Алексеево и водоем без названия близ оз. М. Орешное).

2. *Обеспеченные кормовыми макрофитами глубоководные водоемы.* Водоемы этой группы по размеру и глубине не отличающиеся от предыдущих, флористически более бедны (в них произрастают менее 20 видов макрофитов). По берегам расположены заросли ивы, дуба, березы, изредка – осины. Степень зарастания макрофитами – от умеренной до сильной. В их растительности преобладают *Comarum palustris* (часто обширные заросли), *Carex acuta*, *Nuphar lutea*, реже – *Potamogeton natans*, *P. lucens*. Кормовыми макрофитами занята площадь 0.3 – 0.8 га. Водоемы этой группы наиболее многочисленны в пойме р. Пра (28 водоемов), 40% из них в 2007 г. являлись зимовочными. Летом бобровая семья не довольствуется одним таким водоемом и, как правило, расширяет свою территорию, посещая помимо русла реки еще и 2 – 3 окрестных водоема, повышая тем самым разнообразие кормов и увеличивая свою территорию до 3 – 6 га. Зимой 2007/2008 гг. в оз. Сабельниковом и Андроновой Луке бобры (не менее трех зверей в каждом озере) не выходили на поверхность почти 3 месяца, поедая корневища кубышки, запасы веток и, возможно, сабельник. Однако у животных других поселений (оз. Глушица, Рогастое, Кривое, Нефедово), зимовавших в подобных условиях, перерыв в надледной деятельности был не более 1 – 2 месяцев.

Зимние запасы древесно-кустарниковых кормов не удалось обнаружить в двух поселениях (оз. Харламово, Сиверское).

3. *Малообеспеченные кормовыми макрофитами, глубоководные, слабо заросшие водоемы.* Эти водоемы отличаются бедным флористическим составом и незначительным зарастанием, что обусловлено их молодостью или местонахождением в зоне размыва транзитным потоком в половодье. Их площадь 1.8 – 3 га, глубина 2.5 – 3 м. 13 водоемов этого типа располагаются преимущественно в западной части заповедника (оз. Тарасовский ключ, оз. Подкова и др.) и составляют 15% от общего числа водоемов. В прибрежно-водной зоне в небольшом количестве присутствуют *Comarum palustris*, *Carex acuta*, *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, в водной зоне – *Potamogeton natans*, их суммарная площадь 0.09 – 0.1 га. Нимфейные зачастую отсутствуют или представлены в очень незначительном количестве. Бобры зимовали в 10-ти из 13-ти таких водоемов. Судя по интенсивности наземной активности бобров, наибольшую роль в их питании зимой играли древесно-кустарниковые корма. В летнее время бобры также, по возможности, использовали дополнительные водоемы.

Зимний запас корма отсутствовал в двух водоемах, заселенных одиночными бобрами или парами без приплода.

4. *Богатые кормовыми макрофитами, мелководные (пересыхающие) водоемы.* 22 водоема этого типа имеют площадь 0.3 – 2 га, и максимальную глубину около 1 м, сильно заросшие, богатые ценными для бобров кормовыми растениями, занимающими площадь 0.2 – 1.8 га (всего 50 видов – *Stratiotes aloides*, *Nuphar lutea*, *Sparganium erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Rorippa amphibia*, *Comarum palustris*, *Potamogeton natans*, *P. lucens*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*,

Glyceria maxima и др.). Преимущественно посещаются зверями летом в качестве дополнительных. Зимовка во многих из них невозможна в силу их мелководности, обусловленной старением пойменных водоемов; в некоторых возможна при условии углубления дна бобрами. Бобры зимовали только в одном из водоемов этой группы (оз. Смолянка), построив хатку в наиболее заболоченной его части, прокопав многочисленные каналы глубиной до 1.2 м. Корм на зиму в этом водоеме бобры не запасали.

Зимние запасы веточного корма были обнаружены нами на всех обследованных водоемах поймы р. Пра, в которых зимовали семьи, имеющие сеголеток, кроме оз. Харламово (водоем второй группы) и Смолянка (водоем четвертой группы). Это хорошо заросшие, богатые водной растительностью водоемы, на которых бобры уже много лет зимуют в хатках, расположенных в заболоченных, заросших тальником участках. На оз. Смолянка бобры регулярно, в течение зимы, выходили на поверхность через незамерзающие полыньи и, судя по погрызам и поедям, питались преимущественно ивой и ежеголовником. На оз. Харламово семья из 3-х бобров не выходила на поверхность 1.5 месяца.

В двух других водоемах, где нам не удалось обнаружить зимний запас веточного корма, зимовали одиночные бобры. По мнению Н.В. Уварова (2008), в поселениях, не имеющих приплода, бобры редко заготавливают корм на зиму, так что мы можем предположить, что отсутствие запаса в данном случае связано не с особенностью кормовых условий, а с отсутствием в поселении молодняка. Следует отметить, что во многих водоемах запас корма к весне остается практически не тронутым (оз. Подкова, Нефедово и др.). Большие запасы ветвей, лежащие возле зимовочных нор 2 – 3 года, мы наблюдали на 30% водоемов (возможно, что в других водоемах неиспользованные запасы корма уносятся половодьем). Никакой взаимосвязи между обеспеченностью водоема макрофитами и полнотой использования запаса древесно-кустарниковых кормов нам проследить не удалось. В некоторых случаях бобры осенью просто «подновляют» старый запас, втыкая в него 5 – 10 свежих веток ивы (оз. Шилище, Чулимиха, Митина роща). Также нами не было отмечено зависимости между объемом зимнего запаса и обеспеченностью водоема водной растительностью.

Бобры не только поедают макрофиты, но и запасают их. Так, заготовки корневищ кубышки были отмечены нами на оз. Скопинка и Минаково. Корневища кубышки, длиной около 1 м (3 – 5 штук), были сложены в воде, возле зимовочных нор, вместе с ветвями ивы. Подобное поведение ранее было описано Л.В. Колбиным (1970) для бобров Березинского заповедника.

Несмотря на то, что бобры в условиях обеспеченности макрофитными кормами могут круглогодично обходиться без древесных кормов, что подтверждается наблюдениями на Киевском водохранилище (Панов, Легейда, 1981), бобры, обитающие в водоемах поймы р. Пра, предпочитают ежегодно заготавливать веточные корма, вне зависимости от того, зимуют они в водоеме богатом водной растительностью или практически не заросшем.

Изменения растительности пойменных водоемов, заселенных бобрами. Изменения растительности водоемов могут быть обусловлены гидрологическими,

метеорологическими, сукцессионными и зоогенными факторами и могут привести к переходу водоема из одной группы в другую. Хороший зимовочный водоем (первая группа) в силу естественных процессов может со временем перейти в ряд богатых кормовыми макрофитами мелководных водоемов (четвертая группа). В таком случае для бобров он будет иметь значение только как летний, дополнительный, водоем. И, наоборот, при усилении промывания полыми водами, водоем из первой группы может перейти во вторую и даже третью. Проанализировав данные обследования водоемов, начиная с 1935 г. (Чернов, 1940), мы можем проследить изменения, произошедшие в растительности бобровых водоемов, более чем за 70 лет. Из 10 водоемов поймы р. Пра, исследованных в 30-е гг. прошлого века Н.В. Черновым (1940), 6 к настоящему времени изменили свой статус. Озеро Рожок перешло из второй группы в первую, благодаря внедрению в его растительность телореза; а озера Сундрица, Харламово, Муравлище и Белое, наоборот, за эти годы обеднели и, в той или иной степени, утратили прежнее значение для бобров. Озеро Смолянка, которое в 1930-е гг. можно было отнести к водоемам первой группы, в настоящее время занимает переходное положение между первой и четвертой группой из-за сильного обмеления.

По интенсивности использования бобрами все исследованные водоемы можно разделить на 2 группы: 1) водоемы практически ежегодно, с момента заселения бобрами (1940 – 1966 гг.) и до настоящего времени, являвшиеся зимовочными; 2) водоемы, в которых бобры зимуют не регулярно (или не зимуют вовсе) и, по крайней мере в последние 3 года, посещаемые бобрами лишь в летнее время. В водоемах, заселенных бобрами круглогодично, отмечается значительное сокращение зарослей нимфейных, по сравнению с водоемами, используемыми бобрами только в летнее время, так как зимой корневища кубышки выедаются и заросли не успевают разрастись за лето. В зимовочных водоемах средняя площадь, занятая кубышкой и кувшинкой вместе, составляет $5 \pm 1.1\%$ от площади водоема ($n = 23$), в «летних» – 18.6 ± 1.8 ($n = 19$). Различия достоверны (t -критерий; $P < 0.001$). Это подтверждает выводы С.И. Шаповалова (1987) о том, что численность кувшинки и кубышки находится в обратной зависимости от возраста поселения. Когда возраст поселения достигает 9 – 10 лет, обилие водных растений снижается, после чего наблюдается некоторая стабилизация их численности.

Более всего водная растительность оказывается повреждена бобрами в районе зимовочных нор, где нередко отмечаются своеобразные «прогалы» в сообществах нимфейных, шириной от 2 до 20 м. Также к норам и вылазам зверей ведут дорожки, «выстриженные» в зарослях сабельника и осоки. Так, на одном из водоемов, насчитывается 9 дорожек в сабельнике шириной от 0.3 до 1 м. В случае, если нора не используется, растительность возле нее начинает восстанавливаться в тот же год. По нашим наблюдениям, прогалы в кубышковых сообществах возле зимовочной норы летом начинают зарастать рдестами или роголистником (*Ceratophyllum demersum* L.) в зависимости от того, какой вид входил в исходное сообщество в качестве примеси. При постоянном частичном использовании кубышки бобрами этот вид теряет доминирующее положение и, преимущественно, входит в состав новых сообществ в качестве примеси, что наблюдается, например, на оз. Санкина

Лука, заселенном бобрами с 1945 года, где кубышка в настоящее время не образует чистых зарослей, а только входит в ассоциацию *Nuphareto – Tragetum natantis*. По мнению Д.В. Дубыны (1982), околотовные животные и, в частности, бобры разреживают заросли нимфейных, чем способствуют вселению других видов, особенно из группы погруженных и прикрепленных растений. Полное уничтожение кубышки и кувшинки происходит редко и наблюдается лишь при перенаселении небольшого водоема околотовными животными. Нами было отмечено всего четыре озера в поймах рек Пра и Ока, где кубышка и кувшинка отсутствовали, несмотря на то, что глубины водоемов не препятствовали их произрастанию. Поскольку все эти водоемы в течение почти 50-ти лет были круглогодично заселены бобрами и имели при этом площадь не более 0.5 га, можно предположить, что в отсутствие зарослей нимфейных повинны именно бобры.

Бобры могут также влиять на растительность водоема, изменяя условия обитания растений. Поселившись на оз. Алексеево около 9 лет назад, бобры построили плотину на протоке, соединяющей озеро с рекой, и подняли уровень воды. Водоем, находящийся на стадии старения и относящийся к 4-й группе, перешел в группу богатых макрофитами, глубоководных водоемов. Произошло омоложение растительности водоема, затопление прибрежного ивняка. Надо отметить, что ивняк за 9 лет напрямую от бобров пострадал мало, но большей частью погиб в результате затопления. Растительность оз. Алексеева за последнее время сильно изменилась. Так, до вселения бобров основными растительными группировками этого озера являлись кубышково-кувшинковая и рдестовая (с *Potamogeton perfoliatus*). Озеро интенсивно зарастало *Scirpus lacustris* и *Sparganium erectum*, в небольшом количестве присутствовал *Stratiotes aloides* (Самарина, 1974). В настоящее время в растительном покрове водоема доминирует *Stratiotes aloides*; нимфейные входят в состав телорезовых сообществ в качестве незначительной примеси. Заросли гелофитов разрежились и сократились вследствие повышения уровня воды и прямого уничтожения бобрами, а *Potamogeton perfoliatus* полностью исчез из водоема.

С помощью плотин бобры также поддерживают достаточно высокий уровень воды в оз. Корчажное и Б. Попово, а оз. Смолянка оказалось разделено плотиной на две части, что, вероятно, способствует деградации водной растительности в запруженной части озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бобры, живущие в глубоководных старицах с богатой и разнообразной водной растительностью, не меняют размеры своего участка обитания в течение года, все время оставаясь в границах основного водоема, лишь периодически выходя в русло реки.

Бобры, обитающие в водоемах с недостаточной или неразнообразной макрофитной кормовой базой, помимо основного (зимовочного) водоема используют в качестве жировочных водоемов соседние старицы.

В зависимости от уровня воды в водоемах и флуктуаций водной растительности водоем может переходить из одного типа в другой, что может влиять на характер использования его бобрами.

Бобры, обитающие в русле р. Пра, до самого ледостава продолжают посещать соседние водоемы, богатые водной растительностью.

Такие растения, как *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Sparganium erectum*, *Stratiotes aloides* и *Scirpus lacustris*, в условиях поймы р. Пра имеют большое значение в зимнем питании бобров. Обилие вышеназванных макрофитов позволяет бобрам 2.5 – 3.5 месяца не показываться на поверхности льда. Отсутствие в водоемах достаточного количества водной растительности повышает надледную активность животных и сокращает «мертвый период» до 10 – 30 дней.

Длительно обитая на одном и том же водоеме, бобры значительно сокращают заросли нимфейных, особенно в районе зимовочных нор. Продолжительное обитание бобров в небольшом замкнутом водоеме, вероятно, может привести к полному исчезновению зарослей нимфейных.

Бобры в процессе строительной деятельности изменяют водный режим отдельных пойменных водоемов, что может приводить к серьезным изменениям в растительности.

В пойме р. Пра бобры заготавливают веточный корм независимо от степени обеспеченности зимовочного водоема макрофитами, хотя, зачастую, в течение зимы практически не используют свой запас.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабаш-Никифоров И.И., Дежкин В.В., Дьяков Ю. Бобры бассейна Дона. Экология и вопросы хозяйства: моногр. очерк // Тр. Хоперского заповедника. Воронеж: Воронеж. кн. изд-во, 1961. Вып. 5. С. 3 – 115.

Бородина М.Н. Результаты и перспективы расселения речного бобра в бассейне реки Оки // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в госзаповедниках. М.: Изд-во Минсельхоза СССР, 1956. С. 95 – 136.

Бородина М.Н. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Тр. Окского заповедника. Вологда: Вологод. кн. изд-во, 1960. Вып. 3. С. 41 – 77.

Борисов Б.П. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях / Главохота РСФСР. М., 1986. 19 с.

Гревцев В.И. Осенне-зимнее питание речного бобра Волжско-камского междуречья // Экология и промысел охотничьих животных. М.: Изд-во Моск. кооп. ин-та, 1983. С. 158 – 169.

Дубына Д.В. Кувшинковые Украины. Киев: Наук. думка, 1982. 232 с.

Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 479 с.

Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр в СССР // Acta Theriologica. 1967. Vol. XII, № 3. Р. 27 – 46.

Завьялов Н.А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Лекции и материалы докл. I Всерос. школы-конф. / Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Принтхаус, 2008. С. 4 – 24

Заринов Р.З., Гильманова Л.Ф., Шафигуллин Р.И. К изучению адаптаций питания некоторых видов растительноядных животных в естественных биогеоценозах // Экспериментальное изучение искусственных и естественных экосистем. Казань: Изд-во Казан. филиала АН СССР, 1985. Ч. 2. С. 42 – 55.

Колбин Л.В. Питание бобра в Березинском заповеднике // Березинский заповедник. Минск: Урожай, 1970. Вып. 1. С. 180 – 192.

ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БОБРАМИ *CASTOR FIBER*

Коробейникова В.П., Дворникова Н.П. О влиянии кормодобывающей деятельности речного бобра (*Castor fiber* L.) на травянистую растительность прибрежных фитоценозов // Экология. 1983. № 6. С. 70 – 72.

Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы их определяющие: Тр. Окского заповедника. Рязань: Моск. рабочий, 1975. Вып. 11. С. 5 – 124.

Онуфрениа М.В., Горянцева О.В. Динамика климата и биоты южной Мещеры за последние 60 лет (Окский заповедник) // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Рус. ун-т, 2001. С. 32 – 38

Панов Г.И., Легейда И.С. Адаптация бобров к условиям жизни на Киевском водохранилище // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания: Сб. науч. тр. Киев: Наук. думка, 1981. 176 с.

Папченков В.Г. Картирование растительности водоёмов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 132 – 137.

Самарина Б.Ф. Высшая водная растительность водоёмов Окского заповедника и характер использования их утками // Флора и растительность Окского заповедника: Тр. Окского заповедника. М.: Моск. рабочий, 1974. Вып. 10. С. 123 – 167.

Уваров Н.В. К экологии бобра *Castor fiber* юго-восточной Мещеры в поздне-осенний период // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области. Рязань: Голос губернии, 2008. С. 62 – 68.

Чернов В.Н. Геоботанический очерк Окского государственного заповедника // Тр. Окского заповедника / Главное управление по заповедникам, зоопаркам и зоосадам СНК РСФСР. М., 1940. Вып. 1. С. 59 – 120.

Шаповалов С.И. Канадский бобр как средообразующий фактор экосистем Карельского перешейка. Тюмень, 1987. 18 с. Деп. в ВИНТИ 16.11.87, 8044-В87.

Parker J.D., Caudill C.C., Hay M.E. Beaver herbivory on aquatic plants // Oecologia. 2007. Vol. 151. P. 616 – 625.

УДК 581.55+582.4

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ *HYPERICUM PERFORATUM* L. В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.М. Пархоменко, А.С. Кашин

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: parhomenko_vm@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.04.09 г.

Характеристика растительных сообществ с участием *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области. – Пархоменко В.М., Кашин А.С. – Исследовано 28 сообществ с участием *Hypericum perforatum* L. из пяти биотопов в 17-ти районах Саратовской области. Обнаружено 325 видов 197 родов 52 семейств сосудистых растений. В большинстве сообществ преобладали опушечные, степные виды и виды антропогенных биотопов. Выявлено, что на юго-восточной границе своего ареала *H. perforatum* по своей экологической стратегии ведёт себя как эксплерент. Места его обитания лимитируются не таксономическим составом сообществ, а степенью нарушенности их структуры.

Ключевые слова: *Hypericum perforatum*, сообщества, флористическое разнообразие, обилие, жизненные формы, экоморфы, ценоморфы.

Characteristics of vegetative communities with *Hypericum perforatum* L. in the Saratov region. – Parkhomenko V.M. and Kashin A.S. – 28 communities with *Hypericum perforatum* L. from five biotops in 17 districts of the Saratov region were surveyed. 325 vascular plant species (197 genera, 52 families) were revealed. In most communities the wood-edge and steppe species and those of anthropogenous biotops prevailed. On the southeast border of its habitat, *H. perforatum* behaves as an explerent by its ecological strategy. The places of its location are limited by the disturbance degree of the structure of communities rather than by the taxonomic composition of these communities.

Key words: *Hypericum perforatum*, community, floristic variety, abundance, vital forms, ecomorphs, cenomorphs.

ВВЕДЕНИЕ

По данным Европейского научного объединения фитотерапии зверобой прорытвенный (*Hypericum perforatum* L.) является одним из самых популярных лекарственных растений в мире (Volmer, Raal, 1998). Он входит в фармакопеи многих стран и широко используется в научной и народной медицине в качестве противовоспалительного, анальгезирующего, седативного и антидепрессантного средства (Растительные..., 1985; Забалуев, 2000; Дикорастущие..., 2001).

H. perforatum редко образует крупные заросли, чаще растет узкими полосами вдоль опушек леса или небольшими куртинами. В лесной зоне растет на суходольных лугах, лесных полянах, вдоль лесных опушек, на вырубках и в разреженных сосновых или хвойно-мелколиственных лесах. В лесостепной зоне встречается в дубовых рощах, луговых степях, березовых колках, а также на вырубках. В горных районах растет в предгорьях на каменистых склонах, редко поднимается до субаль-

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

пийских лугов. Иногда как сорняк растет около дорог, среди посевов, по окраинам полей, на заброшенных пашнях (Растительные..., 1985; Иллюстрированный..., 2004; Маевский, 2006).

Однако в различных условиях обитания *H. perforatum* ведет себя по-разному. Так, в некоторых странах (Австралия, Германия, Канада, Новая Зеландия, США) он, попадая в очень благоприятные условия и не имея естественных врагов, ведет себя как виолент и становится злостным засорителем, захватывая огромные площади, проникая в посевы и на пастбища, вытесняя другие растения, тем самым нанося тяжелый экономический урон сельскому хозяйству, в связи с чем против него в этих странах применяются химические и биологические методы борьбы (Murphy, 1955; Holloway, 1957; Mathews, 1960; Nelson, 1962; Harris, 1967).

Не смотря на обилие опубликованных данных по различным аспектам биологии и экологии *H. perforatum*, совершенно неизученной остается структура растительных сообществ с его участием. В отечественной и зарубежной литературе не обнаружено никаких сведений по этой проблеме.

Целью данного исследования являлось изучение видового состава и экологической структуры сообществ с участием *H. perforatum* как одного из возможных факторов, влияющих на состояние его ценопопуляций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для характеристики сообществ с участием *H. perforatum* использовались стандартные методики описания фитоценозов на площадках 100 м². Для определения видовой принадлежности использовались определители высших растений (Маевский, 1964, 2006). Видовые названия растений приведены по сводке С.К. Черепанова (1995). Обилие видов оценивалось глазомерно по шкале обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке (Понятовская, 1964). Для анализа растительных сообществ по ряду параметров (жизненные формы по системе И.Г. Серебрякова и К. Раункиера, ценоморфы, трофоморфы, гигроморфы, гелиоморфы) использовались литературные данные (Раменский и др., 1956; Плаксина, 2002; Матвеев, 2006) и личные наблюдения авторов. Сходство флористического разнообразия сообществ оценивалось с помощью коэффициента Жаккара:

$$K_j = \frac{N_{A+B}}{(N_A + N_B) - N_{A+B}},$$

где N_{A+B} – число общих видов в сравниваемых сообществах A и B ; N_A и N_B – число видов в каждом из сообществ (Матвеев, 2006).

Исследования проводились в вегетационные периоды 2006 – 2008 гг. в 28-ми сообществах из 17-ти районов, находящихся в разных эколого-ценотических условиях, как Право-, так и Левобережья Саратовской области (табл. 1). Исследовали пять типов биотопов, в которых произрастает *H. perforatum*: степные (СМ), экотонные (ЭМ), лесные (ЛМ), луговые (ЛГМ) и антропогенно-трансформированные местообитания (АТМ). Охвачены все основные районы произрастания данного вида на территории области. Как показывают наши исследования, юго-восточная граница ареала вида в пределах области проходит в Левобережье примерно по линии Пугачев – Маркс – Красный Кут.

Таблица 1

Местонахождение и краткое описание исследованных сообществ
с *Hypericum perforatum*

№ сообщества	Местообитание сообщества	Краткое описание сообщества
Степные местообитания (СМ)		
1	Влс (Вольский р-н, окр. с. Спасское)	Разнотравно-узколистномятликовое сообщество
2	Вск (Воскресенский р-н, окр. с. Садовка)	Разнотравно-злаковое сообщество (в овраге)
3	Клн (Калининский р-н, окр. г. Калининск)	Разнотравно-злаковое сообщество с участием подроста <i>Pinus sylvestris</i>
4	Крс (Краснокутский р-н, охотхозяйство «Луганское»)	Разнотравно-злаковое сообщество (под ЛЭП)
5	Пгч (Пугачевский р-н, окр. с. Каменка)	Разнотравно-злаковое сообщество (на склоне оврага)
6	Срт (Саратовский р-н, окр. с. Вольновка)	Узколистномятликовое сообщество
7	Ттц (Татищевский р-н, окр. с. Каменка)	Узколистномятликовое сообщество в нижней части пологого склона (выпас)
8	Ттц (Татищевский р-н, охотхозяйство «Гартовское»)	Ковыльное сообщество
9	Хвл (Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынский)	Разнотравно-злаковое сообщество на склоне мелового холма
Экотонные местообитания (ЭМ)		
10	Атк (Аткарский р-н, окр. с. Приречное)	Опушка соснового леса с участием <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (на месте гари)
11	БзК (Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка)	Опушка дубово-березового леса (под ЛЭП)
12	Блш (Балашовский р-н, окр. с. Репное)	Поляна в сосновом лесу
13	Крс (Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка)	Опушка смешанного леса
14	Лсг (Лысогорский р-н, окр. с. Урицкое)	Поляна в березовом лесу
15	Птр (Петровский р-н, окр. г. Петровск)	Склон оврага на опушке соснового леса
16	Ртц (Ртищевский р-н, окр. с. Потьма)	Опушка смешанного леса
17	Ттц (Татищевский р-н, окр. с. Каменка)	Опушка березового леса
18	То же	Опушка березового леса (травянистый ярус сильно нарушен деятельностью <i>Sus scrofa</i> Linnaeus, 1758)
19	Граница Ттц и Нвб (Новобурасский р-н, окр. с. Аряш)	Опушка смешанного леса с участием <i>Amygdalus nana</i>
20	То же	Поляна в смешанном лесу
21	«	Опушка смешанного леса с участием <i>Chamaecytisus ruthenicus</i>
Лесные местообитания (ЛМ)		
22	Хвл (Хвалынский р-н, окр. с. Алексеевка)	Дубрава злаковая
Луговые местообитания (ЛГМ)		
23	Мрк (Марксовский р-н, окр. с. Волково)	Низинное луговое сообщество
24	Ртц (Ртищевский р-н, окр. с. Потьма)	То же
25	Хвл (Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынский)	Суходольное луговое сообщество
Антропогенно-трансформированные местообитания (АТМ)		
26	БзК (Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка)	Средневозрастная залежь
27	Хвл (Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынский)	То же
28	То же	Старовозрастная залежь с участием подроста <i>Acer platanoides</i>

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Число видов отдела Magnoliophyta, встречающихся в сообществах с *H. perforatum*, в разных местообитаниях колебалось от 20 до 83 (табл. 2 – 4). Максимальное число видов отмечалось в трех сообществах: в суходольном луговом сообществе в Хвл (№ 25), в экотонном сообществе на поляне в смешанном лесу на границе Ттц и Нвб (№ 20) и в сообществе на залежи в Хвл (№ 27) (83, 79 и 69 видов соответственно). Вторую группу составили сообщества со средним уровнем видового разнообразия (от 40-ка до 57-ми видов). В основном это были сообщества СМ (6 из 9-ти сообществ), но в эту группы также попали экотонные сообщества местообитаний № 11, 14 и 17 и сообщества АТМ (№ 26 и 28). Большая часть экотонных сообществ (2/3) попала в третью группу с минимальным уровнем видового разнообразия (от 20-ти до 39-ти видов). В состав этой группы также вошли следующие сообщества: дубрава злаковая в Хвл (№ 22), сообщества низинных лугов (№ 23 и 24) и остепнённых оврагов (№ 2, 5, 7).

Таблица 2

Преобладающие жизненные формы, эко- и ценоморфы и доминантные виды в сообществах степных местообитаний с участием *Hypericum perforatum*

№	Число видов	ЖФ по И.Г. Серебрякову	ЖФ по К. Раункяеру	Доминантные виды	Ценоморфы	Экоморфы		
						ТМ	ГГМ	ГМ
1	40	Короткокорневищные, тр. мн.	Нсг	<i>Poa angustifolia</i>	Ст, Ср Оп	MsTr	KsMs	He
2	38	То же	То же	<i>Elytrigia repens</i>	Ст	То же	Ks	То же
3	41	Стержнекорневые, тр. мн.	«	<i>Poa angustifolia</i>	То же	«	KsMs	«
4	56	То же	«	То же	Ст, Ср	«	То же	«
5	39	Короткокорневищные и стержнекорневые, тр. мн	«	<i>Elytrigia repens</i> , <i>Poa angustifolia</i>	Оп	«	KsMs, Ks	«
6	42	Стержнекорневые, тр. мн.	«	<i>Poa angustifolia</i>	Ст	«	KsMs	«
7	39	Короткокорневищные и стержнекорневые, тр. мн	«	То же	То же	«	KsMs, MsKs	«
8	42	Короткокорневищные, тр. мн.	«	<i>Hypericum perforatum</i> , <i>Stipa capillata</i>	«	«	KsMs, Ks	«
9	57	Стержнекорневые, тр. мн.	«	<i>Stipa pennata</i>	«	«	KsMs	«

Примечание. ЖФ – жизненные формы, тр. мн. – травянистые многолетники, Нсг – гемикриптофиты, ТМ – трофоморфы, ГГМ – гигроморфы, ГМ – гелиоморфы, MsTr – мезотрофы, Ks – ксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, MsKs – мезоксерофиты, He – гелиофиты, Ст – степные, Оп – опушечные, Лс – лесные, Лг – луговые, Ср – сорные.

Таким образом, минимальным уровнем видового разнообразия, независимо от типа биотопа, отличались сообщества Левобережья Саратовской обл. (Пгч, КрК, Мрк), а в Правобережье – преимущественно сообщества южных и западных районов (Ртц, Блш, Крс), в то время как максимальным видовым разнообразием характеризовались преимущественно сообщества северных и северо-восточных районов Правобережья, находящиеся на водораздельной части Приволжской возвы-

шенности (Хвл, Влс, БзК, Срл). Несколько более противоречивая картина в отношении разнообразия видов наблюдалась в сообществах центральных районов Правобережья области (Птр, Атк, Ттц, Лсг, Клн), т.е. районов, занимающих пограничное положение между районами с высоким и низким видовым разнообразием сообществ. Но и в этом случае тип биотопа не играл существенной роли. Так, на границе Ттц и НвБ в одном сообществе лесного местообитания наблюдалось высокое (№ 20), а в другом – низкое (№ 21) видовое разнообразие (79 и 32 вида соответственно). Однако все же сообщества с минимальным видовым разнообразием (от 20 до 31 вида) были более характерны для экотонных (№ 18, 10, 16, 15), реже – для луговых (№ 23, 24) местообитаний.

Таблица 3

Преобладающие жизненные формы, эко- и ценоморфы и доминантные виды в сообществах экотонных и лесных местообитаний с участием *Hypericum perforatum*

№	Число видов	ЖФ по И.Г. Серебрякову	ЖФ по К. Раункяйеру	Доминантные виды	Ценоморфы	Экоморфы		
						ТМ	ГТМ	ГМ
Экотонные местообитания								
10	26	Стержнекорневые, тр. мн.	Нсг	<i>Poa angustifolia</i>	Оп,Ст	MsTr	KsMs	He
11	52	Короткокорневищные, тр. мн.	То же	<i>Acinos arvensis, Elytrigia repens, Hypericum perforatum, Rumex acetosella</i>	То же	MsTr	Ks	То же
12	38	Короткокорневищные, тр. мн., однолетники	«	<i>Agropyron cristatum</i>	Ст	То же	KsMs, Ks	«
13	33	Стержнекорневые, тр. мн.	«	<i>Poa angustifolia</i>	Ст, Ср	«	То же	«
14	57	Стержнекорневые и длиннокорневищные, тр. мн.	«	То же	Оп	«	Ms	«
15	31	Длиннокорневищные, тр. мн.	«	«	То же	«	KsMs	«
16	29	Стержнекорневые и длиннокорневищные, тр. мн.	«	<i>Fragaria vesca, Poa angustifolia</i>	«	«	То же	«
17	46	Стержнекорневые, тр. мн.	«	<i>Poa angustifolia, Rumex acetosella</i>	«	«	«	«
18	20	То же	«	<i>Hypericum perforatum, Poa angustifolia</i>	Ст, Оп	«	Ks	«
19	39	Короткокорневищные, тр. мн.	«	<i>Bromopsis riparia, Fragaria viridis, Hypericum perforatum, Poa angustifolia, Amygdalus nana, Galatella rossica</i>	Оп	«	KsMs	«
20	79	Стержнекорневые, тр. мн.	«	<i>Fragaria vesca, Poa angustifolia, Bromopsis riparia</i>	То же	«	То же	«
21	32	То же	«	<i>Artemisia pontica, Elytrigia repens, Fragaria vesca, Poa angustifolia</i>	«	«	Ks	«
Лесные местообитания								
22	36	Короткокорневищные, тр. мн.	«	<i>Hypericum perforatum, Poa angustifolia</i>	Оп, Ст, Лс	«	KsMs	«

Примечание. Усл. обозначения см. табл. 2.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Таблица 4

Преобладающие жизненные формы, эко- и ценоморфы и доминантные виды
в сообществах биотопов луговых и антропогенных местообитаний
с участием *Hypericum perforatum*

№	Число видов	ЖФ по Серебрякову	ЖФ по Раункиеру	Доминантные виды	Ценоморфы	Экоморфы		
						ТМ	ГТМ	ГМ
Луговые местообитания								
23	29	Длиннокорневищные, короткокорневищные и стержнекорневые тр. мн.	Нсг	<i>Hypericum perforatum</i> <i>Phragmites australis</i> <i>Poa angustifolia</i>	Ст, Оп, Лг	MsTr	Ms	He
24	28	Длиннокорневищные тр. мн.	Нсг	<i>Juncus effusus</i>	Лг	MsTr MgTr	Ms	He
25	83	Короткокорневищные тр. мн.	Нсг	<i>Fragaria vesca</i> <i>Galium verum</i> <i>Stipa pennata</i> <i>Bromopsis riparia</i> <i>Elytrigia repens</i>	Ст, Оп	MsTr	KsMs MsKs	He
Антропогенные местообитания								
26	55	Короткокорневищные и стержнекорневые тр. мн.	Нсг	<i>Elytrigia repens</i>	Оп, Ср	MsTr	Ms KsMs	He
27	69	Стержнекорневые тр. мн.	Нсг	<i>Ajuga genevensis</i> <i>Convolvulus arvensis</i> <i>Elytrigia repens</i> <i>Hypericum perforatum</i> <i>Lactuca tatarica</i> <i>Linaria vulgaris</i> <i>Medicago romanica</i> <i>Pastinaca sylvestris</i> <i>Vicia cracca</i>	Ср	MsTr	Ms	He
28	50	Стержнекорневые тр. мн.	Нсг	<i>Glechoma hederacea</i> <i>Poa angustifolia</i> <i>Urtica dioica</i> <i>Elytrigia repens</i>	Ср	MsTr	Ms	He

Примечание. Усл. обозначения см. табл. 2.

В сообществах с *H. perforatum* обнаружено 325 видов сосудистых растений, относящихся к 197-ми родам 52-х семейств. Доля видов семейства Asteraceae составила 19.1% от общего числа видов; Fabaceae – 9.5%; Poaceae – 8.9%; Lamiaceae – 7.4%; Rosaceae – 6.8%; Scrophulariaceae – 6.2%; Caryophyllaceae – 5.2%; Apiaceae – 3.7%, Brassicaceae и Polygonaceae – 2.7% (табл. 5). Остальные 42 семейства представлены 1 – 7 видами (менее чем по 2.2% в каждом семействе).

По числу видов, отмеченных в сообществах с *H. perforatum*, максимальным числом видов был представлен род *Veronica* (восемь видов). Рода *Artemisia* и *Hieracium* были представлены семью, рода *Carex* и *Vicia* – шестью, рода *Astragalus*, *Galium*, *Viola* – пятью, рода *Epilobium*, *Potentilla*, *Rumex*, *Trifolium* – четырьмя, 18 родов – тремя, 39 родов – двумя видами, а 128 родов (65.0%) – единственным видом.

Больше половины видов (66.7%) встречалась только в 1–3 исследованных местообитаниях. Помимо зверобоя, из 325-ти отмеченных видов для всех изученных сообществ не было встречено ни одного общего вида. Для 26-ти сообществ обнаружен только один общий вид –

Таблица 5
Спектр ведущих по числу видов семейств
в исследованных сообществах

Название семейства	Число видов		Число родов
	абс.	%	
Asteraceae	62	19.1	36
Fabaceae	31	9.5	12
Poaceae	29	8.9	16
Lamiaceae	24	7.4	18
Rosaceae	22	6.8	13
Scrophulariaceae	20	6.2	10
Caryophyllaceae	17	5.2	12
Apiaceae	12	3.7	9
Brassicaceae	8	2.7	8
Polygonaceae	8	2.7	3
Всего	233	71.7	127

Poa angustifolia, для 24-х – *Elytrigia repens*, для 22-х – два вида: *Achillea stepposa* и *Potentilla argentea*, для 19-ти – два вида – *Agrimonia eupatoria* и *Euphorbia virgata*, для 10-ти – 18-ти сообществ – по 1 – 3 вида: *Berteroa incana*, *Bromopsis riparia*, *Cichorium intybus*, *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Fragaria vesca*, *Galium verum*, *Knautia arvensis*, *Lathyrus tuberosus*, *Linaria vulgaris*, *Medicago romanica*, *Origanum vulgare*, *Scabiosa ochroleuca*, *Securigera varia*, *Senecio jacobaea*, *Verbascum orientale*, *Veronica chamaedrys*, *Veronica jacquinii*, для 4-х – 9-ти сообществах – по 9 – 25 видов.

В состав доминантов и субдоминантов в 19 из 28-ми изученных растительных сообществ входил *Poa angustifolia*. На втором месте по встречаемости в составе доминантов и субдоминантов был *Elytrigia repens* (в восьми сообществах), на третьем – *Hypericum perforatum*. Также среди доминантов или субдоминантов данных сообществ было встречено еще 23 вида (см. табл. 2 – 4).

Все изученные растительные сообщества различаются как по числу, так и по составу не только доминантных и субдоминантных видов, но и видов, встречающихся редко и единично. На залежи в БзК (№26) и в разнотравно-злаковых сообществах в Вск и в Крс (№2 и 4) доля единично встречающихся видов была максимальна – 71.1, 64.3 и 60.0% соответственно. Минимальная доля единично встречающихся видов наблюдалась в экотонном сообществе на опушке соснового леса в Птр (№15) – 16.1%.

В СМ обнаружены растения 19-ти жизненных форм, из которых во всех местообитаниях данного биотопа встречались длиннокорневищные, короткокорневищные и стержнекорневые травянистые многолетники (далее – тр. мн.) – 12.8, 19.4 и 18.9% соответственно, однолетники (12.8%), двулетники (9.4%) и полукустарнички (7.8%). Доля участия остальных жизненных форм не превышала 5% от общего списка и 10% от видового списка отдельных местообитаний. В местообитаниях данного биотопа большинство видов являются короткокорневищными и стержнекорневыми тр. мн.

Из 23-х выделенных жизненных форм в ЭМ не встречались только луковичные тр. мн. Во всех сообществах данного типа биотопа встречались длиннокорневищные, короткокорневищные, стержнекорневые и рыхлодерновинные тр. мн. (14.7, 20.3, 22.8 и 2.5% соответственно). Доля вышеперечисленных жизненных

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

форм в ЭМ несколько выросла по сравнению с биотопом СМ, а двулетников и лукустарничков – снизилась (6.1 и 3.1% соответственно), доля же однолетников осталась на прежнем уровне. Доля участия остальных жизненных форм не превышала 4.0% от общего списка и 8.0% от видового списка отдельных местообитаний. В ЛМ обнаружено 10 жизненных форм, из которых на долю короткокорневищных тр. мн. приходилось 38.9% от всех видов, встреченных в данном биотопе, на долю стержнекорневых – 19.4%, а на долю длиннокорневищных – 13.9%. В ЛГМ доминировали короткокорневищные, стержнекорневые и длиннокорневищные тр. мн. (26.3, 21.9 и 20.2% соответственно). Во всех сообществах ЛГМ также встречались стержнекистевые и стержнекорневые тр. мн., но их доля была низкой. Остальные 11 жизненных форм встречались в 1 – 2 сообществах. Во всех сообществах АТМ встречались 10 жизненных форм, из которых во всех сообществах доминировали стержнекорневые (22.2%), короткокорневищные (18.8%) и длиннокорневищные (17.1%) тр. мн. и однолетники (12.0%). Их доля по отдельным сообществам варьировала в пределах 8.0 – 10.0%. Доля остальных жизненных форм не превышала 9%.

Анализ распределения жизненных форм по системе Раункиера показал, что в сообществах СМ преобладали гемикриптофиты (67.8%). Также довольно заметную роль играли терофиты (12.2%). Доля остальных жизненных форм составляла менее 8.0% (кроме хамефитов в разнотравно-злаковом сообществе в Пгч (№5) – 10.3%). Также в некоторых сообществах встречались переходные типы (гемикриптофиты или терофиты, гемикриптофиты или криптофиты, терофиты или гемикриптофиты). В сообществах ЭМ также преобладали гемикриптофиты (67.5%). Доля терофитов в экотонных сообществах на опушке соснового леса в Атк (№10) и поляне в сосновом лесу в Блш (№12) достигала 15.4%. В отдельных сообществах заметную роль также играли хамефиты. В ЛМ доля гемикриптофитов составляла 77.8%, криптофитов – 11.1%, хамефитов – 8.3%, фанерофитов – 2.8%. Терофитов и переходных форм не было обнаружено. Как и в предыдущих биотопах, в ЛГМ доминировали гемикриптофиты (77.8%). Доля остальных жизненных форм не превышала 10.5% за исключением лугового сообщества в Ргш (№24), где доля криптофитов составила 17.9%. Переходных форм не было найдено. В АТМ доминировали гемикриптофиты (68.4%). Доля остальных жизненных форм, в том числе и переходных, была меньше 10.5%, кроме терофитов в суходольном луговом сообществе в Хвл (№27) – 14.5%.

В различных биотопах соотношение трофоморф было относительно одинаковым. Доля мегатрофов варьировала от 28.9% в ЭМ до 32.5% в АТМ, мезотрофов – от 52.8% в ЛМ до 61.5% в АТМ, олиготрофов – от 6.0% в АТМ до 12.2% в ЭМ. Галомегатрофы отмечались только в биотопах СМ и ЭМ; паразиты были найдены лишь в СМ.

Анализ гигроморф показал, что во всех сообществах СМ преобладали ксеромезофиты (32.2%) и ксерофиты (25.6%). Довольно заметная доля приходилась на мезоксерофиты – 22.8%. Доля мезофитов составила лишь 16.7% от общего списка всех видов данного биотопа. В сообществах ЭМ наблюдалась мезофитизация: как и в предыдущем биотопе преобладали мезоксерофиты (27.9%), но стало более заметным участие мезофитов (25.4%), снизилась доля мезоксерофитов (21.3%) и

ксерофитов (19.3%). В ЛМ преобладали мезоксерофиты (38.9%) и мезофиты (30.6%). Доля ксерофитов и мезоксерофитов составила 13.9 и 16.7% соответственно. В ЛгМ преобладали мезофиты (25.4%) и ксеромезофиты (23.7%). Доля мезоксерофитов и ксерофитов была несколько ниже – 20.2 и 18.4% соответственно. Биотоп АТМ отличался самой высокой долей мезофитов – 35.9% и самой низкой долей ксерофитов – 10.3%. Доля ксеромезофитов и мезоксерофитов составила 27.4 и 19.7% соответственно. Остальные гигроморфы играли незначительную роль: гигромезофиты были представлены тремя (0.9%), ультрагигрофиты – четырьмя (1.2%), гигрофиты – семью (2.2%), мезогигрофиты – 15-ю видами (4.6%).

Среди видов, сопутствующих зверообу продуцирующему, преобладали гелиофиты, которые доминировали во всех изученных сообществах – от 66.7% в ЛМ до 88.8% в СМ. Доля сциогелиофитов была намного меньше: максимальная доля (27.8%) наблюдалась в ЛМ, а минимальная (10.0 – 11.0%) – в СМ, ЭМ и ЛгМ. Участие остальных гелиоморф было незначительным – гелиосциофиты были представлены 15-ю видами (4.0%), а сциофиты – тремя видами (0.9%).

Экоценотический анализ показал, что среди видов СМ преобладали степные (38.9%) и опушечные (26.1%), довольно велика была роль сорных видов (18.9%). Луговых видов было сравнительно мало – 10.6%. Доля остальных ценоморф была незначительной (менее 8.0%). В ЭМ повысилась доля опушечных и луговых видов (36.0 и 14.2% соответственно) и снизилась доля степных и сорных видов (25.0 и 16.2% соответственно). Опушечные виды преобладали только в половине сообществ данного биотопа, в остальных же, помимо опушечных, была велика доля степных или сорных видов, либо и тех и других одновременно. В сообществе ЛМ преобладали опушечные виды (36.1%), была высока доля лесных и степных видов (по 25.0%). Среди видов биотопа ЛгМ также преобладали степные и опушечные виды (27.2 и 25.4% соответственно) и была велика роль луговых и сорных видов (по 17.4%). Только луговое сообщество в Ртц (№24) отличалось преобладанием луговых видов (32.1%) и очень низкой долей содержания степных (7.1%). В АТМ преобладали сорные и опушечные виды (29.9 и 27.4%). Достаточно велика была в них доля степных, лесных и луговых видов (11.1 – 15.4%). Залежь в Хвл (№28) отличалась преобладанием степных видов над опушечными.

Таким образом, суммарная доля опушечных и сорных видов в сообществах с *H. perforatum* во всех исследованных типах биотопов была высокой (45 – 60 %). Это даёт основания говорить о том, что практически все исследованные сообщества являются в той или иной степени экотонными в пространстве или во времени, т.е. либо являются экотонными по существу, либо имеют нарушенную структуру исходного фитоценоза.

Коэффициенты Жаккара (K_j) между растительными сообществами всех исследуемых местообитаний низки (0.03 – 0.37), следовательно, все изученные растительные сообщества с *H. perforatum* не похожи друг на друга. Из этого следует, что имеет место весьма сильное различие как между растительными сообществами сходных биотопов удаленных друг от друга районов, так и внутри одного района, что еще раз косвенно подчеркивает их определенную экотонность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Минимальным уровнем видового разнообразия, независимо от типа биотопа, отличались сообщества Левобережья Саратовской области, а также южных и западных районов Правобережья, в то время как максимальным видовым разнообразием характеризовались преимущественно сообщества северных и северо-восточных районов Правобережья, находящиеся на водораздельной части Приволжской возвышенности.

В сообществах с участием *H. perforatum* обнаружено 325 видов сосудистых растений, относящихся к 197-ми родам 52-х семейств. Имеет место весьма сильное различие как между растительными сообществами сходных биотопов удаленных друг от друга районов, так и внутри одного района

Практически все исследованные на юго-восточной границе ареала сообщества являются в той или иной степени экотонными в пространстве или во времени, т.е. имеют нарушенную структуру исходного фитоценоза. Такие местообитания типичны для эксплерентов. Подобно другим эксплерентам, *H. perforatum* внедряется в сообщества на определенной стадии их нарушенности, так как в этот момент происходит резкое снижение конкурентных отношений между компонентами фитоценоза. Нередко в данных сообществах вид выступает в качестве субдоминанта, чаще всего образуя куртины или пятна. Попадая в нарушенные сообщества, *H. perforatum* успешно в них закрепляется за счет активного вегетативного разрастания и создания большого банка семян, которые способны длительное время сохранять свою всхожесть. Как и любой эксплерент, *H. perforatum* не выдерживает конкуренции, что очень хорошо было видно на залежи в Хвл (№27), где он активно вытеснялся *Elytrigia repens*. Места обитания *H. perforatum* лимитируются не таксономическим составом сообществ, а степенью нарушенности их структуры. Экологическая стратегия вида при этом коренным образом отличается от той экологической стратегии, которую проявляет *H. perforatum* в благоприятных условиях обитания, когда он ведёт себя как виолент, становясь злостным засорителем, захватывая огромные площади и вытесняя другие растения (Mурphy, 1955; Holloway, 1957; Mathews, 1960; Nelson, 1962; Harris, 1967).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дикорастущие полезные растения России. СПб.: Изд-во С.-Петерб. хим.-фармацевт. акад., 2001. 663 с.

Забалуев А.П. Ресурсы лекарственных растений Саратовской области. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. 144 с.

Иллюстрированный определитель растений средней России. Т. 3. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 520 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 874 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.

Матвеев Н.М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны): Учеб. пособие. Самара: Изд-во Самар. гос. ун-та, 2006. 311 с.

Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Изд-во Самар. гос. ун-та, 2002. 388 с.

Понятовская В.М. Учет обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.: Наука, 1964. Т. 3. С. 209 – 300.

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

Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Раеониaceae – Thymelaeseae. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 336 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.

Harris P. Suitability of *Anaitis plagiata* (Geometridae) for biocontrol of *Hypericum perforatum* in dry grassland of British Columbia // Canad. Entomologist. 1967. Vol. 99, № 12. P. 1304 – 1310.

Holloway Ja.K. Weed control by insect // Scient. Amer. 1957. Vol. 197, № 1. P. 56 – 62.

Mathews L.J. Weed identification and control // N.Z.J. Agric. 1960. Vol. 101, №1. P. 19.

Myrphy A.H. Vegetational changes during biological of Klamath weed // J. Range Manag. 1955. Vol. 8, №2. P. 76 – 79.

Nelson H.S. Untersuchungen zur biologischen Bekämpfung von *Hypericum perforatum* L. mit Hilfe von Insecten (*Chrysomella varians* Schall., Coleoptera, und *Semasia hypericana* Hb., Lepidoptera) // Z. Angew. Entomol. 1962. Vol. 50, №3. S. 290 – 327.

Volmer D., Raal A. Sümpoosion fütomeditšiinist ja tarbijakaitsest // Eesti Rohuteadlane. 1998. Vol. 24, № 4. S. 49 – 51.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ГОРЬКОВСКОГО И ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Л.Е. Сигарева, Н.А. Тимофеева, В.В. Законнов

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

Поступила в редакцию 25.08.09 г.

Сравнительный анализ содержания растительных пигментов в донных отложениях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ. – Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. – Изучено распределение растительных пигментов и типологические характеристики донных отложений по продольному профилю и поперечным разрезам крупных последовательно расположенных водохранилищ Волги – Горьковского и Чебоксарского. Определено содержание пигментов в гранулометрических фракциях отложений с диаметрами частиц > 0.1 , $0.1 - 0.01$, < 0.01 мм. Распределение пигментов согласуется со структурой грунтового комплекса. Получены уравнения связи между содержанием хлорофилла в сумме с феопигментами и свойствами седиментов. Выявлены особенности распределения пигментов в исследованных водохранилищах.

Ключевые слова: растительные пигменты, донные отложения, водохранилища Волги.

Comparative studies of the vegetative pigment content in the bottom sediments of the Gorky and Cheboksary reservoirs. – Sigareva L.Ye., Timofeeva N.A., and Zakonnov V.V. – The distribution of plant pigments and typological characteristics of the bottom sediments in two Volga reservoirs (the Gorky and Cheboksary ones) were studied. The vegetative pigment content was determined in several fractions with grain sizes > 0.1 , $0.1 - 0.01$, and < 0.01 mm. The differences in the plant pigment content agree with the horizontal distribution of the bottom sediments. A series of regression equations describing the dependence between the chlorophyll and pheopigment content and the properties of the bottom sediments was obtained. Peculiarities of the pigment distribution were found.

Key words: plant pigments, bottom sediments, Volga reservoirs.

ВВЕДЕНИЕ

Горьковское и Чебоксарское водохранилища имеют существенную протяженность в волжском каскаде, что обуславливает их значимость в водоснабжении, судоходстве и рекреации. Несмотря на большое количество работ, основное свойство экосистем этих водохранилищ – продуктивность – исследовано недостаточно. Изменения продуктивности напрямую связаны с эвтрофированием, для изучения которого особое значение имеют растительные пигменты в донных отложениях (ДО). По содержанию пигментов в осадках судят о многолетних изменениях биомассы и состава фитопланктона, его первичной продукции, трофии водоема (Swain, 1985; Leavitt, 1993). Для корректного использования сведений об осадочных пигментах в экологическом мониторинге необходимо знание закономерностей связей между биотическими и абиотическими факторами продуктивности. В этом аспекте представляет интерес оценка корреляций между содержанием растительных пигментов и физико-химическими характеристиками донных отложений. Эти вопросы затрагивались и ранее, однако исследования были эпизодическими и проводились в разные годы (Сигарева, Тимофеева, 2001 *а, б*; Сигарева и др., 2004).

Цель работы – выявить особенности пространственного распределения седиментированных растительных пигментов в связи с типологическими свойствами донных отложений, включая гранулометрический состав, в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, различающихся возрастом, географическим расположением и водным режимом.

Горьковское водохранилище создано в 1955, Чебоксарское – в 1981 г. Первое находится в южной тайге, второе – в зоне смешанных лесов. Оба относятся к Средней Волге, иногда Горьковское считается верхневолжским. Морфометрические характеристики: длина – 434 и 341 км, площадь – 1591 и 1270 км², средняя глубина – 5.5 и 4.7 м соответственно. Водные массы Горьковского водохранилища формируются за счет волжской воды, поступающей из Рыбинского, в Чебоксарском существенна роль окских вод (Литвинов, Законнова, 1994). Коэффициент водообмена Горьковского водохранилища (6.1 год⁻¹) меньше, чем Чебоксарского (19.8 год⁻¹) (Литвинов, 2000).

Средняя толщина накопленных осадков в Чебоксарском водохранилище (4.5 см) существенно меньше, чем в Горьковском (12.4 см) (Законнов, Законнова, 2008). Основные типы донных отложений в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах распределены следующим образом: трансформированные грунты – 20 и 18%, пески и илистые пески – 46 и 52%, песчанистые и глинистые илы – 34 и 30% общей площади соответственно. По содержанию хлорофилла фитопланктона Горьковское и Чебоксарское водохранилища относятся к эвтрофным водоемам (Минеева и др., 2008).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в экспедиции с 31 июля по 14 августа 2001 г. на 33-х станциях Горьковского и 28-ми станциях Чебоксарского водохранилищ. Координаты станций приведены в работе Н.М. Минеевой с соавторами (2008). Сетка станций (глубины от 2 до 21 м) охватывала верхнюю, среднюю и нижнюю части водоемов. Пробы отбирались дночерпателем ДАК-250 из верхнего 5-сантиметрового слоя донных отложений. Хлорофилл *a* в сумме с продуктами разрушения – феопигментами (Хл+Ф), каротиноиды, водно-физические свойства донных осадков (объемная масса воздушно-сухая, естественная влажность) и содержание органического вещества (ОВ) определяли как в предыдущих работах (Буторин и др., 1975; Сигарева и др., 2000; Сигарева, Тимофеева, 2001). Гранулометрический состав (в процентном отношении) оценен с использованием электромагнитной просеивающей машины «Analysette 3» Alfred Fritsch (Германия). Методом мокрого отсева выделяли фракции песка, алеврита и пелита с диаметром частиц > 0.1, 0.1 – 0.01 и < 0.01 мм. Содержание растительных пигментов в отдельных размерных фракциях определено в 17-ти образцах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первые сведения о содержании растительных пигментов в донных отложениях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ позволили выявить, что основным показателем распределения пигментов по площади дна – разнообразие типов вто-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ

ричных осадков (Сигарева, Тимофеева, 2001 б; Сигарева и др., 2004). Результаты настоящего исследования, включающего гранулометрический анализ, углубляют представления об этой закономерности. Связь пигментов с типом грунта была прослежена по продольному профилю и поперечным разрезам водохранилищ (табл. 1 – 3).

Таблица 1

Содержание растительных пигментов в донных отложениях Горьковского водохранилища

Станции	Глубина, м			Тип грунта			Хл+Ф, мкг/г сухого грунта		
	п	р	л	п	р	л	п	р	л
Верхний участок									
Нижний бьеф Рыбинской ГЭС	4.5	6.0	3.5	I	I	I	0.9	0.2	1.2
Выше г. Ярославля	7.5	5.0	5.0	I	I	I	3.1	0.2	0.3
Ниже г. Ярославля	9.0	6.0	9.0	III	I	III	15.2	0.2	18.8
Ниже п. Красный Профинтерн	5.0	9.5	8.0	III	I	I	25.9	0.3	1.8
Средний участок									
Выше г. Костромы	4.0	10.0	7.5	III	I	III	43.6	0.4	49.8
Ниже г. Костромы	8.0	9.0	6.0	IV	II	II	76.6	11.5	10.9
г. Плес	7.0	15.0	15.0	III	III	IV	72.6	37.0	74.3
Выше г. Кинешма	11.5	12.5	4.0	III	IV	IV	33.5	77.5	93.6
Ниже г. Кинешма	9.5	13.0	6.0	III	II	IV	24.1	15.0	80.0
Нижний участок									
Устье р. Унжи	–	–	–	–	III	–	–	14.2	–
г. Юрьево	13.0	–	5.5	IV	–	IV	124.3	–	86.3
Верхний бьеф Горьковской ГЭС	7.5	15.0	13.0	IV	IV	IV	96.6	152.5	207.1

Примечание. п – правый берег, р – русло, л – левый берег; I – песок, II – илистый песок, III – песчаный ил, IV – глинистый ил.

Таблица 2

Физико-химические характеристики донных отложений и содержание растительных пигментов по продольному профилю Горьковского и Чебоксарского водохранилищ

Показатель	Горьковское			Чебоксарское			
	А	Б	В	А	Б	В	
Глубина, м	6.5±0.6	9.2±1.0	10.8±2.0	4.3±0.7	6.6±0.9	10.8±1.9	
Влажность, %	24.0±3.5	51.0±4.6	71.5±7.6	19.0±1.6	26.4±6.7	46.9±7.0	
Объемная масса воздушно-сухая, г/см ³	1.49±0.12	0.76±0.11	0.37±0.14	1.66±0.06	1.42±0.18	0.92±0.17	
ОВ, %	1.4±0.4	7.4±1.4	14.9±3.0	0.5±0.1	2.8±1.8	6.0±1.5	
Фракции, %	> 0.1 мм	91.2±4.4	57.6±8.5	31.3±9.7	98.0±1.6	87.6±9.3	56.5±12.1
	0.1 – 0.01 мм	7.8±3.9	34.7±6.9	61.5±11.4	2.0±1.6	8.5±7.2	36.3±10.3
	< 0.01 мм	1.0±0.6	7.8±2.2	13.9±4.6	0.0±0.0	3.9±2.8	7.2±2.4
Хл + Ф	мкг/г сухого грунта	5.7±2.7	46.7±8.2	113.5±29.2	0.8±0.4	101.8±71.2	56.0±20.3
	мг/г ОВ	0.23±0.07	0.73±0.14	0.71±0.08	0.12±0.06	1.07±0.62	1.05±0.20
	SPDU/г ОВ	1.36±0.42	4.27±0.82	4.20±0.49	0.72±0.35	6.91±4.14	5.92±1.12
	мг/(м ² мм сырого слоя)	5.6±2.4	24.9±2.9	28.1±4.7	1.2±0.6	56.2±38.9	28.4±7.4
Феопигменты, %	93.6±2.2	88.0±1.6	85.5±1.2	92.8±3.0	82.7±5.6	92.0±1.5	
E ₄₈₀ / E ₆₆₅	2.20±0.19	3.13±0.23	2.47±0.15	1.82±0.19	1.46±0.15	2.39±0.16	
E ₄₈₀ / (1.7E _{665a})	1.33±0.13	2.00±0.15	1.59±0.07	1.14±0.15	0.91±0.06	1.49±0.11	

Таблица 3

Физико-химические характеристики грунтов и содержание растительных пигментов на поперечных разрезах Горьковского (Г) и Чебоксарского (Ч) водохранилищ

Показатели		1 (Г)	2 (Г)	3 (Г)	1 (Ч)	2 (Ч)	3 (Ч)
Хл + Ф	мкг/г сухого грунта	0.9–124.3 47±12 (86)	0.2–152.5 29.5±15.7 (169)	0.1–477.2 92.1±57.6 (177)	0.1–124.9 14.4±13.0 (272)	0.6–436.1 69.0±49.7 (204)	0.3–207.1 56.7±18.7 (109)
	мг/г ОВ	0.10–0.99 0.6±0.1 (42)	0.03–2.30 0.48±0.22 (144)	0.03–3.36 0.88±0.40 (128)	0.02–2.53 0.57±0.27 (142)	0.26–4.79 1.05±0.51 (137)	0.08–1.42 0.58±0.12 (66)
	SPDU/г ОВ	0.5–6.2 3.5±0.5 (44)	0.2–13.2 2.7±1.3 (145)	0.2–20.1 5.1±2.4 (131)	0.1–13.6 3.2±1.5 (139)	1.5–33.3 6.7±3.6 (152)	0.5–8.5 3.4±0.7 (68)
	мг/(м ² ·мм сырого слоя)	1.7–37.3 21.9±3.7 (56)	0.3–31.0 11.6±4.1 (111)	0.1–238.6 44.9±27.8 (175)	0.2–50.0 8.1±5.2 (193)	0.9–261.7 41.1±30.0 (204)	0.5–41.4 21.6±4.6 (70)
Влажность, %		13.6–81.8 50.6±6.4 (42)	14.3–80 35.7±7.4 (66)	14.3–81.8 48.2±7.5 (52)	9.5–71.4 39.1±9.0 (65)	14.3–69.2 23.6±5.4 (69)	15.0–72.7 38.4±7.8 (57)
Объемная масса воздушно-сухая, г/см ³		0.2–1.9 0.8±0.2 (67)	0.2–1.8 1.2±0.2 (50)	0.2–1.8 0.9±0.2 (69)	0.4–1.9 1.1±0.2 (60)	0.4–1.8 1.5±0.1 (27)	0.3–1.7 1.1±0.2 (49)
ОВ, %		0.7–15.7 7.2±1.6 (75)	0.3–22.3 5.0±2.3 (149)	0.4–20.5 7.8±2.2 (92)	0.2–14.2 5.5±2.1 (107)	0.1–9.4 1.3±1.0 (222)	0.2–12.5 4.2±1.8 (120)
Фракции, %	> 0.1 мм	13.6–99.8 59.1±9.2 (51)	4.4–100.0 79.0±10.9 (44)	4.1–100.0 60.8±15.6 (73)	40.5–100.0 93.5±6.2 (20)	14.2–99.8 74.6±11.5 (44)	11.4–99.8 57.8±10.4 (60)
	0.1–0.01 мм	0.2–71.2 34.6±7.1 (68)	0.0–68.8 14.5±7.7 (167)	0.0–88.8 32.6±13.3 (115)	0.0–47.9 5.3±5.0 (282)	0.2–78.0 19.9±9.7 (138)	0.2–96.4 39.5±10.5 (88)
	< 0.01 мм	0.0–28.8 6.4±2.7 (139)	0.0–26.8 6.5±3.2 (158)	0.0–21.8 6.6±3.0 (127)	0.0–11.6 1.2±1.2 (299)	0.0–20.3 5.5±2.9 (152)	0.0–21.4 6.3±2.2 (115)

Примечание. В числителе – пределы, в знаменателе – среднее с ошибкой, в скобках – коэффициент вариации. 1 – правобережная пойма, 2 – бывшее русло, 3 – левобережная пойма.

Характеристика грунтов. В верховьях преобладают песчаные отложения, при переходе речных участков в долинные – песчано-илистые, в озеровидных и приплотинных – илисто-глинистые (см. табл. 1). От верхних участков водохранилищ к нижним относительное содержание алеврито-пелитовых частиц увеличивалось, а песчаных – уменьшалось (см. табл. 2). Содержание крупнодисперсной фракции на бывшем русле более высокое по сравнению с затопленной поймой. Гранулометрический состав изменялся синхронно с физико-химическими свойствами отложений: при уменьшении доли песчаной фракции уменьшалась воздушно-сухая объемная масса и увеличивались естественная влажность и концентрация ОВ. Особенность донных отложений Чебоксарского водохранилища по сравнению с Горьковским – сравнительно высокий вклад крупнодисперсных частиц при более низком содержании ОВ.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ

Среднее содержание пигментов (Хл+Ф) четко увеличивалось в ряду: песок → илистый песок → серый песчанистый ил → серый глинистый ил при величинах в Горьковском водохранилище более низких (0.9, 12.5, 33.5, 106.9 мкг/г сухого осадка (с.о.)), чем в Чебоксарском (1.0, 15.0, 436.1, 152.5 мкг/г с.о.).

Распределение пигментов по продольному профилю и поперечным разрезам. Неоднородность горизонтального распределения осадочных пигментов согласуется с особенностями распределения хлорофилла в планктоне (Минеева и др., 2008), но выражена более четко. Концентрация пигментов на русле чаще всего ниже, чем на затопленной пойме, и обычно соответствует типу ДО (см. табл. 1 – 3). Только в отдельных случаях пониженные концентрации пигментов на русле не были связаны со сменой типа ДО. По длине Горьковского водохранилища концентрация пигментов увеличивалась от верховьев к плотине повсеместно (см. табл. 2). В Чебоксарском водохранилище такая же тенденция прослеживалась только для русловых станций. Содержание Хл+Ф в целом для пойменных и русловых станций было максимальным на среднем участке, поскольку именно этот район водохранилища наиболее подвержен антропогенной нагрузке и более продуктивен по фитопланктону. Кроме того, причинами отмеченных различий могли быть особенности морфометрии и водного режима, показателем чего является неоднозначная связь содержания растительных пигментов с глубиной.

Глубина – фактор накопления и формирования определенных типов отложений, поскольку от нее зависит количество взвешенного вещества во всей толще воды. В водоемах (озерах) с симметричной котловиной коэффициент корреляции между пигментами и глубиной, как правило, высокий (до 0.8 – 0.9), в водохранилищах – ниже (Сигарева и др., 2000; Сигарева, Тимофеева, 2001 а, б). По результатам настоящей работы коэффициент корреляции между концентрацией пигментов и глубиной в Горьковском – 0.42 ($n = 33$, $P < 0.05$), в Чебоксарском – не достоверен (0.08, $n = 28$). Более сильная неоднородность распределения осадочных пигментов в Чебоксарском водохранилище подтверждается повышенным коэффициентом вариации (218% против 115% в Горьковском).

Удельное содержание пигментов. Данный показатель отражает генезис и степень разрушения ОВ (Swain, 1985; Leavitt, 1993). В Горьковском водохранилище его значения (0.55 ± 0.08 мг/г ОВ) ниже, чем в Чебоксарском (0.83 ± 0.22 мг/г ОВ). Прослеживается тенденция к увеличению удельной концентрации от песков к илам. В Горьковском водохранилище коэффициент корреляции между удельным содержанием пигментов (в ОВ) и концентрацией ОВ ($r = 0.28$, $n = 33$, не достоверен) меньше, чем в Чебоксарском ($r = 0.50$, $n = 28$, $P < 0.01$), что может указывать на более высокую скорость новообразования растительного органического вещества в последнем водоеме.

Степень деградации пигментов. Хлорофилл в отложениях находится преимущественно в разрушенной форме. Продукты его деградации – феопигменты, составляют в среднем 89 – 90% от их суммы с хлорофиллом. Величины показателей соотношения желтых и зеленых пигментов – индексов E_{480}/E_{665} и $E_{480}/(1.7E_{665к})$ были, как обычно, выше таковых для фитопланктона, но по водохранилищам различались: в Горьковском водохранилище вклад желтых пигментов в ДО несколько выше (2.7 и 1.7), чем в Чебоксарском (2.0 и 1.2) (см. табл. 2, 3).

Статистическая связь пигментов с ОБ. Содержание Хл+Ф в расчете на сухой грунт изменяется параллельно содержанию ОБ. Коэффициенты корреляции между этими показателями 0.95 ($n = 33$, $P < 0.01$) в Горьковском и 0.70 ($n = 28$, $P < 0.01$) в Чебоксарском водохранилищах. Ослабление связи в Чебоксарском обусловлено наличием высоких концентраций пигментов при сравнительно низком содержании ОБ. Самые высокие концентрации Хл+Ф отмечены на станциях затопленной поймы ниже г. Кстово в сером глинистом иле (477.2 мкг/г с.о.) и г. Держинска в сером песчаном иле (436.1 мкг/г с.о.). В расчете на органическое вещество удельные концентрации пигментов составили 3.4 и 4.8 мг/г ОБ или в условных единицах 20.1 и 33.3 SPDU/г ОБ соответственно. Высокие концентрации пигментов на указанных станциях Чебоксарского водохранилища, вероятно, отражают повышенную первичную продукцию, о чем свидетельствуют концентрации хлорофилла в планктоне (Минева и др., 2008). Поскольку эти величины не характерны для исследуемого ряда данных, их не учитывали при расчете уравнений регрессии между пигментами и типологическими показателями ДО (рис. 1).

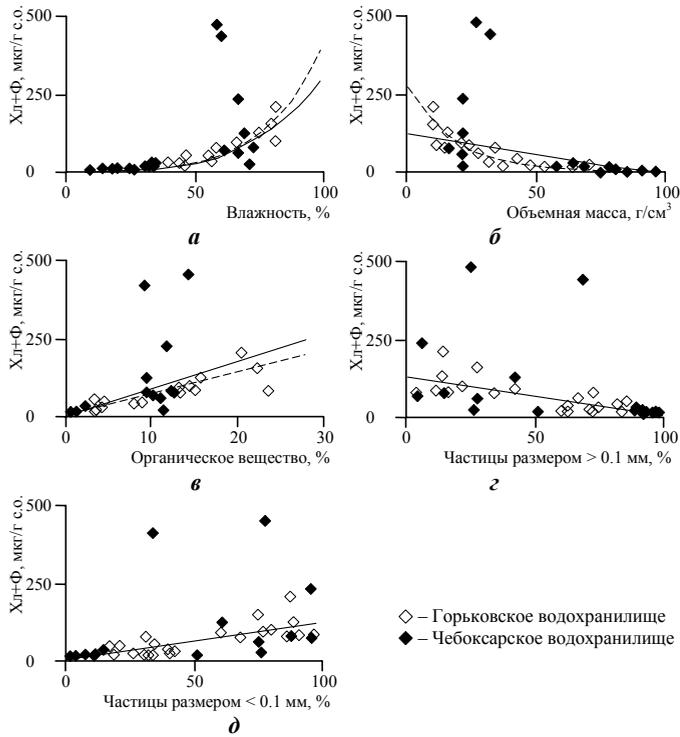


Рис. 1. Зависимость между концентрацией пигментов и типологическими свойствами донных отложений в Горьковском (1) и Чебоксарском (2) водохранилищах. Уравнения регрессии: $y = \exp(1.30+0.05x)$, $r^2 = 0.96$ (а, 1), $y = \exp(1.17+0.05x)$, $r^2 = 0.87$ (а, 2), $y = \exp(5.62-2.79x)$, $r^2 = 0.86$ (б, 1), $y = 122.88-73.30x$, $r^2 = 0.57$ (б, 2), $y = 11.59x-11.62$, $r^2 = 0.84$ (в, 1), $y = 7.38-4.77x$, $r^2 = 0.91$ (в, 2), $y = 128.69-1.30x$, $r^2 = 0.72$ (г, 1), $y = 117.59-1.18x$, $r^2 = 0.60$ (г, 2), $y = 1.30x-1.68$, $r^2 = 0.72$ (д, 1), $y = 1.18x-0.04$, $r^2 = 0.60$ (д, 2). Коэффициенты r достоверны при $P < 0.05$; при расчете уравнений регрессии для Чебоксарского водохранилища не учитывались точки с концентрациями 477 и 436 мкг/г с.о.

Кoeffициенты уравнений регрессии для Горьковского и Чебоксарского водохранилищ различаются незначительно (см. рис. 1, в). Аналогичный характер связи концентрации пигментов с ОБ установлен на других волж-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ

ских водохранилищах и озерах, что отражает наличие универсальной зависимости между биотическими и абиотическими процессами формирования ДО и трофического статуса водоема (Сигарева и др., 2000; Сигарева, Тимофеева, 2001 а, б, 2004).

Связь пигментов с гранулометрическим составом отложений. Сведения о количественном анализе связи пигментов с показателями гранулометрического состава ДО в литературе немногочисленны, а для волжских водохранилищ они отсутствуют. Сообщается о взаимосвязанных изменениях содержания хлорофилла и процентной доли мелкозернистой фракции (≤ 0.01 мкм) в донных осадках Балтийского моря (Kowalewska, 1994). Наши данные показывают, что содержание Хл+Ф связано положительной зависимостью с суммарной долей алевритовой и пелитовой фракций и отрицательной – с долей частиц песка (см. рис. 1, з, д). Связь концентрации пигментов с размерами частиц наиболее сильно выражена в Чебоксарском водохранилище: коэффициенты корреляции концентрации Хл+Ф с процентным содержанием отдельных фракций (< 0.01 , $0.1 - 0.01$ и > 0.1 мм) были достоверными ($P < 0.05$, $n = 9$) и составили: на русле 0.91, 0.85, -0.87, в правобережной пойме 0.84, 0.77, -0.84, левобережной пойме 0.47, 0.80, -0.85. Линейные уравнения регрессии между содержанием Хл+Ф и показателями гранулометрического состава ДО сходны для обоих водохранилищ (см. рис. 1). Аналогичный характер связи был отмечен между содержанием ОВ и размерным составом ДО (Законнов, 1993).

Основные источники растительных пигментов в отложениях – планктонные и бентосные водоросли, судя по размерам их клеток в волжских водохранилищах, могут встречаться во всех фракциях, но преимущественно в тонкодисперсных (< 0.1 мм). Положительная зависимость между концентрацией пигментов и процентной долей тонкодисперсных частиц (< 0.1 мм) отражает увеличение содержания Хл+Ф в ряду: песчаная → алевритовая → пелитовая фракции. Такая закономерность прослеживается для песка, илистого песка и песчанистого ила (табл. 4).

Таблица 4

Содержание растительных пигментов
в отдельных фракциях разнотипных донных отложений

Тип отложений	Хл+Ф, мкг/г сухой массы фракции с размером частиц		
	> 0.1 мм	$0.1 - 0.01$ мм	< 0.01 мм
Песок	0.4 ± 0.1	29.2 ± 30.1	165.2 ± 100.2
Илистый песок	0.4 ± 0.2	80.2 ± 14.9	93.1 ± 16.5
Серый песчанистый ил	12.3 ± 8.3	33.7 ± 14.7	106.1 ± 24.4
Серый глинистый ил	95.7 ± 15.8	62.8 ± 10.8	102.5 ± 18.8
Все пробы	43.1 ± 13.0	54.6 ± 7.7	109.3 ± 12.6

В то же время в сером глинистом иле содержание пигментов мало зависело от размеров частиц (см. табл. 4), что согласуется с распределением по гранулометрическим фракциям этого типа отложений других компонентов: органического углерода, общего азота, общего фосфора (Законнов, 1993), ОВ и численности бактерий (Романенко, Законнов, 1990).

Соотношение между содержанием пигментов во фракциях ДО разного типа было оценено с использованием данных по гранулометрическому составу и среднему содержанию Хл+Ф в единице массы фракций соответствующих грунтов (см. табл. 4). Согласно расчету, в песчаных грунтах пигменты сосредоточены в основном в крупнодисперсной фракции ДО, в илистых песках и серых глинистых илах – в алевритовой, серых песчанистых илах – в алевритовой и пелитовой фракциях (рис. 2).

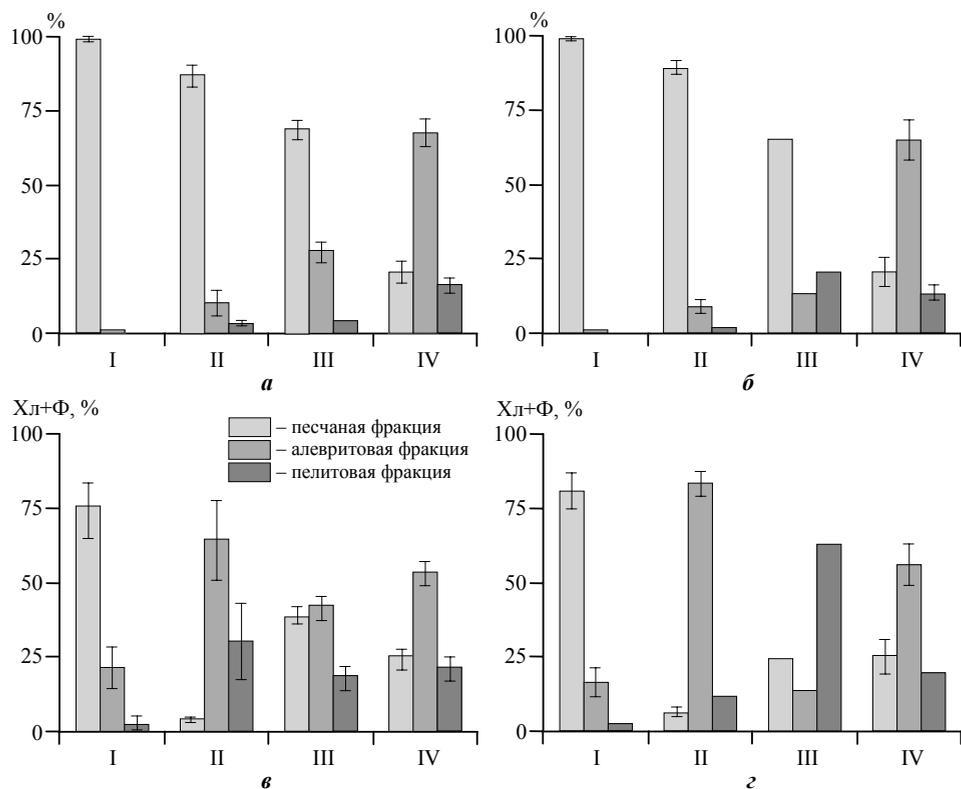


Рис. 2. Содержание гранулометрических фракций (*a*, *б*) и растительных пигментов (*в*, *з*) в разнотипных отложениях Горьковского (*a*, *в*) и Чебоксарского (*б*, *з*) водохранилищ. По оси ординат – процентное содержание размерных фракций (% сухой массы грунта) и относительного содержания пигментов (Хл+Ф, % общего содержания) в них. Усл. обозначения по оси абсцисс (I, II, III, IV) см. табл. 1

Соотношение пигментов с водно-физическими свойствами отложений. Связь в основном нелинейная и несколько слабее, чем с ОВ. Достаточно тесное соотношение пигментов с объемной массой и влажностью грунтов, как и с гранулометрическим составом, сохраняется опосредованно через связь ОВ с этими же пара-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ

метрами. Известно, что по мере увеличения вклада тонкодисперсных частиц и ОВ уменьшается объемная масса и увеличивается влажность ДО (Буторин и др., 1975; Законнов, 1993). Линии тренда, характеризующие связь Хл+Ф с влажностью, достаточно сходны для Горьковского и Чебоксарского водохранилищ (см. рис. 1, а, б).

Пространственное распределение растительных пигментов в отложениях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, несмотря на высокую изменчивость концентраций, в общих чертах повторяет характер распределения хлорофилла в планктоне, детальный анализ которого представлен в работе Н.М. Минеевой с соавторами (2008). Исключительная мозаичность ДО обуславливает более сильную изменчивость концентраций пигментов по сравнению с таковой в водной толще: коэффициенты вариации содержания хлорофилла в планктоне Горьковского и Чебоксарского водохранилищ – 36 и 100%, в отложениях – 115 и 218% соответственно. На наш взгляд, главные факторы продуктивности в обоих водохранилищах – абиотические, а изменчивость концентраций пигментов (в планктоне и отложениях) обусловлена различиями гидродинамического режима: более интенсивный водообмен способствует более быстрому изменению абиотических условий, которые влияют на развитие альгоценозов. Тесная связь между концентрацией растительных пигментов и абиотическими факторами отражает, прежде всего, прямую зависимость продуктивности фитопланктона от влияния условий среды обитания.

Исследования макрозообентоса, проведенные на Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, показали, что его обилие коррелирует с теми же характеристиками, с которыми тесно связано распределение осадочных пигментов: физико-химическими свойствами грунтов, скоростью течения, показателями морфометрии (Литвинов и др., 2004). Положительная связь концентрации пигментов с биомассой зообентоса была установлена на озере Плещеево (Сигарева и др., 2000). Эти результаты дают основание считать растительные пигменты в отложениях индикаторами продуктивности донных биотопов.

Полученные результаты позволяют более уверенно использовать сведения о горизонтальном распределении осадочных растительных пигментов в экологическом мониторинге водоемов. При оценке трофии и продукционных особенностей водохранилищ в пространственно-временном аспекте необходимо исследование связи между концентрациями растительных пигментов и типологическими характеристиками ДО по широкой сетке станций, отражающей продольную и поперечную структуру биотопов.

ВЫВОДЫ

Горьковское и Чебоксарское водохранилища различаются по состоянию фонда растительных пигментов в донных отложениях, несмотря на принадлежность единой экосистеме волжского каскада и последовательное расположение относительно друг друга. Главные факторы различий пространственного распределения пигментов в отложениях водохранилищ – абиотические и, прежде всего, более интенсивный водообмен в Чебоксарском по сравнению с Горьковским.

Концентрация осадочных пигментов зависит от первичной продукции фитопланктона, типа грунта и содержания в нем органического вещества. В Чебоксар-

ском водохранилище количественная связь между содержанием осадочных пигментов и типологическими показателями грунтов – гранулометрическим составом, естественной влажностью, объемной массой и содержанием органического вещества – выражена менее четко, чем в Горьковском.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08–04–00384).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 159 с.

Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–16.

Законнов В.В., Законнова А.В. Географическая зональность осадкообразования в системе водохранилищ Волги // Изв. РАН. Сер. геогр. 2008. № 2. С. 105 – 111.

Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. 83 с.

Литвинов А.С., Баканов А.И., Законнов В.В., Кочеткова М.Ю. О связи показателей донных сообществ с некоторыми характеристиками среды обитания // Водные ресурсы. 2004. Т. 31, № 5. С. 611 – 618.

Литвинов А.С., Законнова В.В. Характеристика гидрологических условий в Чебоксарском водохранилище в первые годы заполнения // Водные ресурсы. 1994. Т. 21, № 3. С. 365 – 374.

Минеева Н.М., Литвинов А.С., Степанова И.Э., Кочеткова М.Ю. Содержание хлорофилла и факторы его пространственного распределения в водохранилищах Средней Волги // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 68 – 77.

Романенко В.И., Законнов В.В. Общее количество бактерий в донных отложениях Рыбинского водохранилища на частицах разного размера // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. № 87. С. 9 – 13.

Сигарева Л.Е., Законнов В.В., Шаранова Н.А. Оценка экологического состояния оз. Плещеево по пигментным характеристикам донных отложений // Проблемы региональной экологии. 2000. № 6. С. 100 – 113.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. Растительные пигменты в донных отложениях как показатели трофического состояния водохранилищ Верхней Волги // Проблемы региональной экологии. 2001 а. № 2. С. 23 – 35.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. Изучение связи содержания растительных пигментов в донных отложениях с показателями трофического состояния Горьковского водохранилища // Водные ресурсы. 2001 б. Т. 28, № 6. С. 742 – 751.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. Особенности распределения растительных пигментов в донных отложениях Чебоксарского водохранилища // Гидробиол. журн. 2004. Т. 40, № 5. С. 27 – 35.

Kowalewska G. Occurrence of chlorins in recent sediments of the southern Baltic Sea // Pol. Arch. Hydrobiol. 1994. Vol. 41, № 2. P. 237 – 249.

Leavitt P.R. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. 1993. Vol. 9. P. 109 – 127.

Swain E.B. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // Freshwater Biol. 1985. Vol. 15. P. 53 – 75.

UDK 633.26/.29(55)

**EFFECT OF SEED PRIMING ON GERMINATION AND SEEDLING GROWTH
OF *FESTUCA ARUNDINACEA* SCHREB
AND *AGROPYRON DESERTORUM* (FISCH. ex LINK) J.A. SCHULTES**

**Ghasem Ali Dianati Tilaki¹, Behzad Behtari¹,
Mohammad Ali Alizadeh², and Ali Ashraf Jafari²**

¹ Faculty of Natural Resources of Tarbiat Modares University
P.O. Box 46414-356, Noor-Iran
E-mail: dianatitilaki@yahoo.com

² Research Institute of forests and rangeland
Tehran, Iran

Поступила в редакцию 15.04.09 г.

Effect of seed priming on germination and seedling growth of *Festuca arundinacea* Schreb and *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes. – Tilaki Ghasem Ali Dianati, Behtari Behzad, Alizadeh Mohammad Ali, and Jafari Ali Ashraf. – A study was made on two major forage plants *Festuca arundinacea* Schreb and *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes in laboratory conditions. Hydropriming (distilled water) and osmopriming (KNO₃, PEG-6000) were used in the study to prime seeds. The results indicated that priming improved the germination percentage, mean germination time, uniformity, and vigor index in *F. arundinacea*. None of the priming treatments tested showed a beneficial effect on *A. desertorum*, but its primed seeds enhanced the mean of shoot and root length, and fresh weight seedling of the treated seeds. This study suggests that PEG (2.2 MPa) with 1-day duration is the most suitable seed priming to improve the germination percentage, uniformity, and vigor index, especially in *F. arundinacea*. In addition, 3-day priming with KNO₃ (2.2 MPa) is recommended as the best one to enhance the mean shoot and root length, and fresh weight seedling of treated seeds.

Key words: *Festuca arundinacea*, *Agropyron desertorum*, hydropriming, osmopriming, germination.

Влияние предпосевной обработки семян на их прорастание и начальный рост проростков овсяницы тростниковой *Festuca arundinacea* Schreb и житняка пустынного *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes. – Тилаки Хасем Али Дианати, Бехтари Бехзад, Ализаде Мохаммед Али, Джафари Али Ашраф. – В лабораторных условиях исследовали влияние предпосевной обработки семян двух основных кормовых растений *Festuca arundinacea* Schreb и *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes. Семена замачивали в дистиллированной воде и в растворах (KNO₃, полиэтиленгликоль (ПЭГ)-6000). Выявлено, что замачивание улучшает долю прорастания, среднее время прорастания, однородность и индекс силы роста *F. arundinacea*. Ни одна из испытанных обработок не показала положительного влияния на *A. desertorum*, но у замоченных семян увеличилась средняя длина побега и корня, а также сырой вес семян. Для улучшения доли прорастания, однородности и индекса силы роста, особенно у *F. arundinacea*, наиболее приемлемо замачивание в растворе ПЭГ (осмотическое давление 2.2 МПа) на сутки. Кроме того, замачивание в растворе KNO₃ (2.2 МПа) на трое суток рекомендуется как лучший способ для увеличения средней длины побега и корня, а также сырого веса семян из обработанных семян.

Ключевые слова: *Festuca arundinacea*, *Agropyron desertorum*, замачивание в воде, замачивание в осмотическом растворе, прорастание.

INTRODUCTION

Seed germination is a critical stage in the life of plants (Yang et al., 2008). Such a seed technology as priming has been developed and used extensively to improve germination and seedling emergence in a wide range of crop species (McDonald, 2000). A wide variety of priming treatment has been used to enhance seed germination. Hydropriming and osmopriming are commonly used methods to prime seeds (McDonald, 1999).

Hydropriming is the simplest method to hydrate seeds and to minimize the use of chemical materials (McDonald, 1999). Hydropriming consists in soaking seeds in pure water and redrying them before complete germination. Osmopriming is a pre-sowing treatment that consists of the incubation of seeds in an osmoticum solution (Pill, 1995). Polyethylene glycol is a commonly used osmotic priming material because it is readily available and has no physiological reaction with seeds. The very large molecules of this substance do not pass through seed cell membranes. Osmotic priming of seeds before sowing is used to accelerate germination (Heydecker et al., 1973).

Any priming (Osmo/Hydro) provides controlled hydration of seeds to a level that allows pre-germination metabolic activity to proceed, but prevents the actual emergence of the radicle after priming, the seeds can be dried back to the initial moisture content (Bradford, 1986). Therefore, the seeds treated before sowing germinate faster than non-prime controls.

Seed priming has been proved to advance germination for many agricultural plant species (Helsel et al., 1986; Alvarado et al., 1987; Evans and Pill, 1989; Bradford et al., 1990; Khan et al., 1992). However, limitations exist for forage plants. Germination of grasses is typically poor and hard to establish because of the high seed dormancy and slow seedling establishment (Hsu et al., 1985; Beckman et al., 1993). This study was carried out in two major forage plants *Festuca arundinaceous* Schreb and *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes. In this work, we consider the effect of osmopriming and hydropriming on the germination and growth of *Festuca arundinacea* and *Agropyron desertorum*.

MATERIAL AND METHOD

This study was carried out in the seed technology laboratory of the Faculty of Natural Resources, Tarbiat Modares University of Iran. Hydropriming and osmopriming were used in this study to prime seeds. The water potential for osmopriming was between -1.5 and -2.2 MPa, and the seeds were imbibed in an osmotic solution of KNO₃ and polyethylene glycol (PEG 6000) for 1, 3, and 6 days at 20°C, then the seeds were rinsed with distilled water for two minutes and seed were air dried until the moisture level comes back to its original.

Germination testes were conducted in a germinator maintained within 15 – 25°C during a 16-hour light period and an 8-hour dark one with a light intensity of 38u molm⁻²s⁻¹ provided by cool-white fluorescent lamps (ISTA..., 1985). Fifty seeds with four replications were placed on two layers of filter paper moistened with 5 ml of distilled water in covered 9 cm Petri dishes. To prevent fungal contamination, Thiram (0.09 kg per 25 kg grass seed) was added to each Petri dish. Germination was monitored every day for 21 days, and the seeds were counted when they exhibited a radicle extension of ≥ 2 mm.

EFFECT OF SEED PRIMING ON GERMINATION AND SEEDLING GROWTH

(Hardegree and Van Vactor, 2000). MGT was calculated using the formula of D.J. Cantliffe (1991), and the vigour index (*VI*) of the seedlings was calculated according to the formula by A.A. Abdul-Baki and J.D. Anderson (1973):

$$VI = RL + SL \times GP,$$

where *RL* is the root length (cm), *SL* is the shoot length (cm), and *GP* is the germination percentage. The coefficient of uniformity of germination was also calculated using the equation suggested by J.D. Bewley and M. Black (1994).

Analysis of variance of the data was computed using the MSTAT – C Program (Michigan State University). The LSD test at a 5% level of probability was used to evaluate the differences among means.

RESULTS

Germination. Analyses of variance showed that the interaction between species × priming was significant ($P < 0.01$) for the germination percentage, the mean germination time, and the coefficient of uniformity of germination in *F. arundinacea* (Table).

Effect of the priming ion on the germination percentage, mean germination time (MGT), coefficient of uniformity of germination (CUG), and vigor index of *Festuca arundinaceus* (*F*) and *Agropyron desertorum* (*A*)

Priming	Species	Germination, %	MGT, days	CUG	Vigor index
1	2	3	4	5	6
Water 1 day	<i>F</i>	94.0	4.232	0.001733	66.73
	<i>A</i>	83.5	2.890	0.001398	88.97
Water 3 days	<i>F</i>	92.5	3.874	0.001627	83.07
	<i>A</i>	79.5	3.751	0.001597	60.65
Water 6 days	<i>F</i>	92.0	4.488	0.001782	63.39
	<i>A</i>	92.5	3.542	0.001535	81.05
KNO ₃ 1.5 MPa 1 day	<i>F</i>	84.5	4.245	0.001725	70.12
	<i>A</i>	78.5	4.961	0.001902	82.23
KNO ₃ 1.5 MPa 3 days	<i>F</i>	80.0	3.627	0.001557	64.18
	<i>A</i>	78.5	4.780	0.001877	87.05
KNO ₃ 1.5 MPa 6 days	<i>F</i>	84.5	3.245	0.001485	72.68
	<i>A</i>	42.0	5.433	0.002025	78.39
KNO ₃ 2.2 MPa 1 day	<i>F</i>	93.5	3.578	0.001560	69.54
	<i>A</i>	53.5	4.562	0.001765	89.07
KNO ₃ 2.2 MPa 3 days	<i>F</i>	90.0	3.462	0.001535	81.32
	<i>A</i>	67.5	5.834	0.002087	80.93
KNO ₃ 2.2 MPa 6 days	<i>F</i>	83.0	4.100	0.001708	54.95
	<i>A</i>	29.0	6.152	0.002108	79.17
PEG 1.5 MPa 1 day	<i>F</i>	87.5	5.954	0.002117	73.16
	<i>A</i>	84.0	5.105	0.001862	87.00
PEG 1.5 MPa 3 days	<i>F</i>	90.5	5.274	0.001940	93.05
	<i>A</i>	76.5	6.913	0.002277	71.10
PEG 1.5 MPa 6 days	<i>F</i>	95.0	6.415	0.002098	89.62
	<i>A</i>	46.5	8.081	0.002225	79.32
PEG 2.2 MPa 1 day	<i>F</i>	88.5	7.787	0.002317	76.70
	<i>A</i>	79.0	6.042	0.002095	78.96
PEG 2.2 MPa 3 days	<i>F</i>	89.0	6.674	0.002177	98.73
	<i>A</i>	87.5	5.435	0.002005	62.51

Continuation of Table

1	2	3	4	5	6
PEG 2.2 MPa 6 days	<i>F</i>	84.5	8.102	0.002325	85.41
	<i>A</i>	61.75	8.603	0.002232	69.86
Control	<i>F</i>	83.50	5.422	0.001980	51.33
	<i>A</i>	89.00	5.270	0.001965	81.61
LSD _{0.05}		23.51	1.123	0.0001965	30.87
Species (<i>S</i>)		1391.42**	15.148**	4.14×10 ^{-7**}	207.86
Priming (<i>P</i>)		23877.1**	5.9**	2.08×10 ^{-7**}	510.16
<i>S</i> × <i>P</i>		1053.49**	3.761**	1.71×10 ^{-7**}	717.31*

*, ** significant at the 0.01 and 0.05 level, respectively.

A higher germination percentage was observed for the PEG 1.5 MPa treatment for 6 days, that was significant (11.5%) compared to the control. Also, hydropriming for 1 day was significant compared to the control. There was no lower significance exhibited between the germination percentage of the control seeds or any of the primed seeds of *F. arundinacea*. Seed treatment by priming had no statistically significant effect on the increase in the germination percentage compared with the control in *A. desertorum*. Priming by KNO₃ 1.5 MPa for 3 days had statistically significant effects on the decreases in MGT compared with the control. In *F. arundinacea*, hydropriming treatment for 1 day produced a statistically lower MGT than the control seed in *A. desertorum* (Table). The seed treatment by PEG 2.2 MPa for 1 and 6 days increased the coefficient of uniformity of germination of *F. arundinacea* seeds as compared to the control. Significantly, a lower CUG was obtained in KNO₃ 1.5 MPa for 6 days in the control seeds. In *A. desertorum*, the maximum and significant coefficient, compared to the control from priming, was obtained in PEG 1.5 MPa for 3 and 6 days (Table).

Seedling growth. The interaction between species × priming was significant ($P < 0.05$) for the vigor index, but there were significant main effects for the mean shoot length, seedling fresh weight ($P < 0.01$), and mean root length. The priming treatment resulted in an increase in the vigor index by PEG 2.2 MPa for 3 days. The minimum value was observed in the control seed of *F. arundinacea*. There was no significant difference found between the vigor index of the *A. desertorum* control and the primed seeds.

The greatest and significant development in the mean shoot length was observed for KNO₃ 2.2 MPa for 3 days, that were 11.5 mm higher compared to the control. The mean shoot length was significantly increased to 27.71 mm when primed with KNO₃ 2.2 MPa for 1 day, but the numerical value was 18.96 mm in the control seeds (Fig. 1).

The seedling fresh weight significantly increased for KNO₃ 2.2 MPa for 3 days (0.018 g / plant), and its effect was significant compared with the control (0.011 g / plant); however, all the primed samples had numerical values higher than the control (Fig. 2).

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The results of this experiment indicated that osmo and hydropriming had a positive effect on seed germination of *Festuca arundinaceus* Schreb. in laboratory conditions. Nevertheless, no advantage gained from any of the priming treatments in *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) J.A. Schultes. The greatest percentage (95%) of seeds ap-

parently harvested corresponded to the 'low osmotic press for long time' treatment. W. Heydecker et al. (1975) remarked that, in addition to a hydration stimulus on germination in hydropriming, osmotic priming with PEG inhibits radicle emergence, limits the rate of water absorption preventing membrane damage, and restores germinability to aged seeds more effectively. Enhanced germination by osmopriming with PEG has also been reported in recent studies (Schrauf et al., 1995; Foster et al., 1999; Bonome et al., 2006).

Our data show that germination of *A. desertorum* extremely decreases by KNO_3 , it is possible that it has a detrimental effect. These results agree with those reported by L.O. Copeland and M.B. McDonald (1995) and Q.H. Yang et al. (2008) in other species however, the results are not in line with S.I. Shim et al. (2008). Priming can improve the uniformity of heterogenously matured seed lots (Olouch and Welbaum, 1996). The findings in our study show that both *F. arundinacea* and *A. desertorum* have increased the coefficient of uniformity of germination in PEG with 2.2 MPa. This might be due to a higher osmotic potential in the seeds' environment during the priming period. Therefore, the potential gradients of water uptake were lower in this treatment than in other treatments.

The resulting limitation of the rate of water absorption preventing membrane damage (Heydecker et al., 1975) and some important process are accomplished synchronic-

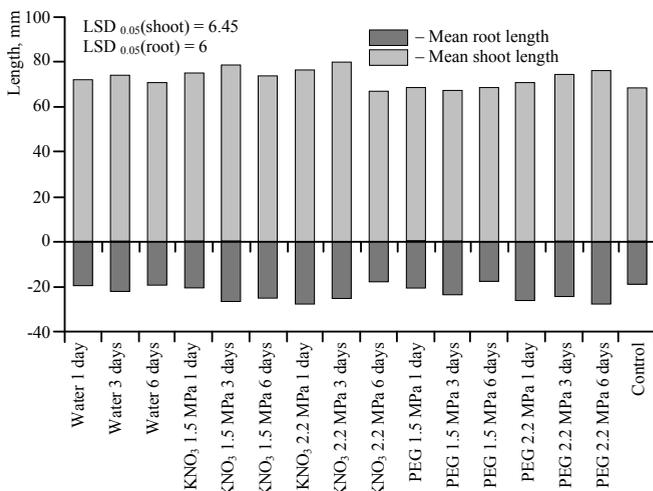


Fig 1. Main effect of priming treatment on the root and shoot length of *Festuca arundinaceus* and *Agropyron desertorum*

The resulting limitation of the rate of water absorption preventing membrane damage (Heydecker et al., 1975) and some important process are accomplished synchronic-

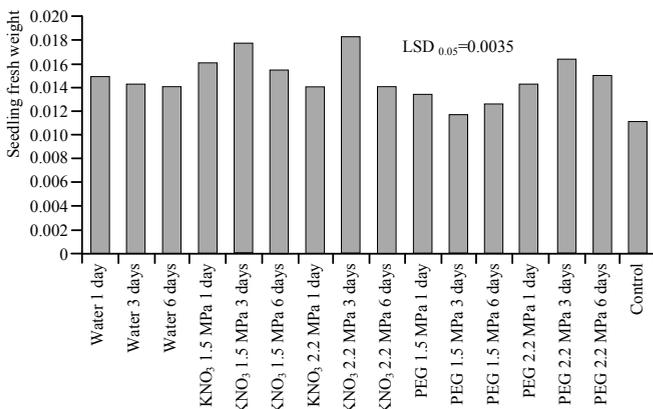


Fig 2. Main effect of priming treatment on the seedling fresh weight of *Festuca arundinaceus* and *Agropyron desertorum*

ally in seeds. The results of the experiment showed that osmotic priming with KNO_3 and hydropriming significantly decreased the MGT of *F. arundinacea* compared to PEG. The same result was obtained in *A. desertorum*. In the present case, rapid imbibitions can lead to a shorted MGT. The higher value of MGT by PEG might be due to the state of slab and mucilage of PEG, that water uptake was slower than in the other method and it resulted in less advanced metabolic processes and slower germination (Badek et al., 2006). The studies of I. Demir and H.A. Van de Venter (1999) and K.Y. Chiu et al. (2006) suggest that priming decreases MGT in the other species. The findings in our study show that osmopriming has increased the vigor index in *F. arundinacea*. Our results are in line with G.U. GongPing et al. (2000), P. Dissanayake et al. (2008) and L.T. Bonome et al. (2006) who reported that PEG 6000 and KNO_3 increased the vigor index. G.U. GongPing et al. (2000) suggested that the improvement of the vigor index was associated with the enhancement of activated oxygen metabolism in seedlings. On the other hand, the increased seedling length might cause increasing the vigor index in this species. None of the priming treatment tested showed a beneficial effect on the vigor index in *A. desertorum*. Our results showed that the main effect of priming on the seedling length and fresh weight was positive and significant.

These results are in line with the works done by P. Dissanayake et al. (2008), J.J. Frett and W.G. Pill (1995), W.G. Pill and T.K. Korengel (1997), W.G. Pill and A.D. Necker (2001) who reported that priming treatment increased the seedlings length and fresh weight seedling compared with nonprimed ones. W.G. Pill and T.K. Korengel (1997) knew that the Kentucky bluegrass seedling shoot mass was greater for primed seeds than for non-primed seeds because of an advancement in germination, not because of the stimulation of growth. The beneficial effect of KNO_3 was observed in this study, which might be the result of nutrition of KNO_3 on seedling after germination. Therefore, priming with a solution of KNO_3 for 3 days suggested a method that can be used for increasing the root, shoot, and biomass. In conclusion, priming as physiological treatment causes an increase in the seed performance in laboratory conditions in *F. arundinacea*. Nevertheless, the use of these treatments did not appear to be beneficial for *A. desertorum* seeds.

REFERENCE

- Abdul-Baki A.A., Anderson J.D.* Vigor determination in soybean by multiple criteria // Crop Science. 1973. Vol. 13. P. 630 – 633.
- Alvarado A.D., Bradford K.J., Hewitt J.D.* Osmotic priming of tomato seeds: effect on germination, field emergence, seedling growth and fruit yield // J. Amer. Society of Horticultural Science. 1987. Vol. 112. P. 427 – 432.
- Badek B., Van Duijn B., Grzesik M.* Effects of water supply methods and seed moisture content on germination of China aster (*Callistephus chinensis*) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seeds // Europ. J. Agronomy. 2006. Vol. 24. P. 45 – 51.
- Beckman J.J., Moser L.E., Kubk K., Waller S.S.* Big bluestem and switchgrass establishment as influenced by seed priming // Agron. J. 1993. Vol. 85. P. 199 – 202.
- Bewley J.D., Black M.* Seeds: Physiology of Development and Germination: 2nd ed. New York: Plenum Press, 1994. 445 p.

EFFECT OF SEED PRIMING ON GERMINATION AND SEEDLING GROWTH

Bonome L.T., Guimarães R.M., Oliveira J.A., Andrade V.C., Cabral P.S. Effect of osmoconditioning in *Brachiaria brizantha* cv. Marandu // *Ciência e Agrotecnologia*. 2006. Vol. 30, № 3. P. 422 – 428.

Bradford K.J. Manipulation of seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions // *Hort. Sci.* 1986. Vol. 21. P. 1105 – 1112.

Bradford K.J., Steiner J.J., Trawatha S.E. Seed priming influence on germination and emergence of pepper seed lots // *Crop Science*. 1990. Vol. 30. P. 718 – 721.

Cantliffe D.J. Benzyladenine in the priming solution reduces thermodormancy of lettuce seeds // *Hort. Technol.* 1991. Vol. 1. P. 95 – 97.

Chiu K.Y., Chuang S.J., Sung J.M. Both anti-oxidation and lipid-carbohydrate conversion enhancements are involved in priming-improved emergence of *Echinacea purpurea* seeds that differ in size // *Scientia Horticulturae*. 2006. Vol. 108. P. 220 – 226.

Copeland L.O., McDonald M.B. Principles of seed science and technology: 3rd ed. New York: Chapman & Hall, 1995. 409 p.

Demir I., Van de Venter H.A. The effect of priming treatments on the performance of watermelon (*Citrullus anatus* (Thunb.) Matsum and Nakai) seeds under temperature and osmotic stress // *Seed Science and Technology*. 1999. Vol. 27. P. 871 – 875.

Dissanayake P., George D.L., Gupta M.L. Direct seeding as an alternative to transplanting for guayule in southeast Queensland // *Industrial crops and products*. 2008. Vol. 27. P. 393 – 399.

Evans T.A., Pill W.G. Emergence and seedling growth from osmotically primed or pregerminated seeds of asparagus (*Asparagus officinalis*) // *J. of Horticultural Science*. 1989. Vol. 64. P. 275 – 282.

Foster M.A., Fowler J.L., Kleine L.G., Puppala N. Establishing new guayule lines by direct seeding // *Industrial Crops and Products*. 1999. Vol. 9, № 2. P. 93 – 100.

Frett J.J., Pill W.G. Improved seed performance of four fescue species with priming // *J. Turfgrass Management*. 1995. Vol. 1. P. 13 – 31.

GongPing G.U., GuoRong W.U., ChangMei L., ChangFang Z. Effects of PEG priming on vigor index and activated oxygen metabolism in soybean seedlings // *Chinese J. of Oil Crop Science*. 2000. Vol. 22, № 2. P. 26 – 30.

Hardegree S.P., Van Vactor S.S. Germination and emergence of primed grass seeds under field and simulated-field temperature regimes // *Annals of Botany*. 2000. Vol. 85. P. 379 – 390.

Helsel D.G., Helsel Z.R., Minor H.C. Field studies on osmoconditioning soybeans // *Field Crops Research*. 1986. Vol. 14. P. 291 – 297.

Heydecker W., Higgins J., Gulliver R.L. Accelerated germination by osmotic seed treatment // *Nature*. 1973. Vol. 246. P. 42 – 44.

Heydecker W., Higgins J., Turner Y. Invigoration of seeds? // *Seed Science and Technology*. 1975. Vol. 3. P. 881 – 888.

Hsu F.H., Nelson C.J., Matches A.G. Temperature effects on germination of perennial warm-season forage grasses // *Crop Science*. 1985. Vol. 25. P. 215 – 230.

ISTA Handbook on Seedling Evaluation / International Seed Testing Association. Zurich, 1985. 519 p.

Khan A.A., Maguire J.D., Abawi G.S., Ilyas S. Matriconditioning of vegetable seeds to improve stand establishment in early field plantings // *J. Amer. Society of Horticultural Science*. 1992. Vol. 117. P. 41 – 47.

McDonald M.B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment // *Seed Science and Technology*. 1999. Vol. 27. P. 177 – 237.

McDonald M.B. Seed priming // *Seed Technology and Its Biological Basis* / Eds. M. Black, J.D. Bewley. Sheffield: Sheffield Academic Press, 2000. P. 287 – 325.

Olouch M.O., Welbaum G.E. Effect of post-harvest washing and post-storage priming on viability and vigour of 6-year old muskmelon (*Cucumis melo* L.) seeds from eight stages of development // *Seed Science and Technology*. 1996. Vol. 24. P. 195 – 209.

Pill W.G. Low water potential and pre-sowing germination treatments to improve seed quality // *Seed Quality* / Ed. A.S. Basra. New York: Food Products Press, 1995. P. 319 – 359.

Pill W.G., Korengel T.K. Seed priming advances the germination of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) // *J. Turfgrass Management*. 1997. Vol. 2, iss. 1. P. 27 – 43.

Pill W.G., Necker A.D. The effects of seed treatment on germination and establishment of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) // *Seed Science and Technology*. 2001. Vol. 29. P. 65 – 72.

Schrauf G.E., Cornaglia P.S., Deregibus V.A., Rissola M.G. Improvement in germination behaviour of *Paspalum dilatatum* Poir. seeds under different pre-conditioning treatments // *New Zealand J. of Agricultural Research*. 1995. Vol. 38. P. 501 – 509.

Shim S.I., Cheol Moon J., Jang C.S., Raymer P., Kim W. Effect of Potassium Nitrate Priming on Seed Germination of Seashore Paspalum // *HortScience*. 2008. Vol. 43, № 7. P. 2259 – 2262.

Yang Q.H., Wei X., Zeng X.L., Ye W.H., Yin X.J., Zhang-Ming W., Jing Y.S.H. Seed biology and germination ecophysiology of *Camellia nitidissima* // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 255. P. 113 – 118.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.288.5(470.23-25)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ГОРИХВОСТКИ-ЧЕРНУШКИ *PHOENICURUS OCHRUIROS* (S.G. GMELIN, 1774) НА ГНЕЗДОВАНИИ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

Н.П. Иовченко, С.Л. Занин

Санкт-Петербургский государственный университет
Россия, 198504, Санкт-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2
E-mail: natalia.iovchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 01.02.10 г.

Первые находки горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin, 1774) на гнездовании в Санкт-Петербурге. – Иовченко Н.П., Занин С.Л. – Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* встречается в Ленинградской области с 1984 г., в основном во время сезонных миграций. В 2008 – 2009 гг. впервые для региона найдены два гнезда в Санкт-Петербурге (59°49' с.ш., 30°04' в.д.). Это самое северо-восточное доказанное место гнездования на Северо-Западе России. В период размножения вид предпочитает зарастающие территории с заброшенными животноводческими комплексами, фабриками и другими старыми или недостроенными зданиями. В последние годы он начал осваивать урбанизированный ландшафт.

Ключевые слова: *Phoenicurus ochruros*, расселение, факты гнездования, местообитания, Ленинградская область.

First breeding records of Black Redstart *Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin, 1774) in St. Petersburg. – Iovchenko N.P. and Zanin S.L. – Black Redstart *Phoenicurus ochruros* has been found in the Leningrad region since 1984, mainly during its seasonal migrations. In 2008 – 2009, two first (for the region) nests were found in St. Petersburg City (59°49' N, 30°04' E). This is the north-easternmost confirmed breeding place in the North-Western Russia. In the breeding season, the species favors overgrown areas with abandoned farms, factories, and other old or unfinished buildings. Lately, it has started to use the urbanized landscape.

Key words: *Phoenicurus ochruros*, expansion, breeding records, habitats, Leningrad region.

В течение XIX – XX вв. европейский подвид горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros gibraltariensis* (J.F. Gmelin, 1789) существенно расширил свой ареал в Северо-Западной Европе (см., например, Glutz von Blotzheim, Bauer, 1988; Roselaar, 1991) и продолжает активно расселяться в северном и восточном направлениях, в том числе и на территории России (Степанян, 1990). В настоящее время он распространен до Предуралья; гнездование известно на востоке Татарстана и в Пермской области, предполагается в других районах этого региона (Кузиков, 2005; Рябицев, 2008).

В Ленинградской области горихвостка-чернушка впервые была зарегистрирована в 1984 г. на Ладожской орнитологической станции (ЛОС) биолого-почвенного факультета СПбГУ (Лодейнопольский район, 60°41' с.ш., 32°56' в.д.) (Ковалев и

др., 1996). В 1984 – 1990 гг. вид отмечался здесь каждый год, затем в течение 7 лет не встречался, а с 1998 г. вновь регистрируется ежегодно (Иовченко, Носков, 2005; Стариков и др., 2009 а, б; банк данных ЛОС). На основании данных отловов на ЛОС и встреч птиц в сезон размножения в других местах Ленинградской области этому виду был придан статус редкого гнездящегося. Факт гнездования горихвостки-чернушки в Ленинградской области впервые был зафиксирован в 2006 г., когда 14 июля был встречен выводок, состоящий из 4-х слётков 16 – 18-дневного возраста в сопровождении родителей в окрестностях железнодорожной станции Бронка, у юго-западной границы Санкт-Петербурга (Савинич, 2010).

В 2008 – 2009 гг. были проведены наблюдения, позволившие подтвердить гнездование этого вида в административных границах Санкт-Петербурга, а также уточнить сроки пребывания вида в регионе и некоторые особенности территориального поведения молодых и взрослых птиц в послегнездовой период.

Осенью 2008 г. горихвостки-чернушки были обнаружены нами на территории заброшенного животноводческого комплекса совхоза Шушары, на участке между Пулковской обсерваторией и аэропортом Пулково. Комплекс расположен на открытом месте у подножия Пулковских высот. Состоит из пяти ферм, построенных в 1972 г., соединенных переходами между собой, и встроеного в них двухэтажного административно-хозяйственного здания, а также одного хорошо сохранившегося и четырех более старых, отдельно стоящих коровников, двух огромных металлических ангаров для хранения сена и других подсобных строений. Коровники сделаны в основном из силикатного и жженого кирпича и в настоящее время нахо-



Рис. 1. Характерный тип местообитания горихвостки-чернушки на территории заброшенного животноводческого комплекса. Пулково, 7 июля 2009 г.

дятся на разных стадиях разрушения. Территория вокруг них покрыта пятнами разреженной, либо густой и высокой рудеральной растительности, есть отдельные кусты ив *Salix* sp., молодые березы *Betula* sp., много красной бузины *Sambucus racemosa* (рис. 1).

21 сентября сначала был зарегистрирован самец, ловивший насекомых в бурьяне, а затем наблюдали самца и самку на здании отдельно стоящей фермы, наиболее хорошо сохранившейся и покрытой шифером. Птицы встречались здесь и в последующие дни, причем держались вместе на определенном участке. При обследовании коровников в одном из них, удаленном от

места регулярных встреч пары на 200 м, было найдено очень хорошо сохранившееся гнездо, расположенное почти открыто на деревянной балке под потолком. На дне гнезда были обнаружены остатки скелетов птенцов. Судя по их размерам и прекрасной сохранности лотка гнезда, они погибли в возрасте не более 4 – 5 суток.

Весной 2009 г. самец впервые отмечен 9 апреля, хотя территория до этого обследовалась 4 и 7 апреля. 11 и 12 апреля он держался у тех же ферм, где и осенью

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ГОРИХВОСТКИ-ЧЕРНУШКИ

2008 г., пел, осматривал груды досок. 16 апреля на контролируемой территории появилась горихвостка-чернушка в оперении самочьей окраски. В последующие дни птицы широко перемещались по всему комплексу независимо друг от друга. 29 апреля и 1 мая видели только самца, он кормился и активно пел. 7 и 9 мая отмечены обе птицы, но держались они все время отдельно на разных участках территории. 17 мая зарегистрирована пара, птицы постоянно были вместе, кормились, самец пел на одном из коровников, где его чаще всего встречали в предшествующий период. 22 и 27 мая они продолжали оставаться на этом же участке, и 31 мая в одном из коровников было найдено гнездо. Оно располагалось внутри строения, в бетонной нише, образованной балкой оконного проема и аркообразным потолочным перекрытием. В эту нишу, у ее переднего края по бокам были поставлены на ребро две половинки кирпича, по высоте как раз полностью закрывавшие ее, но между ними оставалось открытое пространство, равное также половинке кирпича. Таким образом, за каждой половинкой кирпича образовался куб, открытый только с одной боковой стороны. В одном из них и было устроено гнездо (рис. 2).

Сравнение гнезд 2008 г. и 2009 г. показало их большое сходство. Чаша обоих гнезд была сделана из одних и тех же строительных материалов и идентична по конструкции. Она практически полностью состояла из тонких размочаленных волокон стеблей репейника и луба красной бузины, мелких фрагментов старых листьев злаков с обильными вкраплениями зеленого мха, пакли, обычной ваты и стекловаты. Основа лотка сформирована мелкими рассученными травяными волокнами, переплетенными с большим количеством ваты и шерсти. Этот слой во втором гнезде, сильно уплотненный к моменту вылета птенцов, имел толщину более 1 см. Изнутри лоток был обильно выстлан перьями домашних кур, серой куропатки, серой утки, кряквы и голубей с небольшой примесью собачьей, овечьей и козьей шерсти. В обоих гнездах под лотком утепляющие материалы были встроены и в наружный слой гнезда, но в первом гнезде их было немного. Во втором, лежавшем на холодном бетонном основании, большое количество мелких перьев образовывали под лотком плотную платформу толщиной около 0.7 см, подстланную снизу таким же слоем ваты и стекловаты, лежавшим на травяном основании. Основные различия наблюдались в строении наружного слоя гнезд, что было обусловлено их разным расположением. Гнездо 2009 г., втиснутое в ограниченное пространство ниши, было лишено толстого наружного слоя, характерного для гнезда 2008 г. У последнего обширное основание и расширяющиеся книзу боковые стенки обеспечивали



Рис. 2. Место расположения гнезда горихвостки-чернушки и гнездо с птенцами в возрасте 6 – 7 суток. 28 июня 2009 г.

не только хорошую теплоизоляцию, но и надежное закрепление его на гладкой округлой балке. Не исключено, что оба гнезда были построены одной и той же самкой. Можно предполагать, что после неудачного размножения в 2008 г. птицы переместились на другой участок, держались там осенью и на нем же загнездились на следующий год.

12 июня 2009 г. в гнезде находилась кладка из 5 яиц, самка насиживала. Птенцы вылупились 21 (четыре) и 22 (один) июня. 28 июня в возрасте 6 – 7 суток они были окольцованы. По разным данным продолжительность инкубационного периода у горихвостки-чернушки составляет 12 – 14 суток. Если учесть, что насиживание началось после откладки предпоследнего яйца, то первое яйцо могло быть отложено 3 – 5 июня.

В период выкармливания птенцов в гнезде взрослые птицы не удалялись от него далее 100 – 120 м. Корм собирали преимущественно на развалинах, на крышах коровников и на земле среди разреженной растительности, иногда внутри строений.

Птенцы покинули гнездо утром 7 июля, т.е. в 15 – 16-дневном возрасте (рис. 3). 10 июля выводок продолжал держаться у фермы, в которой располагалось гнездо (2 слетка с самцом и 3 с самкой). 19 июля весь выводок отмечен здесь же, при этом молодые пытались кормиться самостоятельно. 22 июля минимум две окольцованных птицы отмечены на другой ферме, примерно в 100 м от гнезда. Взрослых рядом с ними не было. Самку в этот день не видели, самец пел на ферме, где было гнездо. Последний раз окольцованную молодую птицу достоверно зарегистрировали 3 августа, т.е. в возрасте 42 – 43-х суток. Взрослые особи оставались на месте размножения до отлета на зимовку, самца видели в 2008 г. последний раз 13 октября, в 2009 г. – 23 октября. Точную дату исчезновения самки было невозможно определить, так как в оба года



Рис. 3. Гнездовой участок горихвостки-чернушки и слеток 15 – 16-дневного возраста в день вылета из гнезда. 7 июля 2009 г.

осенью, кроме пары взрослых птиц, на территории встречались и другие особи в оперении самочьей окраски. Последние их встречи зарегистрированы 24 октября 2008 г. и 26 октября 2009 г.

В соседней Псковской области, где первое гнездо было найдено в 2000 г. и к настоящему времени установлено около 10-ти фактов размножения, горихвостка-чернушка предпочитает селиться среди руин как в крупных городах, так и в небольших деревнях (Бардин, 2000, 2004; Струкова, 2000; Шемякина, 2001, 2003; Фетисов 2002 *а, б*, 2003, 2004, 2007, 2008). Она всегда выбирает те места, где в изоби-

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ГОРИХВОСТКИ-ЧЕРНУШКИ

лии имеются недостроенные, брошенные или полуразрушенные здания, преимущественно кирпичные, а также хозяйственные строения с расположенными вокруг них кучами строительных материалов и мусора. Излюбленными местами обитания являются разрушенные животноводческие комплексы на окраинах деревень, территория которых благоприятна и для гнездования, и для сбора корма (Фетисов, 2008).

В Ленинградской области факты гнездования и встречи горихвостки-чернушки в гнездовой сезон также в основном приурочены к подобным биотопам в сельской местности (Иовченко, Носков, 2005; Савинич, 2010). Зброшенные в эпоху кризиса начала 1990-х гг. животноводческие комплексы, дома, предприятия, стройки и прочие подобные объекты, к настоящему времени полуразрушенные, с прилегающими открытыми пространствами, частично занятыми растительностью, являются фактически отражением оптимальных местообитаний этого вида в исходных горных биотопах на каменистых склонах Альп. Такие местообитания все еще широко представлены в Ленинградской области. Тем не менее, в последнее время горихвостка-чернушка начинает постепенно осваивать и урбанизированный ландшафт, причем встречается как в районах новостроек на окраинах, так и в центре Санкт-Петербурга. На периферии, по данным В.М. Храброго, поющих птиц наблюдали 12 июня 2002 г. во дворе д. 12 по ул. Тихой в Девяткино и 28 июня 2004 г. в районе гаражей по ул. Коммуны (Красногвардейский район). 14 августа 2006 г. самку и 3-х молодых птиц видели в районе д. 39 по ул. Новосельковской (угол ул. Маршала Новикова, у оз. Орловский карьер). В старых районах к настоящему времени известно три встречи. 24 апреля 2004 г. активно поющий самец был отмечен у комплекса построек «Дирекции» за Елагиным дворцом в ЦПКиО (Иовченко, Носков, 2005). 26 июня 2001 г. С.Л. Занин видел взрослого самца на территории следственного изолятора «Кресты» (Арсенальная наб.). 31 мая – 17 июня 2009 г. поющий самец-первогодок держался в центральной части города на замороженной стройке дома № 26 по Литейному проспекту (Богуславский, 2010).

В настоящее время Санкт-Петербург (59°49' с.ш., 30°04' в.д.) является самым северо-восточным доказанным местом гнездования горихвостки-чернушки на Северо-Западе России. Однако косвенные данные свидетельствуют о возможности гнездования этого вида и в других местах Ленинградской области, в частности, на северо-востоке, в Лодейнопольском районе (Иовченко, Носков, 2005; Стариков и др., 2009 а).

Авторы выражают признательность В.М. Храброму за предоставленные сведения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бардин А.В. Вторая находка горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* на гнездовании в Псковской области // Рус. орнитол. журн. 2000. Т. 9, экспресс-выпуск 126. С. 20 – 22.
- Бардин А.В. Встреча горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в г. Печоры (Псковская область) // Рус. орнитол. журн. 2004. Т. 13, экспресс-выпуск 274. С. 926 – 927.
- Богуславский А.В. Встречи горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в Старой Ладоге и Санкт-Петербурге // Рус. орнитол. журн. 2010. Т. 19, экспресс-выпуск 548. С. 221.
- Иовченко Н.П., Носков Г.А. Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* (Gm.) в Ленинградской области // Орнитологические исследования в Приладожье / Под ред. Н.П. Иовченко. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. С. 205 – 222.

- Ковалев В.А., Кудашкин С.И., Олигер Т.И. Кадастр позвоночных животных Нижнесвицкого заповедника / Нижнесвицкий гос. природный заповедник. СПб., 1996. 46 с.
- Кузиков И.В. Горихвостка-чернушка – новый гнездящийся вид Пермской области // Орнитология. 2005. Вып. 23. С. 131 – 132.
- Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. 634 с.
- Савинич И.Б. Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* гнездится в окрестностях Санкт-Петербурга // Рус. орнитол. журн. 2010. Т. 19, экспресс-выпуск 547. С. 183 – 184.
- Стариков Д.А., Носков Г.А., Бабушкина О.В., Бояринова Ю.Г., Гагинская А.Р., Иовченко Н.П., Рымкевич Т.А., Рычкова А.Л., Филимонова Н.С. Результаты наблюдений за весенними миграциями птиц в окрестностях Ладожской орнитологической станции в 2005 – 2007 гг. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России / Под ред. Г.А. Носкова, А.Р. Гагинской. СПб.: Тускарора, 2009 а. Вып. 6. С. 27 – 43.
- Стариков Д.А., Носков Г.А., Бабушкина О.В., Бояринова Ю.Г., Гагинская А.Р., Иовченко Н.П., Рымкевич Т.А., Рычкова А.Л., Филимонова Н.С. Результаты наблюдений за летними и осенними миграциями птиц в окрестностях Ладожской орнитологической станции в 2005 – 2007 гг. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России / Под ред. Г.А. Носкова, А.Р. Гагинской. СПб.: Тускарора, 2009 б. Вып. 6. С. 49 – 69.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 728 с.
- Струкова О.А. Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* – новый гнездящийся вид Псковской области // Рус. орнитол. журн. 2000. Т. 9, экспресс-выпуск 111. С. 19 – 20.
- Фетисов С.А. Новый случай размножения горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в Псковской области // Рус. орнитол. журн. 2002 а. Т. 11, экспресс-выпуск 185. С. 463 – 465.
- Фетисов С.А. Встречи редких в Белорусско-Валдайском Поозерье птиц на псковской территории в бассейне реки Западной Двины в 2002 году // Красная книга Республики Беларусь: состояние, проблемы, перспективы. Витебск: Изд-во Витеб. гос. ун-та, 2002 б. С. 207 – 209.
- Фетисов С.А. Встречи редких видов птиц в национальном парке «Себежский» в 2003 году // Северо-Западная Россия и Белоруссия: вопросы экологической, исторической и общественной географии: Материалы обществ.-науч. конф. / Псков. гос. пед. ин-т. Псков, 2003. С. 82 – 86.
- Фетисов С.А. Встречи редких и охраняемых птиц в Себежском Поозерье в 2004 году // Природа Псковского края. 2004. Т. 16. С. 22 – 25.
- Фетисов С.А. Материалы к орнитофаунистическим находкам на особо охраняемых природных территориях Псковской области в 2007 году // Северо-Запад России: Эколого-хозяйственные проблемы и перспективы трансграничного сотрудничества: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. / Псков. гос. пед. ун-т. Псков, 2007. Т. 1. С. 174 – 178.
- Фетисов С.А. Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* в Псковской области // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17, экспресс-выпуск 399. С. 191 – 196.
- Шемякина О.А. Размещение и структура населения птиц города Пскова // Рус. орнитол. журн. 2001. Т. 10, экспресс-выпуск 160. С. 821 – 831.
- Шемякина О.А. Встречи редких видов птиц на территории г. Пскова // Северо-Западная Россия и Белоруссия: вопросы экологической, исторической и общественной географии: Материалы обществ.-науч. конф. / Псков. гос. пед. ин-т. Псков, 2003. С. 36 – 38.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Wiesbaden: AULA Verlag, 1988. Vol. 11. 727 s.
- Roselaar C.S. *Phoenicurus ochruros* Black Redstart // The Birds of the Western Palearctic. Vol. V. Thrushes / Ed. S. Cramp. London; New York: Oxford Univ. Press, 1991. P. 262 – 272.

УДК 591.47:595.762.12

СТРОЕНИЕ МЕТЭНДОСТЕРНИТА КАК ПРИЗНАК, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЙ СПОСОБНОСТЬ *CARABUS GRANULATUS* К ПОЛЕТУ

Л.Е. Колбачев

*Педагогический институт Южного Федерального университета
Россия, 344082, Ростов-на-Дону, Б. Садовая, 33
E-mail: possum-man@yandex.ru*

Поступила в редакцию 10.04.09 г.

Строение метэндостернита как признак, обуславливающий способность *Carabus granulatus* к полету. – Колбачев Л.Е. – Рассматриваются особенности строения метэндостернита *Carabus granulatus*. Выделены признаки, определяющие способность насекомого к полету. На примере *Carabus granulatus* показана связь строения метэндостернита с экологией вида.

Ключевые слова: *Carabus granulatus*, метэндостернит, полет, морфоэкология.

Furca structure as a sign to provide *Carabus granulatus*' ability to flying. – Kolbachev L.E. – Properties of the *Carabus granulatus* furca texture are considered. Features enabling insects to fly are listed. With an example of *C. granulatus*, the relation between the furca structure and species ecology is shown.

Key words: *Carabus granulatus*, furca, flying, morphoecology.

Метэндостернит (furca) является одним из важнейших структурных и функциональных элементов летательного аппарата жуков (Crowson, 1938; Balfour-Brownue, 1961). Он представляет собой хитинизированный вырост наружных покровов третьего сегмента груди. Метэндостернит располагается с брюшной стороны и уходит в глубь тела насекомого в виде наклонного выроста сложной формы, иногда почти достигающего хитиновых покровов спинной стороны. Функциональное назначение метэндостернита – прикрепление мускулатуры крыльев и ног. Форма метэндостернита в значительной степени зависти от образа и условий жизни вида. В силу этого особенности строения метэндостернита позволяют достаточно точно определить способность насекомого к полету.

Несмотря на важное значение метэндостернита как для морфологии и систематики жуков (Balfour-Brownue, 1961), так и для понимания их экологии (зависимость строения фурки от условий обитания вида), его изучению и классификации посвящено весьма мало работ. Фактически широко известны лишь работы Р. Кроусона «Комплексное исследование метэндостернита жесткокрылых» (Crowson, 1938) и Ф. Бэ́льфур-Брауни «Метэндостернит Coleoptera» (Balfour-Brownue, 1961). В них подробно рассмотрены формы и строение метэндостернита у разных видов, а также приведены схемы крепления к метэндостернитам моторных мышц крыла и ног.

Основной целью обеих работ является демонстрация различий в строении метэндостернита у разных систематических групп жуков и попытка классификации

форм этого образования (в работах Ф. Бэلفор-Брауни метэндостернит делится на 5 групп в зависимости от формы), а также предложения по использованию его в качестве систематического признака. Последнее оказалось затруднительно, так как методика изготовления препаратов по Р. Кроусону подразумевает практически полное разрушение коллекционного образца для извлечения метэндостернита (вываривание препарата в щелочи, при котором растворяются все ткани, кроме сильно хитинизированных). Тем не менее, для определения способности жука к полету, а также в особо сложных систематических случаях этот метод представляется целесообразным.

К сожалению, предложенная классификация лишь в незначительной мере привязана к функциональным особенностям метэндостернита, а использование ее на практике ограничено вследствие существования большого количества переходных форм. Но из-за отсутствия иной общепринятой классификации, а также учитывая пригодность этой системы для целей нашего исследования, далее мы придерживаемся терминологии, предложенной Ф. Бэلفор-Брауни.

Основной объект нашего исследования – *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758. Это связано с тем, что в ряде популяций данного вида присутствуют как крылатые, так и бескрылые особи. В то же время для многих других видов рода *Carabus* характерно отсутствие крыльев или их сильная редукция. Вследствие этого некоторые исследователи называют его бескрылым родом, а его представителей – неспособными к полету (Шарова, 1987; Сигида, 1993). Однако в ходе изучения *Carabus granulatus* были обнаружены экземпляры с вполне развитыми крыльями.

Исследование проводилось на материале, собранном в различных районах Ростовской области, преимущественно в пойме и дельте р. Дон, а также на различных участках Ростовского заповедника (около 200 экз.). Для сравнения использованы материалы из сборов в лесной зоне Краснодарского края и Воронежской обл. (около 50 экз.). Сборы и определение материала проводились под руководством старшего научного сотрудника ЮНЦ РАН Ю.Г. Арзанова при участии аспиранта ЮНЦ РАН А. Рудайкова.

В целом строение метэндостернита рассматриваемого вида соответствует общему плану строения фурки у летающих представителей рода *Carabus* (рисунок, а). Их метэндостернит имеет форму перевернутого равнобедренного треугольника с узким основанием и вырезом в верхней части, неравномерной толщины (на рисунке утолщенные участки затемнены). По классификации Ф. Бэلفор-Брауни это соответствует типу В (столбовидный метэндостернит). Широкая вершина с 4-мя тонкими выростами, а также длинные тонкие выросты у основания свидетельствуют о прикреплении большого количества мышц, обеспечивающих моторику крыльев. В то же время расширенное мощное основание обеспечивает место для крепления мышц ног. Следует заметить, что у летающих видов жесткокрылых метэндостернит расположен внутри грудного отдела под углом $75 - 85^\circ$ по отношению к нижней поверхности туловища, и этот угол наклона наиболее типичен для метэндостернита летающих жуков.

Тем не менее, несмотря на соответствие общему плану строения, метэндостернит *Carabus granulatus* имеет принципиальные отличия от летающих видов

СТРОЕНИЕ МЕТЭНДОСТЕРНИТА

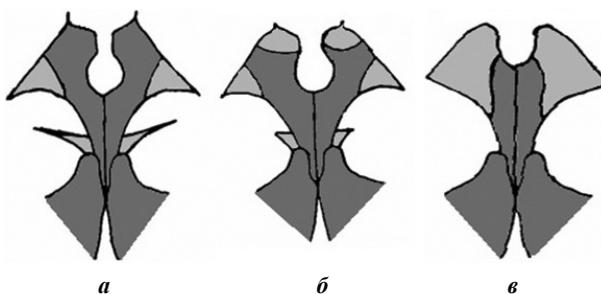
рода. У крылатых форм (рисунок, б) он сохраняет треугольные контуры, но выросты (особенно у основания) укорачиваются и истончаются. В то же время основание, к которому крепится мускулатура ног, остается в неизменном виде, или даже незначительно утолщается. Наконец, метэндостернит здесь располагается под углом около 45° к нижней поверхности туловища. Это свидетельствует о том, что метэндостернит и крепящаяся на нем мускулатура сильно изменены при переходе к наземному образу жизни и к полету не приспособлены.

Особый интерес представляет метэндостернит бескрылых форм *Carabus granulatus* (рисунок, в). Он почти утрачивает треугольную форму, становится более приземистым, его верхняя часть сильно истончается. Также утолщается основание, а его форма приближается к форме, типичной для нелетающих видов жуков. Угол его наклона еще меньше: максимально отмеченный составил 40° , а минимальный – 25° . В этом случае метэндостернит практически лежит на хитиновом слое грудного отдела с внутренней стороны. Такое строение метэндостернита нельзя назвать типичным для нелетающих видов *Carabus*, но оно вполне ясно свидетельствует о неспособности насекомого к полету.

В целом у *Carabus granulatus*, по сравнению с летающими Carabidae, метэндостернит сильно утончен, а выросты представлены слабо. На наш взгляд, это достаточный аргумент в пользу заключения, что подобные особи, даже с развитой крыльевой пластинкой, неспособны к полету (подтверждением служит и образ жизни самого жука). Исходя из этого нами сделано предположение, что при достаточном уровне изученности особенностей строения метэндостернита можно точно определять способность крылатых жесткокрылых к полету.

Исследование строения метэндостернита *Carabus granulatus* и некоторых других близких видов дало дополнительную информацию для методики определения способности жука к полету по строению его летательного аппарата. В качестве значимых признаков на метэндостерните были выбраны форма и общий план строения furca, угол ее наклона по отношению к покровам нижней стороны грудного сегмента (на которых располагается метэндостернит), а также особенности строения основания фурки и способ ее прикрепления.

Следует учесть, что признаки, выделяемые на метэндостерните у особей одного вида, остаются неизменными в том случае, если летательный аппарат развит хорошо (насекомое способно к полету) или, напротив, он полностью утрачен. В



Форма метэндостернитов у разных представителей рода *Carabus*: а – типичная форма для летающих представителей рода, б – метэндостернит крылатого *Carabus granulatus*, в – метэндостернит бескрылого *Carabus granulatus*

этом случае признаки сохраняются у животных из разных экотопов и популяций и могут быть использованы как систематические (Crowson, 1938; Balfour-Browne, 1961).

Отмечено, что если метэндостернит представляет собой непереходную форму, а животное либо активно летает, либо, напротив, полностью утратило летательный аппарат, то изменчивость признаков на метэндостерните очень низка. Метэндостернит является важной структурой как для летающих, так и для нелетающих жуков. Имеющиеся на нем признаки позволяют достаточно четко проводить видовое определение, а возможно – и выделение новых систематических единиц именно по этим признакам (желательно, впрочем, чтобы они подкреплялись и другими признаками в морфологии животного). Известно, что изменчивость признаков низка лишь в том случае, если летательный аппарат хорошо развит и используется насекомым (Родендорф, 1949). Признаки на летательном аппарате, утратившем основную функцию, обычно изменчивы (как в нашем случае), и использовать их в систематике нельзя.

Так как образ жизни обусловлен экологией животного, строение метэндостернита приспособлено к условиям, в которых происходило формирование вида. Исходя из этого (при большом количестве данных), пользуясь информацией о строении *figsa*, можно делать предположения об условиях видообразования.

Учитывая, что у нелетающего вида могут полностью сохраняться развитые крылья, но метэндостернит значительно атрофируется, можно также предположить, что метэндостернит – одна из первых структур, строение которой изменяется при переходе к нелетающему образу жизни. Первой из атрофирующихся структур становятся мышечные ткани, затем изменяется *figsa*, утрачивается крыльевая пластинка, а затем – склериты в основании крыла (прирастают к близлежащим хитиновым образованиям, а впоследствии изглаживаются).

Строение летательного аппарата жуков и некоторых связанных с ним морфологических структур изучено недостаточно и требует дальнейших исследований и усовершенствования методов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Родендорф Б.Б.* Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 12 – 33
- Сигида С.И.* Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Северного Кавказа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.
- Шарова И.Х.* Экологическая морфология животных. М.: Изд-во Моск. гос. пед. ин-та, 1987. 68 с.
- Balfour-Browne F.* The metendosternite in the Coleoptera // J. of the Linnean Society of London. Zoology. 1961. Vol. 44, iss. 298. P. 337 – 382.
- Crowson R.A.* The metendosternite in Coleoptera: a comparative study. London: Publisher Ltd., 1938. P. 396 – 431.