



СОДЕРЖАНИЕ

Абрамова К. И., Ратушняк А. А. Влияние нагрузки по нитратному азоту и салициловой кислоте на эколого-физиологические особенности рогоза узколистного (<i>Typha angustifolia</i> L.), его альгацидную и санирующую активность	399
Гелашивили Д. Б., Солнцев Л. А., Якимов В. Н., Суходольская Р. А., Хабибуллина Н. Р., Иудин Д. И., Снегирева М. С. Фрактальный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере г. Казани)	407
Девяткин В. Г. Влияние гидрометеорологических факторов на внутрисезонную сукцессию литорального фитопланктона Рыбинского водохранилища	421
Иолин М. М., Сорокин А. Н., Старичкова К. А., Бармин А. Н., Николайчук Л. Ф., Голуб В. Б. Оценка динамики растительности Волго-Ахтубинской поймы на трансекте в районе с. Капустин Яр	431
Котегов Б. Г., Капитонова О. А., Холмогорова Н. В., Адаховский Д. А., Константинова А. С. Оценка состояния природных экосистем методами биоиндикации в окрестностях завода по уничтожению химического оружия	442
Малышева Е. А., Мазей Ю. А., Ермохин М. В. Структурирование сообществ раковинных амёб в разных типах граничных структур в контактной зоне «вода – суша»	455
Опарина О. С., Филинова Е. И., Сонина Е. Э., Малинина Ю. А., Опарин М. Л. Современное состояние местообитаний выхухоли русской в малых реках Донского бассейна в Саратовской области и численность этого вида	469
Плешакова Е. В., Муратова А. Ю., Турковская О. В. Изменение биологической активности загрязненной углеводородами почвы	482
Розенцвиг О. А., Богданова Е. С., Табаленкова Г. Н., Головкин Т. К., Захожий И. Г. Эколого-биохимические свойства представителей высших споровых растений Южного Тимана	489
Северов Ю. А., Сайфуллин Р. Р. Плодовитость синца Куйбышевского водохранилища ...	499
Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н. Паразитофауна ротана <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) в некоторых водоёмах Европейской части России	507
Цветкова А. А. Мелкие млекопитающие лесополос в саратовском Правобережье	523

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Мельников В. Н., Хрулева О. Б. Посттехногенные сукцессии орнитокомплексов Восточного Верхневолжья. Ч. II. Динамика населения птиц в ходе зарастания заброшенных сельскохозяйственных	532
Смирнов В. Ф., Мочалова А. Е., Смирнова О. Н., Захарова Е. А., Кряжев Д. В., Смирнова Л. А. Деструкция микромицетами композиционных материалов на основе природных и синтетических полимеров	537
Черевичко А. В. Закономерности формирования зоопланктона водоёмов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива)	542

ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Глеба Ивановича Худякова (20 ноября 1928 – 13 июня 2011)	549
---	-----



CONTENTS

Abramova K. I. and Ratushnyak A. A. Nitrate nitrogen and salicylic acid load influence on the ecologo-physiologic features of reed mace (<i>Typha angustifolia</i> L.) and its algacide and sanative activity	399
Gelashvili D. B., Solntcev L. A., Yakimov V. N., Suhodol'skaya R. A., Habibullina N. R., Iudin D. I., and Snegireva M. S. Fractal analysis of the specific structure of carabidaecomplexes in urbanized territories (with Kazan City as an example)	407
Devyatkin V. G. Hydrometeorological factor influence on the intraseasonal succession of the littoral phytoplankton in the Rybinsk reservoir	421
Iolin M. M., Sorokin A. N., Starichkova K. A., Barmin A. N., Nikolaychuk L. F., and Golub V. B. Vegetation dynamics estimation along a transect in the Volga-Akhtuba floodplain near Kapustin Yar village	431
Kotegov B. G., Kapitonova O. A., Holmogorova N. V., Adahovsky D. A., and Konstantinova A. S. Estimation of the status of natural ecosystems by bioindication techniques near a chemical weapon neutralization factory	442
Malysheva E. A., Mazei Yu. A., and Yermokhin M. V. Testate amoebae community structurization in different types of boundary structures in the water – land contact zone	455
Oparina O. S., Filinova E. I., Sonina E. E., Malinina Yu. A., and Oparin M. L. Modern status of <i>Desmana moschata</i> habitats in small rivers of the Don basin in the Saratov region and the abundance of this species	469
Pleshakova E. V., Muratova A. Yu., and Turkovskaya O. V. Biological activity changes of hydrocarbon-contaminated soil	482
Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S., Tabalenkova G. N., Golovko T. K., Zakhozhiy I. G. Ecological and biochemical properties of some typical representatives of cryptogamic plants of Southern Timan	489
Severov Y. A. and Saifullin R. R. Fecundity of Blue Bream <i>Abramis ballerus</i> in the Kuybyshev reservoir	499
Sokolov S. G., Protasova E. N., and Reshetnikov A. N. Parasite fauna of rotan <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) in some waterbodies of European Russia	507
Tsvetkova A. A. Small mammals of forest belts in the Saratov Right-Volga-bank region	523

SHORT COMMUNICATIONS

Melnikov V. N. and Khrulyova O. B. Post-technogenic successions of the ornithocomplexes of the Eastern Upper-Volga region. Part II. Bird population dynamics in the course of overgrowing of neglected arable lands	532
Smirnov V. Ph., Mochalova A. E., Smirnova O. N., Zaharova E. A., Kriazhev D. V., and Smirnova L. A. Micromicetal destruction of composite materials on the basis of natural and synthetic polymers	537
Cherevichko A. V. Zooplankton formation regularities in upper-bog reservoirs (with the Polistovo-Lovatskaya upper-bog system as an example)	542

LOSSES OF SCIENCE

In commemoration of Gleb I. Khudyakov (20 November, 1928 – 13 June, 2011)	549
---	-----

УДК 581.526.3:574.632

**ВЛИЯНИЕ НАГРУЗКИ ПО НИТРАТНОМУ АЗОТУ
И САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЕ НА ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РОГОЗА УЗКОЛИСТНОГО (*TYPHA ANGUSTIFOLIA* L.),
ЕГО АЛЬГИЦИДНУЮ И САНИРУЮЩУЮ АКТИВНОСТЬ**

К. И. Абрамова, А. А. Ратушняк

*Институт проблем экологии и недропользования АН РТ
Россия, 420087, Казань, Даурская, 28
E-mail: allelop@rambler.ru*

Поступила в редакцию 22.05.09 г.

Влияние нагрузки по нитратному азоту и салициловой кислоте на эколого-физиологические особенности рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.), его альгицидную и санирующую активность. – Абрамова К. И., Ратушняк А. А. – Установлено, что залповая нагрузка по нитратному азоту (400 мг/л), салициловой кислоте ($1 \cdot 10^{-4}$ М) влияет на процессы формирования рогозом узколистным (*Typha angustifolia* Linnaeus, 1753) эндо- и экзометаболитов, в свою очередь регулирующих гидрохимический режим среды обитания по нитратному азоту, структуру сопутствующего фитопланктона.

Ключевые слова: *Typha angustifolia*, эндо- и экзометаболиты, нитратный азот, салициловая кислота, качество воды, радиоуглеродный метод.

Nitrate nitrogen and salicylic acid load influence on the ecologo-physiologic features of reed mace (*Typha angustifolia* L.) and its algaecide and sanative activity. – Abramova K. I. and Ratushnyak A. A. – The nitrogen nitrate (400 mg/L) and salicylic acid ($1 \cdot 10^{-4}$ M) bursting load was found to affect endometabolite and exometabolite formation in reed mace (*Typha angustifolia* Linnaeus, 1753). These metabolites can regulate the hydrochemical regime of the environment by nitrogen nitrate and the concurrent phytoplankton structure.

Key words: *Typha angustifolia*, endometabolites, exometabolites, nitrate nitrogen, salicylic acid, water quality, radiocarbon technique.

ВВЕДЕНИЕ

Увеличение антропогенной нагрузки (в том числе азотной) на гидроэкосистемы повышает опасность снижения или истощения способностей их к саморегуляции, самоочищению (Ратушняк, 2002). Данные процессы реализуются за счет взаимодействия физических, химических и биологических процессов (Остроумов, 2002), в том числе с участием высшей водной растительности (Мережко, 1978; Ratushnyak et al., 2007). При этом степень её активности специфична биологическим особенностям вида растений, интенсивности антропогенного воздействия, адаптационным возможностям (Метейко, 1972; Сиренко и др., 1989).

К числу немногочисленных относятся исследования, посвященные поиску химических веществ, способных активизировать адаптационные процессы водных биосистем в ответ на антропогенную нагрузку, в том числе по эффектам воздействия салициловой кислоты, которая, по мнению ряда авторов, обеспечивает устойчивость наземных растений в условиях стресса (Тарчевский, 2002; Alvarez, 2000; Kawano, Muto, 2000).

В связи с этим цель наших исследований – выявить влияние одnorазовой нагрузки по нитратному азоту, салициловой кислоте на особенности формирования эндо- и экзометаболитов рогозом узколистным (*T. angustifolia*), его альгицидную и saniрующую активность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на протяжении трех вегетационных сезонов, 2005 – 2007 гг., в условиях мезокозм, включавших природную воду объёмом 30 л с сопутствующими гидробионтами и куртинами рогоза узколистного площадью 0.5 м², взятых из чистой заросли рогоза оз. Средний Кабан (г. Казань). Моделировали два типа биотопов – **заросший** (с макрофитом) и **открытый** (без него). В июне в природную воду одnorазово вносили нитратный азот (N) в форме натриевой соли (NaNO₃) в количестве 400 мг/л (10ПДК для водоёмов рыбохозяйственного использования), салициловую кислоту (СК) – 10⁻⁴ М.

Пробы на анализ эколого-физиологических особенностей макрофита отбирали с июля по август (через две и пять недель после постановки эксперимента), гидрохимии и структуры фитопланктонного сообщества – с июля по сентябрь. Контролем служили варианты без добавок. Опыты проводили в трехкратной повторности по схеме: контроль – природная вода (ПВ) без добавок (опыт 1 – ПВ+ N400; опыт 2 – ПВ + N400+СК).

С использованием радиоуглеродного метода исследовали процессы формирования рогозом узколистным эндо- и экзометаболитов. Радиоактивную метку вводили с помощью шприца в виде водного раствора ¹⁴C-ацетата в кончик опытного листа с целью включения меченого ацетата в классы органических соединений. Через две и пять недель (в вегетативной и генеративной фазах) после постановки эксперимента растения расчленили на отдельные части (листья и стебель). Навеску сырого растительного материала последовательно растирали с растворителями для выделения белковой (калийная щелочь 0.2 М) и липидной (ацетон 80%) фракций. Оставшийся после отделения первых двух комплексов растираемый экстракт содержал полисахариды. В полученных фракциях в определенной аликвоте (5 мл сцинтилляционной жидкости (ЖС-1) и 0.2 мкл экстракта) просчитывали радиоактивность (на сцинтилляционном счетчике Дельта-300). О направленности транслокации ассимилятов в растениях судили по распределению радиоактивной метки в листьях и стебле. Радиоактивность всех исследуемых органов принимали за 100% согласно методике А. П. Ивановой (1974).

С целью определения суммарного количественного состава экзометаболитов рогоза узколистного в среде его обитания через месяц после постановки эксперимента отбирали пробы водной среды в объёме 30 мл. Жидкость подвергали поэтапному испарению (по 2 мл) при 30°C, осадок заливали сцинтилляционной жидкостью ЖС-1 и просчитывали радиоактивность. Для выявления особенностей коммуникационной связи макрофита с сопутствующей водной биотой определяли содержание радиоактивной метки в размерных фракциях гидробионтов. Пробы водной среды (0.7 – 1.0 л) подвергали поэтапному фильтрованию на ситах с разным диаметром пор (0.22, 0.20, 0.10, 0.05 мм) и через мембранный фильтр МФА-

МА-№ 1. Осадки на ситах и фильтре, содержащие различные таксономические группы гидробионтов, смывали. Жидкость подвергали испарению, осадки просчитывали на содержание радиоактивного ^{14}C .

Данные по гидрохимии представлены сотрудниками лаборатории биогеохимии ГБУ ИПЭН АН РТ, первичные материалы по структуре фитопланктонного сообщества – Л. Ю. Халиулловой. Материал статистически обработан с использованием программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что нагрузка по нитратному азоту и салициловой кислоте воздействует на процесс формирования эндометаболитов, в частности на соотношение белкового, липидного и полисахаридного комплексов, и направление транслокации ассимилятов в надземной части рогоза узколистного.

Соотношение белкового, липидного и полисахаридного комплексов. В контрольных вариантах в вегетативной фазе развития рогоза основная часть радиоактивной метки в надземной части включалась в полисахариды (доля радиоактивной метки в субстрате от общей радиоактивности надземной части составила $45.2 \pm 2.5\%$) и в белки ($42.6 \pm 1.4\%$), незначительная – в липиды ($12.1 \pm 2.3\%$). В генеративной фазе развития макрофита тенденция изменилась. Основную часть ассимилятов в надземной части рогоза использовал на формирование белковой фракции – $54.0 \pm 3.43\%$ (липидной – $19.1 \pm 6.3\%$, полисахаридной – $26.8 \pm 5.3\%$) (рис. 1).

Нитратный азот. В условиях нагрузки по нитратному азоту в вегетативной фазе развития рогоза отмечен равномерный синтез трех исследуемых фракций: липидной ($30.7 \pm 3.8\%$), белковой ($35.6 \pm 3.6\%$) и полисахаридной ($33.6 \pm 2.5\%$), тогда как в контрольном варианте – невысокая доля липидного комплекса ($12.1 \pm 2.3\%$) по сравнению с другими исследуемыми фракциями. Таким образом, азотное питание стимулирует синтез липидной фракции. Это согласуется с нашими данными (Ратушняк и др., 2008) о том, что азотное питание активизирует синтез хлорофилла *a* и *b* в листьях рогоза. В генеративной фазе макрофита закономерность менялась. Как и в контроле, основная доля радиоактивной метки включалась в белковую фракцию

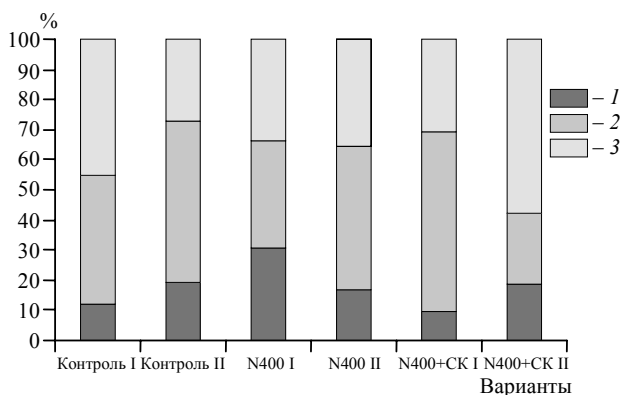


Рис. 1. Распределение радиоактивной метки в белковой, липидной и полисахаридной фракциях надземной части рогоза узколистного в вегетативной и генеративной фазах его развития и в вариантах опыта: 1 – липиды, 2 – белки, 3 – полисахариды

($47.3 \pm 2.6\%$). В липидной она составила $17.1 \pm 3.9\%$, в полисахаридной – $35.6 \pm 2.0\%$ (см. рис. 1).

Таким образом, количественное соотношение белкового, липидного и полисахаридного комплексов надземной части рогоза узколистного специфично условиям минерального питания и фазам развития растения.

Салициловая кислота. Добавление СК в природную воду с азотной нагрузкой стимулировало формирование белковой фракции (доля радиоактивной метки в субстрате от общей радиоактивности надземной части рогоза составила $59.2 \pm 4.4\%$) (см. рис. 1). Это согласуется с данными И. А. Тарчевского с соавторами (1996) о том, что экзогенная салициловая кислота индуцирует образование белка в проростках гороха. Содержание метки в полисахаридах составило $30.9 \pm 5.0\%$, в липидах – $9.9 \pm 3.9\%$. В генеративной фазе основная доля метки в надземной части содержалась в полисахаридах ($57.7 \pm 12.9\%$), тогда как в контроле и в варианте N400 – в белках. Активный синтез белка, отмеченный в начальный период вегетации, по мнению В. И. Чикова с соавторами (1975), позволяет растению достигнуть максимальной фотосинтетической активности, необходимой на последующих фазах развития, когда усиливается углеводная направленность метаболизма углерода.

Направление транслокации ассимилятов. Условия минерального питания оказывают определенное влияние на транспорт ассимилятов по растению (Иванова, 1974).

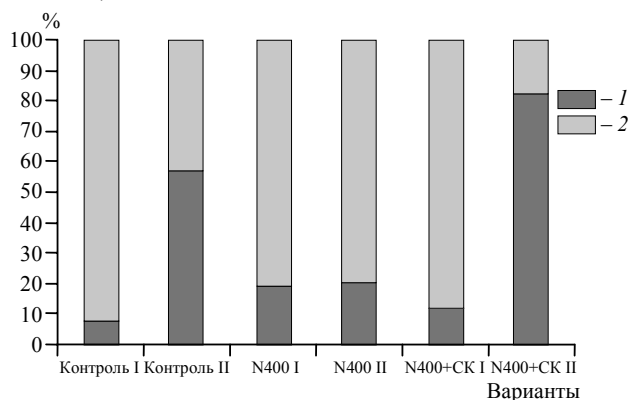


Рис. 2. Распределение радиоактивной метки в органах надземной части рогоза узколистного в вегетативной и генеративной фазах его развития и в вариантах опыта: 1 – стебель, 2 – листья

в условиях отсутствия азотной нагрузки биомасса подземной части превышает таковую надземной.

Сопоставление полученных результатов с таковыми по формированию липидного, полисахаридного и белкового комплексов свидетельствует о том, что в стебле ассимиляты в основном представлены белками ($54.0 \pm 3.4\%$). Можно предположить, что и в составе экзометаболитов содержится значительное количество белков или продуктов их распада. Согласно данным А. А. Ратушняк (2002), в пе-

В контрольных вариантах в вегетативной фазе развития рогоза содержание метки в листьях составило $92.3 \pm 4.5\%$, а в стебле – $7.7 \pm 0.3\%$, тогда как в генеративной – $42.6 \pm 9.1\%$ против $57.4 \pm 5.2\%$ соответственно (рис. 2). Таким образом, отмечен отток эндометаболитов из листьев в стебель, которые, вероятно, направляются в подземную часть рогоза – корневище. Это согласуется с нашими данными (Ратушняк и др., 2008) о том, что у рогоза узколистного

риод активной вегетации макрофитов в составе эндометаболитов доминируют аминокислоты, среди них – наиболее физиологически активные в отношении сопутствующего бактериопланктона – глутаминовая и аспарагиновая кислоты.

Нитратный азот. В условиях нагрузки по нитратному азоту, в отличие от контроля, замедляется отток эндометаболитов из надземных органов растений, что приводит, как было показано нами ранее (Ратушняк и др., 2008), к превышению доли надземной биомассы над подземной. В вегетативной фазе развития макрофита доля радиоактивной метки в листьях составляла $80.7 \pm 10.0\%$, а в генеративной – $79.7 \pm 5.2\%$ (см. рис. 2).

Анализируя полученные результаты, следует отметить, что в вегетативной фазе развития рогоза ассимиляты в листьях представлены белками ($35.6 \pm 3.6\%$), липидами ($30.7 \pm 3.8\%$) и полисахаридами ($33.6 \pm 2.5\%$) примерно в равных количествах, а в генеративной – преобладали белки $47.3 \pm 2.6\%$ (полисахариды – $35.6 \pm 2.0\%$, липиды – $17.1 \pm 3.9\%$).

Салициловая кислота. Добавление СК в природную воду с азотной нагрузкой в генеративной фазе стимулирует отток ассимилятов из листьев в стебель. Если в вегетативную фазу развития рогоза значительная доля радиоактивной метки сосредоточена в листьях ($88.1 \pm 8.3\%$ от общей радиоактивности надземной части), то в генеративную – в стебле ($82.3 \pm 9.1\%$) (см. рис. 2). Данные свидетельствуют о способности салициловой кислоты на фоне нагрузки по нитратному азоту направлять транспорт ассимилятов в нисходящем направлении, как и в контроле. Это позволяет судить о ее действии в качестве антидепрессанта.

Известно, что особенности эндометаболических процессов определяют экскреторную активность макрофитов. Так, их ускорение стимулирует выделение экзометаболитов, специфичных виду растения, периоду вегетации, евтрофной нагрузке по азоту и фосфору (Ратушняк, 2002).

Нами показано, что радиоактивная метка, включившаяся в метаболизм рогоза, обнаруживается в среде обитания. При этом с повышением уровня обеспеченности высшей водной растительности нитратным азотом увеличивается фонд экзометаболитов (в варианте N400 – в 5.5 раз по сравнению с контролем). Это согласуется с данными А. А. Ратушняк (2011) о том, что количественный и качественный составы прижизненных выделений высшей водной растительности (на примере рогоза широколистного) зависят от условий минерального питания и фазы развития. Нитратный азот увеличивает количество экскретируемых соединений, особенно аминокислот.

Выявлено, что радиоактивная метка обнаруживается и в размерных фракциях гидробионтов разных таксономических групп. Из исследуемых нами фракций большая доля (39%) радиоактивной метки отмечена на фильтрах с диаметром 0.20 мм; с диаметром 0.25 мм – 22%; 0.10 мм – 10%; 0.05 мм – 0.8%; на мембранном фильтре – 21%. Это свидетельствует о наличии коммуникационной связи макрофита с сопутствующими гидробионтами, в том числе с фитопланктонным сообществом за счет химических веществ, входящих в состав корневых выделений.

Изучена роль рогоза узколистного в регуляции структуры фитопланктонного сообщества по доминирующей группе и руководящему виду в заросших (с рогозом) и открытых (без него) биотопах.

Структура фитопланктонного сообщества. В *контрольных* вариантах на протяжении исследуемого периода (июль–сентябрь) в открытых биотопах по численности и биомассе доминировали зеленые водоросли – доля от общей численности варьировала от 83.5 до 100%, от общей биомассы – от 98.4 до 100%. В летние месяцы преобладали нитчатые водоросли (не определяли до рода) – доля от общей численности превышала 50%, а осенью – *Chlamydomonas* sp. (57.1%). Тогда как в заросших биотопах – показательная группа относительной чистоты воды – диатомовые (от 52.4 до 91.8% и от 50.5 до 98.3% соответственно), с отсутствием руководящего вида на протяжении всего исследуемого периода (рис. 3).

Нитратный азот. Через месяц после внесения нагрузки по нитратному азоту в природной воде отмечена перестройка структуры альгоценоза в двух типах биотопов.

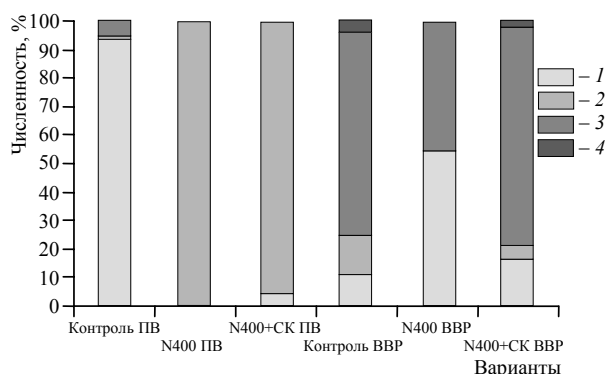


Рис. 3. Средние значения численности зеленых (1), синезеленых (2), диатомовых (3) и эвгленовых (4) водорослей за исследуемый период (июль, август, сентябрь) в вариантах опытов открытых (ПВ) и заросших (ВВР) биотопов

В открытых биотопах на протяжении исследуемого периода доминировали синезеленые водоросли (доля от общей численности варьировала от 98.6 до 99.5%, от общей биомассы – от 56.5 до 61.4%) с преобладанием *Oscillatoria planctonica* Woloszynska, 1911 (от 92.7 до 98.5%) вместо зеленых, как в контроле (см. рис. 3).

В заросших биотопах через месяц после внесения азота отмечена замена доминирующих до внесения азота диатомовых на зеленые с активным развитием *Golenkiniopsis solitaria* Korschikoff, 1953 (92.3 и 73.7%), а в последующие месяцы – восстановление структуры (доминирование диатомовых и отсутствие руководящего вида). В августе доля диатомовых от общей численности составила 86.4%, от общей биомассы – 92.8%, в сентябре – 42.3%, 70.9% соответственно.

Анализ результатов свидетельствует о значительной роли рога узколистного в регуляции структуры фитопланктонного сообщества по доминирующей группе и руководящему виду в условиях сверхвысокой нагрузки по нитратному азоту.

Салициловая кислота. Добавление СК в открытые биотопы с нагрузкой по нитратному азоту существенно не изменяло структуру альгоценоза по доминирующей группе, но способствовало перестройке по руководящим видам. По численности продолжали доминировать синезеленые водоросли (90.8 – 98.9%) с преобладанием *Os. planctonica* (90.7 – 98.7%), как и в варианте N400 (см. рис. 3), по биомассе – диатомовые (40.8 – 90.7%).

В заросших биотопах с добавлением СК отмечена смена доминирующих групп (см. рис. 3). На протяжении всего исследуемого периода салициловая ки-

слота стимулировала развитие диатомовых (доля от общей численности составляла 55.9 – 99.9%, от биомассы – 73.8 – 99.9%) с отсутствием руководящих видов, как и в контроле, тогда как в варианте N400 (без СК) развитие данной группы отмечено только с августа (в июле доминировали зеленые).

Таким образом, изменение структуры фитопланктонного сообщества по доминирующей группе под действием салициловой кислоты отмечено только в заросших биотопах (см. рис. 3). Это, вероятно, связано с ее способностью активизировать процессы формирования эндо- и экзометаболитов у рогоза, что отражается на особенностях химической коммуникации между автотрофными составляющими, а также формировании гидрохимического режима среды обитания.

Гидрохимический режим. В контрольных вариантах содержание нитратного азота на протяжении всего исследуемого периода (с июля по сентябрь) в двух типах биотопов различалось незначительно. В открытом оно варьировало от 1.2 до 2.7 мг/л, в заросшем – от 1.7 до 2.3 мг/л.

Нитратный азот. В условиях нагрузки по нитратному азоту в заросшем биотопе через три месяца его содержание составило 2.3 мг/л при 1.7 мг/л в контроле, в открытом – 620.0 мг/л против 1.2 мг/л соответственно.

Это свидетельствует о значительной роли рогоза в снижении сверхвысокой азотной нагрузки в природной воде. С достаточной определенностью можно утверждать, что данный процесс происходил за счет перераспределения азота в системе «вода – макрофиты» в пользу последних за счет активного его включения в метаболические процессы, более длительной и массовой локализации ассимилятов в листьях и стимуляции синтеза белковой, липидной и полисахаридной фракций, а в конечном итоге – экзометаболитов.

Салициловая кислота. На фоне СК в открытых биотопах выявлена тенденция к увеличению нитратного азота в природной воде. В конце вегетационного сезона его концентрация составила 663.0 мг/л против 620.0 мг/л в N400. В заросших биотопах наблюдалась противоположная тенденция. Салициловая кислота стимулировала процесс самоочищения от нитратного азота в природной воде (в июле его содержание составило 1.9 мг/л в N400+СК против 9.4 мг/л в N400, в августе – 0.1 мг/л против 8.0 мг/л, в сентябре – 0.005 мг/л против 2.3 мг/л соответственно).

Вероятно, интенсивное снижение азотной нагрузки в природной воде заросших биотопов на фоне салициловой кислоты осуществляется за счет способности последней активизировать метаболизм рогоза узколистного, воздействуя на продукционные и экскреторные процессы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одноразовая нагрузка по нитратному азоту (400 мг/л) активизирует синтез белковой, липидной и полисахаридной фракций, процесс транслокации ассимилятов в листьях и формирования пула экзометаболитов рогозом узколистным. Последние, в свою очередь, способствуют восстановлению до исходных значений содержания нитратов в среде обитания через три месяца после постановки эксперимента и структуры фитопланктонного сообщества по доминирующей группе и руководящему виду – через два месяца. В открытых биотопах подобный эффект не выявлен.

Салициловая кислота на фоне азота проявляет свойства антидепрессанта, стимулируя синтез белкового комплекса, усиливая выход экзометаболитов, восстанавливая нисходящий отток эндометаболитов, что приводит к усилению эффекта регуляции рогазом узколиственным гидрохимического режима и структуры сопутствующего фитопланктона (восстановление отмечено через месяц после постановки эксперимента).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванова А. П.* Влияние некоторых факторов на транспорт ассимилятов у яровой пшеницы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1974. 14 с.
- Мережко А. И.* Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1978. 46 с.
- Метейко Т. Я.* Фитонцидные свойства тростника обыкновенного, произрастающего в водохранилищах Днепровского каскада // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск : Изд-во «Вост.-сиб. правда», 1972. С. 91 – 92.
- Остроумов С. А.* Сохранение биоразнообразия и качество воды : роль обратных связей в экосистемах // Докл. Академии наук. 2002. Т. 382, № 1. С. 138 – 141.
- Ратушняк А. А.* Эколого-физиологические аспекты регуляции гомеостаза водных биосистем разного уровня организации с участием фитогидроценоза : дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2002. 280 с.
- Ратушняк А. А.* Ауто- и синэкологические механизмы регуляции гомеостаза гидробиосистем. Объекты, (гидроавто-, гетеротрофы, уровни организации – от субклеточного до экосистемного), методы, результаты, анализ. Saarbrücken : LAP LAMBERT Academic Publishing, 2011. 208 с.
- Ратушняк А. А., Абрамова К. И., Муравьева А. С., Иванов Д. В.* К вопросу о некоторых адаптационных физиолого-биохимических и анатомо-морфологических перестройках *Typha angustifolia* L. в условиях нагрузки по азоту // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2008. № 3. С. 98 – 104.
- Сиренко Л. А., Корелякова И. Л., Михайленко Л. Е.* Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1989. 232 с.
- Тарчевский И. А., Максютлова Н. Н., Яковлева В. Г.* Влияние салициловой кислоты на синтез белков в проростках гороха // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 5. С. 667 – 670.
- Тарчевский И. А.* Сигнальные системы клеток растений. М. : Наука, 2002. 294 с.
- Чиков В. И., Лозовая В. В., Тарчевский И. А.* Фотосинтез целого растения пшеницы в зависимости от онтогенетического состояния и уровня минерального питания // Физиология растений. 1975. Т. 27. С. 691 – 695.
- Alvarez M. E.* Salicylic Acid in the Machinery of Hypersensitive Cell Death and Disease Resistance // Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 44. P. 429 – 442.
- Kawano T., Muto S.* Mechanism of peroxidase actions for salicylic acid- induced generation of active oxygen species and an increase in cytosolic calcium in tobacco cell suspension culture // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51, № 345. P. 685 – 693.
- Ratushnyak A. A., Ahmetsyanova N. Sh., Gorshkova A. T., Andreeva M. G., Morozova O. V., Abramova K. I., Trushin M. V.* The influence of the community of water macrophytes on regulation of water quality and biodiversity of the Kuibyshev reservoir littorals (Republic of Tatarstan, Russia) // Egyptian J. Biology. 2007. Vol. 9. P. 24 – 31.

УДК 595.762.12(470.41-25)

**ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ
КАРАБИДОКОМПЛЕКСОВ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ
(на примере г. Казани)**

**Д. Б. Гелашвили¹, Л. А. Солнцев¹, В. Н. Якимов¹, Р. А. Суходольская²,
Н. Р. Хабибуллина², Д. И. Иудин¹, М. С. Снегирева¹**

¹ *Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: ecology@bio.unn.ru*

² *Институт проблем экологии и недропользования АН РТ
Россия, 420087, Казань, Даурская, 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru*

Поступила в редакцию 01.02.11 г.

Фрактальный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере г. Казани). – Гелашвили Д. Б., Солнцев Л. А., Якимов В. Н., Суходольская Р. А., Хабибуллина Н. Р., Иудин Д. И., Снегирева М. С. – Проведен традиционный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий, отличающихся антропогенной нагрузкой: промышленная, селитебная, рекреационная. В ходе статистического анализа показателей видовой структуры было выявлено значимое снижение общего уровня видового разнообразия карабидокомплекса промышленной зоны по сравнению с селитебной и рекреационной зонами на фоне отсутствия статистически значимых различий в уровне доминирования. С помощью мультифрактального анализа показана применимость принципа самоподобия для описания видовой структуры сообществ жуужелиц и продемонстрирована адекватность фрактального формализма для выявления инвариантных структурных характеристик карабидокомплексов на примере урбанизированных территорий. Изученные карабидокомплексы, различающиеся видовым составом доминирующих видов, видовым богатством в целом, а также параметрами видового разнообразия, характеризуются структурной инвариантой – самоподобием или фрактальностью своей организации.

Ключевые слова: мультифрактальный анализ, принцип самоподобия, карабидокомплексы, урбанизированные территории.

Fractal analysis of the specific structure of carabidaecomplexes in urbanized territories (with Kazan City as an example). – Gelashvili D. B., Solntcev L. A., Yakimov V. N., Suhodol'skaya R. A., Habibullina N. R., Iudin D. I., and Snegireva M. S. – Traditional analysis of the specific structure of carabidaecomplexes in urbanized territories different in their anthropogenic load (the industrial, residential, and recreational ones) was carried out. A significant retrogression of the specific diversity of the industrial zonal carabidaecomplex was revealed in comparison with the residential and recreational zones in the course of our statistical analysis of the specific structure indices with no significant differences in the predominance level. With the usage of multifractal analysis, the applicability of the self-similarity principle for description of the specific structure of ground beetle communities is shown. The fractal formalism adequacy for identification of the invariant structural characteristics of carabidaecomplexes is demonstrated for urbanized territories. The examined carabidaecomplexes, different in their dominant species composition, species richness, and species diversity parameters, are characterized by a structural invariant (the self-similarity, or fractality of its organization).

Key words: multifractal analysis, self-similarity principle, carabidaecomplexes, urbanized territories.

ВВЕДЕНИЕ

При современных темпах использования природных ресурсов и усиливающейся антропогенном прессе на биоту возрастает необходимость в изучении тех компонентов биогеоценозов, которые могут служить индикаторами состояния природных комплексов. Известным биоиндикатором антропогенного воздействия являются хищные жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae), регулирующие численность различных беспозвоночных и занимающие одно из ведущих мест по видовому и численному обилию среди почвенной мезофауны. Они встречаются во всех ландшафтных зонах на территории различной степени нарушенности, в том числе урбанизированных, и быстро реагируют на изменение эдафических условий, влажности, рельефа, микроклимата и растительного покрова посредством формирования определенного видового состава. С увеличением нарушенности местообитаний снижается доля крупных узкоспециализированных видов и увеличивается доля более эвритопных (Гиляров, 1976; Дорофеев, 1998; Rainio, Niemelä, 2003).

Жужелицы в силу биологических и экологических особенностей давно используются в качестве модельного объекта при индикации различных воздействий. Необычайная экологическая пластичность представителей семейства является причиной повсеместного обилия этих жуков. Жужелицы населяют практически весь диапазон широт от холодных тундр до пустынь и тропических лесов; в горах они поднимаются до субнивального пояса и в большинстве случаев являются одним из самых характерных компонентов адниальных экосистем (Арнольди, 1952; Desender et al., 1994; Lövei, Sanderland, 1996). Изучение спектра жизненных форм жужелиц достаточно полно может отражать условия существования и служить индикатором состояния биоценозов. Большинство видов жужелиц являются зоофагами, что представляет непосредственный интерес в плане разработки биологических методов борьбы с вредными насекомыми. Роль жужелиц в почвенном биогеоценозе трудно переоценить. Это и косвенные, опосредованные (воздействие на органическое вещество почвы, рыхление и перемешивание отдельных её слоев, создающее определенную экологическую обстановку), и прямые влияния. Видовой состав жужелиц зависит от механических, химических свойств почв, являясь достоверным показателем их состояния. Кроме того, жужелицы могут служить индикаторами типа почвы (Гиляров, 1975; Evans, Forsythe, 1984). Фауна карабид в Республике Татарстан включает 303, а в Среднем Поволжье – 439 видов, для большинства из них установлен биотопический преферендум (Жеребцов, 2000). Все вышеизложенное актуализирует необходимость изучения фундаментальных свойств структуры карабидокомплексов, поскольку жужелицы являются неотъемлемым компонентом многочисленных наземных экосистем.

Заметим, что вопрос о структуре биотического сообщества (карабидокомплекса или какого-либо иного) отнюдь не является тривиальным, поскольку на протяжении всей истории экологии вплоть до настоящего времени не прекращаются споры о том, что же следует понимать под «сообществом» (Левич, 1980; Розенберг, 2005; Гиляров, 2010; McGill et al., 2007). С учётом того, что в настоящее время одним из эффективных инструментов изучения видовой структуры биотических сообществ стал фрактальный формализм (Гелашвили и др., 2004, 2007,

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

2008), целью настоящей работы стало проведение на основе принципа самоподобия мультифрактального анализа видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий на примере крупного промышленного центра г. Казани.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в г. Казани в летние сезоны с 2005 по 2007 гг. Были исследованы 75 пробных площадей в семи административных районах города. Пробные площади для выявления воздействия урбанизации на фауну карабид были расположены в трех зонах, различающихся характером и интенсивностью антропогенного пресса: промышленной, селитебной и рекреационной. Внутри каждой из этих зон были исследованы газоны, луга, скверы и парки, пригородные лесополосы и лесные формации. Сбор материала осуществлялся методом почвенных ловушек типа Барбера – Гейдемана (Гиляров, 1965), позволяющим наиболее полно выявлять видовое разнообразие и динамическую плотность герпетобионтов. Всего за период исследования было учтено 1961 экземпляр жужелиц, представленных 82 видами. При определении видового состава использовались руководства А. К. Жеребцова (2000) и А. Ю. Исаева (2002).

Для количественной оценки видового разнообразия исследованных сообществ рассчитывались традиционные индексы (Животовский, 1980; Песенко, 1982; Мэгарран, 1992) (табл. 1), основанные на относительных представленностях видов: $p_i = n_i / N$, где n_i – число особей i -го вида, N – общее число особей в пробе. При оценке доминирования применялись следующие градации (Душенков, 1983): более 5% – доминантные; от 1 до 5% – субдоминантные; менее 1% – редкие виды.

Таблица 1

Показатели видовой структуры карабидокомплексов
на урбанизированной территории (г. Казань)

Показатели	Обозначения	Зоны урбанизированной территории		
		Промышленная	Селитебная	Рекреационная
Общая численность	N	499	682	780
Видовое богатство	S	38	60	57
Показатель видового разнообразия Маргалефа	$k = \ln S / \ln N$	0.59	0.63	0.61
Индекс видового богатства Маргалефа	$d = \frac{S-1}{\ln N}$	5.96	9.04	8.41
Индекс Шеннона	$H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	2.94	3.17	3.14
Индекс выравнинности Пиелу	$e = H / \ln S$	0.81	0.77	0.78
Индекс доминирования Симпсона	$C = \sum_{i=1}^S p_i^2$	0.07	0.06	0.06
Индекс Животовского	$\mu = \left(\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right)^2$	25.23	36.0	34.37
Доля редких видов по индексу Животовского	$h = 1 - \frac{\mu}{S}$	0.34	0.40	0.40

Сравнение индексов видового разнообразия Шеннона, Симпсона и Животовского проводилось с использованием критерия гомогенности, разработанного в работе М. Саликру с соавторами (Salicru et al., 2005). Этот метод представляет собой основанный на бутстреп-процедурах аналог дисперсионного анализа и позволяет проводить сравнение любых энтропийных индексов на пространстве относительных представленностей, частными случаями которых являются индексы разнообразия. При проведении множественных попарных сравнений вносились соответствующие поправки Бонферрони.

Мультифрактальный анализ проводился отдельно для каждого карабидокомплекса в соответствии с рекомендациями, изложенными в работе Д. Б. Гелашвили с соавторами (2008). Принимая во внимание биотопические особенности урбанизированной территории, на которой проводились исследования, авторы статьи применили иерархический метод объединения проб для каждой обследованной зоны (промышленной, селитебной и рекреационной): отдельные пробы – выборки проб с учетом биотопической приуроченности (газоны, луга, скверы и т.д.) – тотальная (объединенная) выборка.

Все процедуры и алгоритмы статистического и мультифрактального анализа были реализованы в пакетах StatSoft Statistica 6.0 и MathWorks Matlab 7.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовая структура карабидокомплекса: традиционный анализ

Рассмотрение экспериментального материала целесообразно начать с традиционного анализа видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий, отличающихся антропогенной нагрузкой, а затем перейти к диагностике видовой структуры сообществ жуужелиц как самоподобного объекта на основе фрактального формализма.

Все три карабидокомплекса г. Казани характеризуются классическим вогнутым

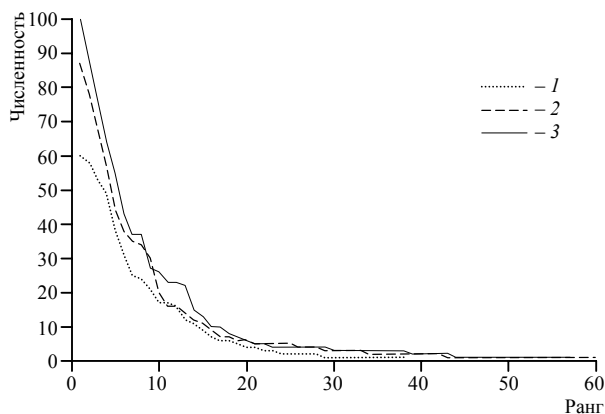


Рис. 1. Распределение представленности видов жуужелиц в биотопах промышленной (1), селитебной (2) и рекреационной (3) зон г. Казани

ранговым распределением (рис. 1), свидетельствующим о преобладании редких видов, значительно меньшем количестве видов средней численности и немногочисленных видах-доминантах. Количественные оценки видовой структуры карабидокомплексов приведены в табл. 1.

Статистический анализ гомогенности индексов разнообразия для всех трех комплексов показывает наличие статистически значимых различий по индексам

Шеннона и Животовского ($p < 0.001$) и отсутствие таковых по индексу Симпсона ($p = 0.332$), что свидетельствует о примерно одинаковом уровне доминирования, но имеющих различия в общем разнообразии. Парное сравнение индексов Шеннона и Животовского показывает, что индексы разнообразия для промышленной зоны статистически значимо ниже соответствующих индексов для селитебной и рекреационной зон ($p < 0.01$), в то время как между индексами для селитебной и рекреационной зон статистически значимых различий не наблюдается ($p > 0.1$).

Таким образом, статистический анализ выявляет значимое снижение общего уровня видового разнообразия карабидокомплекса промышленной зоны по сравнению с селитебной и рекреационной зонами на фоне отсутствия статистически значимых различий в уровне доминирования. Отсутствие выраженного доминирования, в свою очередь, сопровождается ожидаемыми достаточно высокими и практически однородными значениями индекса выравненности Пиелу.

Среди традиционных индексов разнообразия только один – доля редких видов Животовского – характеризует разнообразие в группе малопредставленных видов. Сравнение этого индекса для карабидокомплексов г. Казани демонстрирует снижение доли редких видов в промышленной зоне по сравнению с селитебной и рекреационной. Поскольку доля редких видов по Животовскому содержит нормировку на полное число видов и поэтому не является простой энтропийной мерой, использование критерия гомогенности для статистического анализа этого показателя не представляется возможным.

Рассмотрим подробнее экологические предпочтения доминирующих видов жуужелиц, приуроченных к урбанизированным территориям (табл. 2). Явное преобладание стратобионтов может служить характерным показателем для биотопов города, так как специализированные обитатели подстилки и скважин почвы более устойчивы к рекреации. Напротив, геохортобионты резко реагируют на рекреацию, поскольку вытаптывание и, возможно, бытовые отходы оказывают интенсивное негативное воздействие на растительный покров и герпетобионтов. В свою очередь, бедное растительное разнообразие городского ландшафта приводит к увеличению доли видов-полифагов, которые способны при необходимости питаться как растительной, так и животной пищей. Тем не менее, трофическая структура карабидокомплекса г. Казань свидетельствует о достаточно благополучной экологической обстановке в среднем по городу. Преобладание хищников-зоофагов говорит о низкой степени рекреационной нагрузки, так как усиление рекреации приводит к резкому сокращению обилия жуужелиц-хищников и нарастанию обилия миксофитофагов.

Адаптацию сообществ жуужелиц к изменяющимся условиям среды можно продемонстрировать на примере смены видового состава доминантов и субдоминантов карабидокомплексов в градиенте убывания антропогенной нагрузки (промышленная – селитебная – рекреационная зоны). Из общего видового списка доминантов и субдоминантов карабидокомплексов г. Казани можно выделить виды, общие для всех трех сообществ. В свою очередь эти виды разделяются на 3 группы, различающиеся групповой динамикой изменения численности. Так, можно выделить группу видов, как правило, эврибионтных, увеличивающих свою чис-

ленность при снижении антропогенной нагрузки (табл. 3). Действительно, их доля в суммарной численности доминантов и субдоминантов в рекреационной зоне достигает 73% против 32% в промышленной зоне.

Таблица 2

Экологические характеристики доминирующих видов жуужелиц
урбанизированных территорий г. Казани

Виды	Биотопическая приуроченность	Ярус	Тип питания
<i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798	Лесной	Стратобионт	Хищник
<i>Poecilus versicolor</i> Sturm, 1824	Лугово-полевой	Стратобионт	То же
<i>Harpalus rufipes</i> Dejean, 1828	Полевой	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Carabus granulatus</i> Linneus, 1738	Лесной	Эпигеобионт	Хищник
<i>Poecilus cupreus</i> Linneus, 1758	Лугово-полевой	Стратобионт	То же
<i>Pterostichus niger</i> Schaller, 1783	Лесной	То же	«
<i>Harpalus affinis</i> Schrank, 1781	Лугово-полевой	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmid, 1812	То же	То же	То же
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798-	Лесной	Эпигеобионт	Хищник
<i>Amara aenea</i> Dei Ceer, 1774	Лугово-полевой	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787	Лесной	Стратобионт	Хищник
<i>Harpalus serripes</i> Quensel, 1806	Степной	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Platynus assimile</i> Paykull, 1790	Лесоболотный	Стратобионт	Хищник
<i>Harpalus latus</i> Linneus, 1758	Лесной	То же	То же
<i>Calathus erratus</i> C.R. Sahlberg, 1827	Эвритопный	«	«
<i>Badister bipustulatus</i> Fabricius, 1775	Лесной	«	«
<i>Notiophilus palustris</i> Duftschmid, 1812	То же	«	«
<i>Bembidion properans</i> Stephens, 1829	Лугово-полевой	«	«
<i>Poecilus lepidus</i> Leske, 1785	То же	«	«
<i>Calathus melanocephalus</i> Linneus, 1758	Лесной	«	«

Напротив, группа других видов, в основном стенобионтных, имеет наибольшую представленность именно в промышленной зоне (61%) и существенно снижает свою численность в рекреационной зоне (19%).

Наконец, есть константные виды, существенно не изменяющие свою численность в градиенте антропогенной нагрузки (см. табл. 3). Таким образом, при сохранении в целом типа доминирования во всех карабидокомплексах наблюдается качественные перестройки видового состава и замещение одних видов-доминантов другими. Заметим, что кроме колебаний численности, адаптационные механизмы жуужелиц к меняющимся условиям среды включают также изменение размерных характеристик и морфогенетических показателей (Тимофеева, 2010).

Видовая структура карабидокомплекса: мультифрактальный анализ

Мультифрактальный анализ видовой структуры биотических сообществ является новым методом изучения количественных характеристик сообщества, позволяющим связать показатели разнообразия со степенью доминирования в разных группах видов. Подробное изложение методологии мультифрактального анализа видовой структуры биологических сообществ содержится в опубликованных ранее работах (Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2008), здесь же мы ограничимся необходимым минимумом.

Таблица 3

Изменение представленности доминирующих видов жужелиц по группам на урбанизированных территориях г. Казани в градиенте снижения антропогенной нагрузки: промышленная зона – селитебная зона – рекреационная зона (% от общей численности группы)

Виды	Зоны урбанизированной территории		
	Промышленная	Селитебная	Рекреационная
Виды, увеличивающие свою численность			
<i>Poecilus lepidus</i> Leske, 1785	5	3	6
<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmid, 1812	0	1	3
<i>Carabus granulatus</i> Linneus, 1738	4	8	6
<i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798	11	15	13
<i>Pterostichus niger</i> Schaller, 1783	1	1	8
<i>Harpalus rufipes</i> Dejean, 1828	4	14	12
<i>Poecilus versicolor</i> Sturm, 1824	8	12	15
<i>Poecilus cupreus</i> Linneus, 1758	0	4	10
Всего	32	57	73
Виды, снижающие свою численность			
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787	13	5	4
<i>Amara aenea</i> Dei Ceer, 1774	12	7	4
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798	13	10	6
<i>Harpalus serripes</i> Quensel, 1806	5	6	0
<i>Platynus assimile</i> Paykull, 1790	5	3	1
<i>Notiophilus palustris</i> Duftschmid, 1812	3	1	0
<i>Bembidion properans</i> Stephens, 1829	7	6	3
<i>Calathus erratus</i> C.R.Sahlberg, 1827	3	0	1
Всего	61	38	19
Виды с квазипостоянной численностью			
<i>Badister bipustulatus</i> Fabricius, 1775	2	1	1
<i>Calathus melanocephalus</i> Linneus, 1758	1	2	1
<i>Harpalus latus</i> Linneus, 1758	2	1	2
<i>Harpalus affinis</i> Schrank, 1781	2	2	3
Всего	7	5	7

Теоретические предпосылки, лежащие в основе фрактального анализа видовой структуры биотического сообщества, восходят к гипотезе выдающегося эколога XX века Р. Маргалефа (1992), впервые связавшего изменение видового богатства (S) с увеличением суммарной численности (N) степенным законом:

$$S = N^k. \quad (1)$$

Гипотеза Маргалефа выполняется для всех карабидокомплексов г. Казани. На рис. 2 в качестве примера приведены данные по рекреационной зоне, свидетельствующие о самоподобном характере роста видового богатства и о его инвариантности относительно преобразования численности сообщества. Здесь показатель степени k – показатель видового разнообразия Маргалефа – лежит в интервале $0 \div 1$. С точки зрения теории фракталов величина k интерпретируется как фрактальная размерность.

Для описания видового разнообразия сообщества на следующих этапах анализа необходим переход от анализа числа видов к анализу их относительных пред-

ставленностей. Для этого вводятся моменты распределения особей по видам (M_q) и выясняется характер их скейлинга:

$$M_q(N) = \sum_{i=1}^{S(N)} p_i^q \propto N^{\tau(q)}, \quad (2)$$

где $-\infty \leq q \leq \infty$ называется порядком момента, а $\tau(q)$ описывает скорость изменения соответствующего момента (M_q) при увеличении размера выборки (N). Свидетельством соблюдения степенного скейлинга является линейный характер билогарифмических графиков изменения моментов M_q .

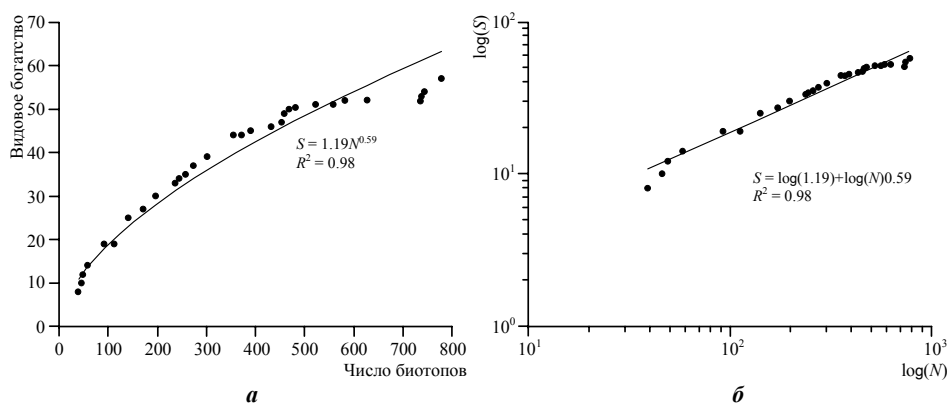


Рис. 2. Накопление видового богатства (S) жужелиц в рекреационной зоне при увеличении числа исследуемых биотопов (N) в натуральных (a) и билогарифмических (b) координатах:

● – экспериментальные данные, — – тренд

На рис. 3 представлены графики скейлинга некоторых моментов с положительными и отрицательными значениями порядка момента q для карабидокомплекса селитебной зоны. Соответствующие графики для промышленной и рекреационной зон выглядят аналогично. В соответствии с теорией моменты отрицательных порядков растут при увеличении N , причем тем быстрее, чем меньше q . Моменты положительных порядков, напротив, снижаются. При этом билогарифмические графики скейлинга всех моментов носят линейный характер, что верифицирует гипотезу о мультифрактальности структуры сообщества. Показатели τ определяются как наклоны графиков скейлинга соответствующих моментов M_q .

Конечный продукт мультифрактального анализа – мультифрактальный спектр – строится путем преобразования Лежандра функции $\tau(q)$:

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q) \end{cases} \quad (3)$$

Мультифрактальные спектры изученных карабидокомплексов представлены на рис. 4.

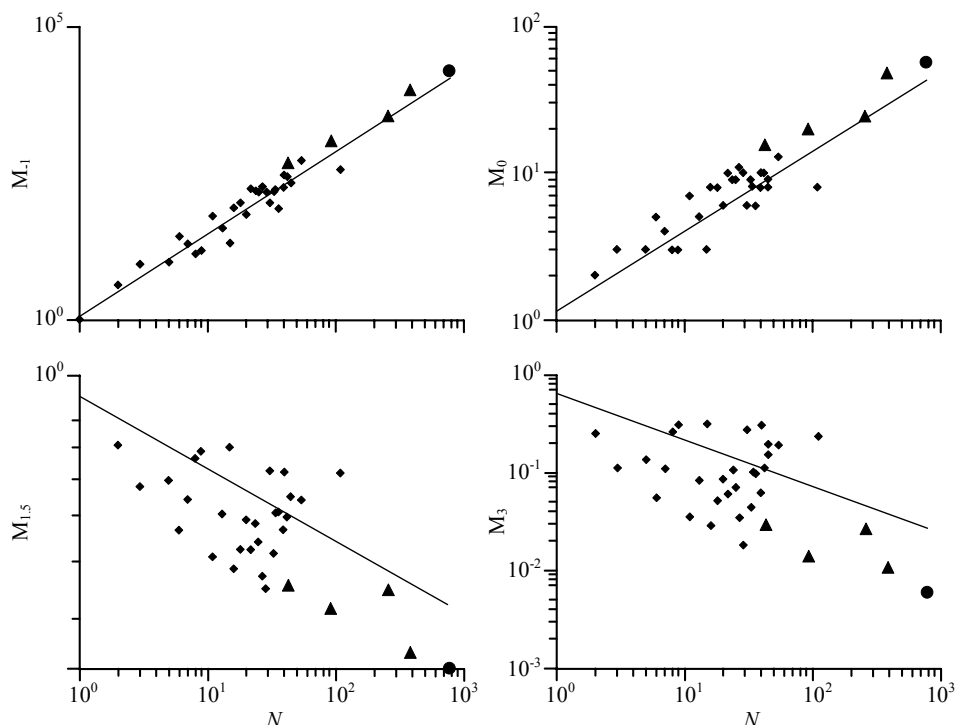


Рис. 3. Графики изменения моментов распределения особей по видам (M_q) как функция численности сообщества (N) для сообщества жужилиц рекреационной зоны

На этом примере дадим более подробную биоэкологическую интерпретацию различным частям мультифрактального спектра. При фрактальном анализе сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые представляют собой совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью (доминантов, субдоминантов и т.д.). Именно такой смысл имеет ордината точек на графике мультифрактального спектра. Абсцисса же точек характеризует представленность (долю) видов того или иного подмножества. Ее также можно интерпретировать как скорость убывания доли вида (типичного представителя данного подмножества) при росте объема выборки. Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси «а» близко к нулю, означает присутствие в сообществе сильных доминантов (причем, чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование); наличие же точек, лежащих близко к единице, означает присутствие в сообществе редких видов. Ширина спектра интерпретируется как показатель выравниваемости видов в сообществе. При равнопредставленности видов весь спектр стягивается в единственную точку, ордината которой соответствует монофрактальной размерности сообщества. На кривой мультифрактального спектра находятся точки (обобщенные фрактальные размерности, D_q), которым

можно поставить в соответствие известные индексы разнообразия (в нормированном виде), характеризующие сообщество в целом. Обобщенные фрактальные размерности D_q не зависят от числа видов и численности сообщества и являются

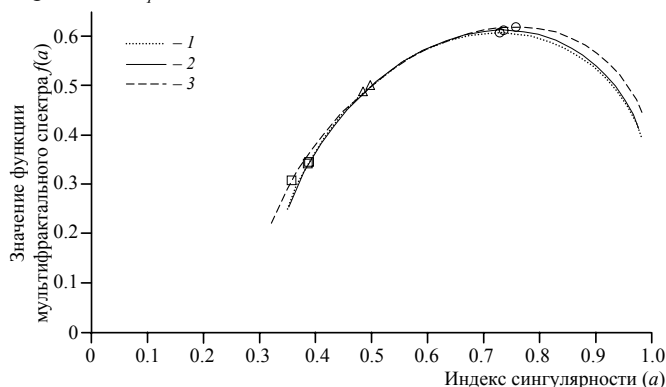


Рис. 4. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообщества жуков: 1 – промышленная зона, 2 – селитебная зона, 3 – зона рекреации; обобщенные фрактальные размерности: $\circ$ (D_0) – видовое разнообразие по Маргалефу, Δ (D_1) – видовое разнообразие по Шеннону, $\square$ (D_2) – индекс доминирования по Симпсону

своеобразными структурными инвариантами, естественным образом отражающими структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов. Так, например, при $q = 0$ обобщенная размерность (D_0) является показателем видового разнообразия Маргалефа (k), при $q = 1$ (D_1) и $q = 2$ (D_2) – индексами видового разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона, нормированными на логарифм численности ($\ln N$) соответственно. Различные индексы в большей степени характеризуют отдельные группы видов с определенной представленностью. Подчеркнем, что важным имманентным качеством сообщества как сложной эмерджентной системы является структурная гетерогенность, выраженная, в частности, в неравной представленности видов, составляющих сообщество. Именно поэтому природное сообщество, состоящее из равнопредставленных видов – нонсенс (Odum, 1975). Для получения же полной информации о структуре сообщества необходимо рассмотрение всего спектра индексов. Такую возможность и предоставляет мультифрактальный анализ.

Рассмотрение мультифрактальных спектров изученных карабидокомплексов (см. рис. 4) целесообразно сопоставить с результатами традиционного анализа видовой структуры (см. табл. 1). Так, на мультифрактальных спектрах сравниваемых зон хорошо видна высокая степень совпадения показателей видового разнообразия Маргалефа (k), что не противоречит результатам традиционного подхода. Напротив, выявленные традиционным анализом различия между зонами в видовом разнообразии (по индексам Шеннона и Животовского) не согласуются с практически совпадающими значениями обобщенной информационной размерности D_1 для карабидокомплексов всех трех зон (см. рис. 4). На мультифрактальных спектрах видно, что доминирование более выражено в рекреационной зоне, тогда как традиционный анализ не позволил расставить приоритеты по этому показателю. В то же время разнообразие редких видов заметно выше в рекреационной зоне, чем в промышленной, что выявлено и традиционным анализом. Таким образом, имеют

своеобразными структурными инвариантами, естественным образом отражающими структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов. Так, например, при $q = 0$ обобщенная размерность (D_0) является показателем видового разнообразия Маргалефа (k), при $q = 1$ (D_1) и $q = 2$ (D_2) – индексами видового разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона, нормированными на логарифм численности ($\ln N$) соответственно.

местно как совпадения в характеристиках видовой структуры, полученные традиционными методами и с помощью мультифрактального анализа, так и различия. Однако последнее не имеет фатального значения, поскольку необходимо учитывать принципиальные методологические различия, лежащие в конструировании традиционных индексов и построении мультифрактального спектра. Традиционные индексы являются собой только финальный портрет общей суммарной выборки, тогда как мультифрактальные спектры строятся на базе иерархического метода объединения проб и, следовательно, дают более детальное представление о видовом разнообразии сообщества. Кроме того, не следует ожидать и совпадения численных значений традиционных индексов и их аналогов в виде обобщенных фрактальных размерностей D_q , которые отличаются введением нормировки. Наконец, корректные выводы о наличии или отсутствии различий между мультифрактальными спектрами по тем или иным обобщенным фрактальным размерностям можно делать только на основании статистического анализа, который в данном случае является отнюдь не тривиальной задачей (Chhabra et al., 1989; Salicrú et al., 1994; Pardo et al., 1997) и выходит за рамки настоящей статьи.

В рассматриваемом контексте принципиально важным является признание установленного и доказанного мультифрактальным анализом факта, согласно которому видовая структура карабидокомплексов промышленной, селитебной и рекреационной зон г. Казани отвечает критерию самоподобия, или фрактальности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известно, что виды, в том числе и редкие, потенциально претендующие на одни и те же экологические ниши (чаще всего это близкородственные виды, входящие в один старший таксон), стремятся разделить экологическое пространство, чтобы снизить перекрытие ниш и ослабить конкуренцию. Сужение ниши даёт возможность лучше к ней приспособиться, повысить эффективность использования ресурсов. Таким образом, сообщество стимулирует экологическую специализацию видов, особенно в условиях антропогенного пресса. Однако по современным представлениям – нейтралистская модель С. Хаббела (Hubbell, 2001) – расхождение видов по разным нишам не является обязательным условием сосуществования конкурирующих видов. Не вдаваясь в детали полемики, выходящей за рамки настоящей статьи, подчеркнем, что концепция нейтрализма, в том числе предлагает рассматривать и изучать сообщество как открытую систему, в которую постоянно вселяются организмы и в которой имеет место напряженная конкуренция за лимитирующий ресурс (Гиляров, 2010). Мак-Гилл с соавторами (MacGill et al., 2007), обсуждая традиционную проблему экологии, касающуюся распределения встречаемости видов разной численности, пришли к выводу, что пока нет удовлетворительного объяснения наблюдаемой закономерности, обычно изображаемой в виде сильно вогнутой кривой (Williams, 1964). Эту ситуацию авторы охарактеризовали как «коллективную неудачу» (collective failure). Суть неудачи, по их мнению, сводится к тому, что, несмотря на большое число моделей, дающих, в конечном счете, один и тот же результат (т.е. распределение асимметрично и характеризуется множеством редких видов, но небольшим числом доминирующих), до сих

пор не сформулирована теория, объединяющая и объясняющая существующие эмпирические факты.

Нам представляется, что возможным выходом из «кризиса по МакГиллу» может стать обращение к фрактальной парадигме устройства природы, заложенной Б. Мандельбротом (2002). В контексте рассматриваемой проблемы это означает необходимость приложения определенных усилий для выхода из прокрустовой ложа абстрактных стереотипов евклидовых метрик пространства и перехода в мир новой фрактальной геометрии Мандельброта.

Действительно, несмотря на то, что изученные карабидокомплексы различаются видовым богатством, видовым составом доминирующих видов и параметрами видового разнообразия, общим для них является структурная инвариантность, заключающаяся в ее фрактальной организации. Это фундаментальное свойство биотических сообществ теперь может быть распространено и на карабидокомплексы. Напомним, что ключевым моментом фрактальной теории является формообразующая идея самоподобия, суть которой сводится к репликации фрагмента структуры в ее целом при воспроизведении свойств целого в каждом фрагменте. Разработанные ранее методологические основы фрактальной теории видовой структуры биотических сообществ наземных и водных экосистем (Гелашвили и др., 2004, 2007, 2008; Yakimov et al., 2008) позволили адаптировать существующий математический аппарат и логику обоснований для анализа фрактальности видовой структуры карабидокомплексов. Подчеркнем, что преимуществом фрактального подхода является также наглядная демонстрация результатов в виде графика мультифрактального спектра, представляющего собой обобщенный геометрический образ видовой структуры сообщества. Мы полагаем, что методологическое значение принципа самоподобия является руководящим для анализа видовой структуры биотических сообществ и имеет системообразующее значение. Известно, что выживание организмов достигается различными биологическими механизмами: конкуренцией, размножением, адаптациями и т.д. В сообществе виды вымирают по одиночке, но выживают совместно. Одним из фундаментальных механизмов, обеспечивающим совместное выживание разновидовых популяций, является поддержание сообществом самоподобной (фрактальной) видовой структуры, которая обеспечивает нахождение сообщества в гомеостатическом диапазоне экологических параметров. Возможные объяснения возникновения самоподобных структур (в том числе и в биотических сообществах) лежат в рамках концепции самоорганизованной критичности, активно обсуждаемой в настоящее время в биоэкологическом аспекте (Иудин, 2006; Pueyo et al., 2010; Kéfi et al., 2011). Таким образом, можно предположить, что поддержание самоподобной, или фрактальной структуры является механизмом выживания сообщества как целостного эволюционного образования. В свою очередь, уникальное свойство фракталов, позволяющее на основе имеющейся информации о части объекта сделать статистически корректное заключение об объекте в целом, в частности, о видовой структуре биотических сообществ, открывает возможности оценки результатов процесса биоманипулирования природными и искусственными биосистемами.

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-970-15-р_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л. В. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урала и их экологическое распределение и хозяйственное значение // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 6. С. 11 – 44.

Гелашивили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Шурганова Г. В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволж. экол. журн. 2004. № 3. С. 227 – 245.

Гелашивили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 3. С. 170 – 179.

Гелашивили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, № 1. С. 21 – 34.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М. : Наука, 1965. 276 с.

Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. М. : Наука, 1975. С. 12 – 29.

Гиляров М. С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М. : Наука, 1976. С. 9 – 18.

Гиляров А. М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ : прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биологии. 2010. Т. 71, № 5. С. 386 – 401.

Дорофеев Ю. В. Динамика населения жужилиц (Coleoptera, Carabidae) под влиянием рекреации и урбанизации // Проблемы энтомологии в России / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1998. Ч. 1. С. 119.

Душенков В. М. О фауне жужилиц (Coleoptera, Carabidae) города Москвы // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М. : Наука, 1983. С. 111 – 112.

Жеребцов А. К. Определитель жужилиц Республики Татарстан / Ин-т экологии природных систем АН РТ. Казань, 2000. 74 с.

Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общей биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828 – 836.

Исаев А. Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 1. Adaphaga и Мухорфага. Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та, 2002. 71 с.

Иудин Д. И. Методология принципа самоподобия в исследовании видовой структуры биотических сообществ : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2006. 42 с.

Иудин Д. И., Гелашивили Д. Б., Розенберг Г. С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. 2003. Т. 389, № 2. С. 279 – 282.

Левич А. П. Структура экологических сообществ. М. : Изд-во МГУ, 1980. 181 с.

Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы / пер. с англ. М. : Изд-во Ин-та компьютер. исслед., 2002. 656 с.

Маргалеф Р. Облик биосферы. М. : Наука, 1992. 254 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / пер. с англ. М. : Мир, 1992. 184 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 288 с.

Розенберг Г. С. О путях построения теоретической экологии // Успехи совр. биологии. 2005. Т. 125, № 1. С. 14 – 27.

Тимофеева Г. А. Морфометрическая структура популяций жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в антропогенных ландшафтах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2010. 24 с.

Chhabra A. B., Meneveau C., Jensen R. V., Sreenivassan K. R. Direct determination of the $f(a)$ singularity spectrum and its application to fully developed turbulence // Phys. Rev. A. 1989. Vol. 40, № 9. P. 5284 – 5294.

Desender K., Dufrêne M., Loureau M., Luff M. L., Maelfait J. P. Carabid beetles : ecology and evolution. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1994. 345 p.

Evans M. E. G., Forsythe T. G. A comparison of adaptations to running, pushing and burrowing in some adult Coleoptera, specially Carabidae // J. Zool., London. 1984. Vol. 202. P. 513 – 534.

Hubbell S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton ; Oxford : Princeton Univ. Press, 2001. 375 p.

Kéfi S., Rietkerk M., Roy M., Franc A., De Ruiter P. C., Pascual M. Robust scaling in ecosystems and the meltdown of patch size distributions before extinction // Ecology Letters. 2011. Vol. 14. P. 29 – 35.

Lövei G. L., Sunderland K. D. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // Annual Reviews of Entomology. 1996. Vol. 41. P. 231 – 256.

McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M., Benecha H., Dornelas M., Enquist B. J., He F., Hurlbert A. H., Green J. L., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A., Ostling A., Soykan C., Ugland K., White E. P. Species abundance distributions : moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P. 995 – 1015.

Odum E. P. Diversity as a function of energy flow // Unifying Concepts in Ecology. The Hague : Dr. W. Junk, 1975. P. 11 – 14.

Pardo L., Morales D., Salicrú M., Menéndez M. Large sample behaviour of entropy measures when the parameters are estimated // Communications in Statistics – Theory and Methods. 1997. Vol. 26. № 2. P. 483 – 501.

Pueyo S., Graça P. M. L. A., Barbosa R. I., Cots R., Cardona E., Fearnside P. M. Testing for criticality in ecosystem dynamics : the case of Amazonian rainforest and savanna fire // Ecology Letters. 2010. Vol. 13. P. 793 – 802.

Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators // Biodiversity and Conservation. 2003. Vol. 12, № 3. P. 487 – 506.

Salicrú M., Morales D., Menéndez M., Pardo L. On the applications of divergence type measures in testing statistical hypotheses // J. Multivariate Anal. 1994. № 51. P. 372 – 391.

Salicrú M., Vives S., Ocaña J. Testing the homogeneity of diversity measures : a general framework // J. of Statistical Planning and Inference. 2005. Vol. 132, № 1 – 2. P. 117 – 129.

Williams C. B. Patterns in the balance of nature and related problems of quantitative biology. London : Academ. Press, 1964. 324 p.

Yakimov B. N., Bossuyt B., Iudin D. I., Gelashviliy D. B. Multifractal diversity-area relationship at small scales in dune slack plant communities // Oikos. 2008. Vol. 117. P. 33 – 39.

УДК 582.261.1(282.256.341.5)

ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВНУТРИСЕЗОННУЮ СУКЦЕССИЮ ЛИТОРАЛЬНОГО ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. Г. Девяткин

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

Поступила в редакцию 14.07.09 г.

Влияние гидрометеорологических факторов на внутрисезонную сукцессию литорального фитопланктона Рыбинского водохранилища. – Девяткин В. Г. – Внутрисезонную сукцессию фитопланктона можно рассматривать как последовательность развития экоценов - адаптивных ассоциаций водорослей, формирующихся при определенных экологических условиях и образующих при кластерном анализе кластеры первого (низшего) порядка. Продолжительность существования экоценов в литорали Рыбинского водохранилища обычно колеблется от 2 до 7 сут, а временные границы совпадают со сменой доминирующих видов планктонных водорослей. Результаты статистического анализа свидетельствуют, что плавное течение сезонной сукцессии фитопланктона нарушается при резких колебаниях синоптических условий. Иерархическая структура экоценов и наиболее крупные разрывы в их последовательности также в значительной степени зависят от гидрометеорологических условий. В результате летний фитопланктон, развивающийся в периоды длительного похолодания, может проявлять значительное сходство состава с весенним или осенним фитопланктоном. Фитопланктон периодов максимального прогрева водоёма также демонстрирует заметное сходство видового состава и соотношения численности доминирующих видов. Таким образом, внутри основного сезонного цикла появляются дополнительные. Адаптивные ассоциации водорослей – экоцены, по-видимому, являются достаточно устойчивыми для данного водоёма сочетаниями видов водорослей, которые в условиях повторяемости гидрометеорологических условий могут возобновляться в процессе внутрисезонной сукцессии фитопланктона в разные годы существования водоёма.

Ключевые слова: фитопланктон, сукцессия, видовой состав, динамика развития.

Hydrometeorological factor influence on the intraseasonal succession of the littoral phytoplankton in the Rybinsk reservoir. – Devyatkin V. G. – The intraseasonal succession of phytoplankton can be considered as a sequence of the development of ecocenes, i.e. adaptive algae associations formed under certain ecological conditions and making first (lowest)-order clusters at cluster analysis. The ecocene existence duration in the Rybinsk reservoir littoral usually varies from 2 to 7 days and the temporal boundaries coincide with the dominating species alternation in the planktonic algae. The results of our statistical analysis give evidence that the disturbance in the gradual course of seasonal succession can be caused by sharp variations of the synoptic conditions. The hierarchical structure of the ecocenes and the largest gaps in their sequence strongly depend on hydrometeorological conditions. As a result, the summer phytoplankton growing in the periods of prolonged temperature falls can show a significant similarity with the composition of the spring or autumn phytoplankton. The phytoplankton developing during the periods of maximum heating of the reservoir also has a similar specific composition and a relationship between the abundance of the dominating species. Thus, additional cycles appear within the main seasonal cycle. Adaptive algae associations (ecocenes) are apparently rather stable combinations of algae species in this waterbody, which can recur during the intraseasonal succession of the phytoplankton under hydrometeorological condition cyclicality in different years of the reservoir existence.

Key words: phytoplankton, succession, species composition, dynamics of development.

ВВЕДЕНИЕ

В озёрах и водохранилищах умеренной зоны циклические изменения притока солнечной радиации, температуры, плотности толщи воды, концентрации биогенных веществ и других факторов определяют сезонные циклы развития фитопланктона. К настоящему времени достаточно хорошо изучены процессы сезонной сукцессии фитопланктона в макромасштабе (весна, лето, осень) временной шкалы (Киселев, 1980; Talling, 1971; Reynolds, 1984, 1990; Maberly et al., 1994). Гораздо слабее изучена сукцессия фитопланктона в масштабе от нескольких дней до нескольких недель, что затрудняет прогнозирование зависящего от фитопланктона экологического состояния водоёмов: скорости самоочищения или, наоборот, вторичного загрязнения, интенсивности фотосинтетической азотации, «цветения», накопления альготоксинов в реальном масштабе времени. В настоящее время нет единого мнения о способности фитопланктона образовывать устойчивые ассоциации водорослей, подобные фитоценозам сосудистых растений. Крайняя точка зрения предполагает стохастичность их появления и смены в водоёме (Weiher, Keddy, 1995). В самом деле, без предварительного знакомства с историей водоёма трудно предположить какие виды водорослей входят в состав его фитопланктона (Drake, 1990). Практически мы можем утверждать, что развитие тех или иных видов фитопланктона характеризует определенный трофический статус водоёма, но предсказать какие именно виды водорослей (тем более их ассоциации) будут развиваться в водоёме с определенным трофическим статусом мы не в состоянии (Rojo et al., 2000). Можно предположить, что подобная неопределенность в представлениях о способности фитопланктона образовывать достаточно устойчивые ассоциации видов водорослей связана с чрезвычайно высоким видовым разнообразием фитопланктона, позволяющим производить «тонкую настройку» сочетаний наиболее востребованных для существующей в водоёме в некоторый момент времени экологической ситуации. Относительно короткий период существования ассоциаций планктонных водорослей и быстрая их смена при изменении экологических условий также затрудняет их выявление.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основе данного сообщения положены результаты проводившихся в районе стационара ИБВВ РАН «Сунога» в течение нескольких вегетационных сезонов ежедневных наблюдений над видовым составом и показателями обилия фитопланктона. Отбор и обработка проб проводились по принятой в ИБВВ РАН методике (Методика изучения..., 1975; Девяткин, 1983, 2003). Для анализа сезонной сукцессии планктонных водорослей, исходя из данных по составу, обилию и соотношению входящих в планктонные альгоценозы видов, использовали корреляционный, кластерный и факторный анализ.

Для сравнения степени сходства или различия между выборками фитопланктона, образованными в результате подсчета численности входящих в его состав видов, могут использоваться различные показатели. Нами для этих целей чаще всего применялся коэффициент корреляции Пирсона. Эта метрика имеет фиксированную размерность от -1 до +1, широко используется в гидробиологических ис-

следованиях и встроена в большинство статистических пакетов. Использовались также коэффициенты абсолютного и относительного сходства А. С. Константинова (1969), основанные на теории множеств, значения которых также колеблются в пределах ± 1 .

Эффективность классификационных построений в большой степени зависит от соответствия применяемых методов объединения кластеров с исходной матрицей данных. Так, методика объединения с помощью метода ближайшего соседства «Single linkage (nearest neighbor)» основана на определении расстояния между двумя наиболее близкими объектами (самыми близкими соседями) в различных кластерах. При этом наблюдается тенденция к образованию связей по типу «цепочечных». По-видимому, этот метод наиболее применим к полученным нами материалам ежедневных наблюдений, которые фактически представляют собой непрерывную «цепь» определений состава фитопланктона. Предварительно проведенный анализ результатов наблюдений свидетельствует, что обычно используемые в стандартных статистических пакетах прикладных программ методы кластеризации достаточно адекватно описывают внутрисезонную иерархию исследуемого сообщества.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В целом внутрисезонная сукцессия литорального фитопланктона Рыбинского водохранилища протекает неравномерно (Вайновский, Девяткин, 1995). Периоды его относительной стабильности, которые обычно не превышают нескольких дней, сменяются периодами более быстрых изменений сообщества. Адаптивные ассоциации водорослей, формирующиеся между периодами его быстрой трансформации, можно назвать экоценами. Помимо фитопланктона это понятие, видимо, может быть применено и к другим экологическим группировкам водорослей, например перифитону и микрофитобентосу (Девяткин, 2003). Внутрисезонную сукцессию фитопланктона как последовательность смены экоценов можно рассмотреть на примере данных ежедневных наблюдений по видовому составу и численности планктонных водорослей, проведенных нами в 1981 г.

При сравнении численности 173 отмеченных в количественных пробах фитопланктона таксонов водорослей с помощью кластерного и факторного анализа можно выделить весенний, летний и осенний периоды. Весенний период по данным кластерного анализа длился с 23 мая по 21 июня, а по данным факторного – с 23 мая по 17 июня. Летний период закончился 29 августа.

Весна. В периодичности развития весеннего фитопланктона, в свою очередь, можно выделить собственно весенний (до 31 мая) и поздневесенний (1 – 17 июня) периоды. По структуре фитопланктона отчетливо выделяется экоцен, развивавшийся с 22 по 28 мая, в котором доминировали диатомовые (*Diatoma vulgare*^{*}, *Stephanodiscus hantzschii*, *Asterionella formosa* и др.) водоросли. Рассчитывая коэффициенты корреляции Пирсона между составом фитопланктона по численности в этот период с подобными данными последующих наблюдений этого года, нетруд-

^{*} Авторы видов водорослей приведены в таблице.

но заметить определенное сходство видового состава и соотношения численности анализируемого экоцена с последующими. Так, видовой состав и соотношение наиболее массовых видов, наблюдаемые в конце мая, в значительной мере повторяются в начале июля и в конце первой декады сентября (рис. 1, а).

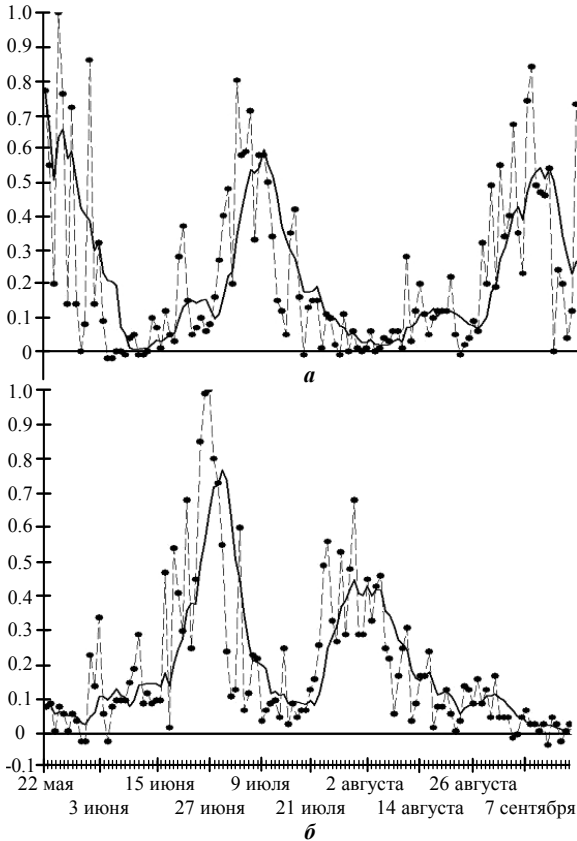


Рис. 1. Корреляция (ось ординат) видового состава и численности фитопланктона 25 мая (а) и 28 июня (б) с данными других дней наблюдений 1981 г. Пунктирная линия – фактические данные, сплошная – осреднение по 7 соседним точкам

провожении *Aulacosira granulata*. Подобный состав фитопланктона также более не воспроизводился в течение данного вегетационного сезона. Можно отметить сравнительную стабильность набора наиболее массовых форм фитопланктона в течение всего весеннего периода. Так, периодически почти каждый вид из числа содоминантов выходил на ведущую позицию и становился на короткое время основным доминантом, не выпадая полностью из состава планктона.

В самом конце мая наблюдался подъем численности золотистых водорослей (*Dinobryon divergens*). Последний становится основным доминантом в сопровождении диатомовых. Как и предыдущий, экоцен 29 – 31 мая в значительной степени был воспроизведен в начале июля и середине сентября.

В поздневесенний период (1 – 17 июня) можно выделить 3 экоцена. Для первого из них характерно доминирование *Pandorina morum* в сопровождении тех же форм диатомовых, криптофитовых и золотистых водорослей, которые входили в число доминантов и субдоминантов в мае. В период с 5 по 10 июня доминировала *Diatoma vulgare*, которая в течение всего весеннего периода входила в число субдоминантов в сопровождении *Aulacosira subarctica*. Состав фитопланктона начала июня практически не повторялся в течение данного вегетационного сезона.

В период с 11 до 17 июня *Aulacosira subarctica* стала основным доминантом в со-

Лето. В период с 18 по 21 июня наибольшей численности достигали *Micractinium pusillum*, *Tetrastrum staurogeniaformae* и *Aulacosira subarctica*. При этом наблюдался высокий уровень полидоминантности фитопланктона. В период с 22 по 26 июня в нем наблюдались резкие изменения. В его составе стали доминировать синезеленые водоросли *Oscillatoria* sp., *Anabaena lemmermannii* и *Aphanizomenon flosaquae*. В то же время в заметном количестве присутствовал *Dinobryon divergens*, что и определило своеобразие фитопланктона.

В связи с дальнейшим прогревом водоёма в фитопланктоне продолжали доминировать синезеленые *Anabaena lemmermannii* и *Anabaena scheremetievii* в сопровождении *Dinobryon divergens*. Практически в том же составе фитопланктон повторился в середине августа (рис. 1, б).

Похолодание, наблюдавшееся в начале июля, привело к заметным изменениям в составе фитопланктона. В это время в нем вновь доминировали *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas marssonii* и *Aulacosira subarctica*, т.е. виды, характерные для весеннего и осеннего периодов, а обилие синезеленых сильно уменьшилось.

Вследствие прохладной для этого времени года погоды фитопланктон середины июля во многом сохранял весенний облик. В нем доминировали *Dinobryon divergens* var. *angulatum*, *Pandorina morum* и *Chroomonas acuta*. Своеобразный состав фитопланктона с участием значительного количества жгутиковых форм (*Trachelomonas volvocina*, *Pandorina morum*, *Cryptomonas ovata* и др.) и высоким уровнем полидоминантности сформировался в условиях «плохой» погоды в период 15 – 20 июля. Впоследствии сходный по составу фитопланктон наблюдался в начале сентября. «Улучшение» погодных условий привело к формированию фитопланктона смешанного типа. В условиях дальнейшего повышения температуры воды сформировался фитопланктон, представленный преимущественно синезелеными водорослями при заметном доминировании *Aphanizomenon flosaquae*. Впоследствии сходный по составу фитопланктон наблюдался в начале и середине августа.

В начале августа фитопланктон также был представлен преимущественно синезелеными водорослями, но в другом сочетании и был довольно близок фитопланктону конца июля. 9 – 14 августа в фитопланктоне при явном доминировании синезеленых водорослей сочетались переходные особенности: полидоминантность, присутствие криптонад и диатомовых водорослей. 15 – 21 августа фитопланктон был полидоминантен и своеобразен по составу. Сохраняя многие черты летнего фитопланктона, он довольно близок фитопланктону середины июля. Фитопланктон конца августа был еще более полидоминантен и во многих чертах был сходен с фитопланктоном середины июля.

Осень. Фитопланктон начала сентября во многих отношениях был сходен с таковым конца мая и фитопланктоном «плохой погоды» начала и середины июля.

Результаты кластерного анализа, проведенного по составу и численности фитопланктона, свидетельствуют, что границы кластеров первого (низшего) порядка обычно совпадали с доминированием и сменой тех или иных видов фитопланктона (таблица).

Доминирующие виды и последовательность кластеров, выделенных
на основе анализа данных по видовому составу и численности фитопланктона

Кластеры	Дата	Доминирующие виды
1	22 – 28 мая	<i>Chroononas acuta</i> Uterm., <i>Diatoma vulgare</i> Bory, <i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun., <i>Asterionella formosa</i> Hass.
2	29 – 31 мая	<i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> (Seligo) Brunth.
3	1 – 4 июня	<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory, <i>Diatoma vulgare</i>
4	5 – 10 июня	<i>Diatoma vulgare</i> , <i>Aulacosira subarctica</i> (O. Müll.) Haworth
5	11 – 17 июня	<i>Aulacosira subarctica</i> , <i>Aulacosira granulata</i> (Ehr.) Sim.
6	18 – 20 июня	<i>Micractinium pusillum</i> Fres., <i>Tetrastrum staurogeniformae</i> (Schröd.) Lemm., <i>Aulacosira subarctica</i>
7	21 – 23 июня	<i>Aphanizomenon flosaquae</i> (L.) Ralfs, <i>Aulacosira subarctica</i>
8	24 – 25 июня	<i>Oscillatoria</i> sp., <i>Anabaena lemmermannii</i> P. Richt.
9	26 – 29 июня	<i>Anabaena lemmermannii</i> , <i>Anabaena scheremetievii</i> Elenk., <i>Dinobryon divergens</i> Imhof
10	30 июня – 2 июля	<i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> , <i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.
11	3 – 4 июля	<i>Actinastrum hantzschii</i> , <i>Chroomonas acuta</i>
12	5 – 8 июля	<i>Chroomonas acuta</i>
13	9 – 14 июля	<i>Pandorina morum</i> , <i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> , <i>Chroomonas acuta</i> , <i>Gloeopsa</i> sp.
14	15 – 20 июля	<i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> , <i>Pandorina morum</i> , <i>Westella botryoides</i> (W. West) De-Wild., <i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.
15	21 – 22 июля	<i>Pandorina morum</i>
16	23 – 28 июля	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (Lyngb.) Bréb.
17	29 июля – 2 августа	<i>Anabaena scheremetievii</i> , <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Anabaena lemmermannii</i>
18	3 – 8 августа	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Anabaena scheremetievii</i>
19	9 – 14 августа	<i>Anabaena affinis</i> Lemm., <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis pulvereae</i> (Wood) Forti emend Elenk.
20	15 – 19 августа	<i>Microcystis pulvereae</i>
21	20 – 26 августа	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> , <i>Microcystis pulvereae</i>
22	27 – 29 августа	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood, <i>Trachelomonas volvocina</i> , <i>Chrysococcus</i> sp.
23	30 августа – 10 сентября	<i>Chroononas acuta</i> , <i>Diatoma vulgare</i> , <i>Microcystis pulvereae</i> , <i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja, <i>Trachelomonas ornata</i> (Swir.) Skv., <i>Coelosphaerium dubium</i> Grun., <i>Monoraphidium contortum</i> Pasch. et Korsch.
24	11 – 18 сентября	<i>Coelosphaerium dubium</i> Grun., <i>Snowella litoralis</i> (Häyrén) Komárek et Hindák, <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb., <i>Chroomonas acuta</i>

Гидрометеорологические условия и последовательность экокенов. Анализ полученных данных свидетельствует, что в некоторые моменты структура летнего фитопланктона в значительной мере совпадала с весенней и осенней. В целом внутрисезонная сукцессия фитопланктона, в отличие от сукцессии перифитона (Девяткин, 2003), помимо определенной цикличности, не проявляла видимой направленности и характеризовалась заметной повторяемостью. Можно предположить, что некоторые сочетания видов фитопланктона достаточно устойчивы и могут быть адаптивными ассоциациями водорослей (экоценами) к определенному комплексу средообразующих факторов. Так, при кластерном анализе фитопланктон начала и середины июня выделяется в отдельную подгруппу кластеров. Фитопланктон конца июня объединяется с фитопланктоном конца июля – начала августа, а фитопланктон середины и конца июля – с фитопланктоном конца августа. Фитопланктон середины

ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

августа объединяется с фитопланктоном середины сентября, а фитопланктон начала августа, так же как фитопланктон начала июня, своеобразен по составу и объединяется с фитопланктоном начала 20-х чисел этого месяца (рис. 2).

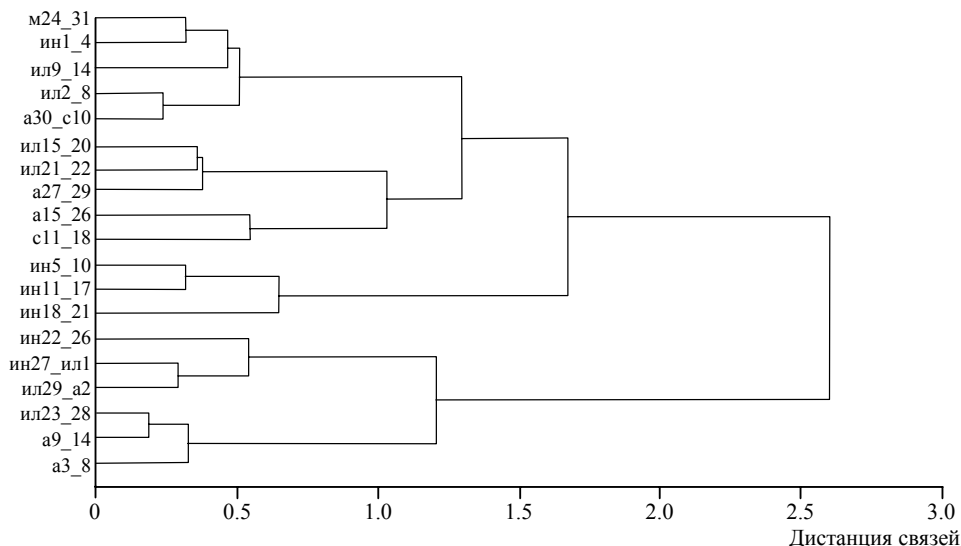


Рис. 2. Дендрограмма экологов фитопланктона на основе учета численности 173 таксонов водорослей: м — май, ин — июнь, ил — июль, а — август, с — сентябрь

Факторный анализ, дополняя кластерный, также свидетельствует об объединении весеннего фитопланктона с фитопланктоном начала и середины июля и начала сентября, а также некоторой обособленности экологов начала и середины июня (рис. 3).

Сходная картина наблюдалась и в другие годы наблюдений. Так, по данным наблюдений 1979 г. фитопланктон начала мая был сходен по видовому составу и соотношению численности наиболее массовых видов с фитопланктоном начала июня, а фитопланктон начала августа — с фитопланктоном начала сентября.

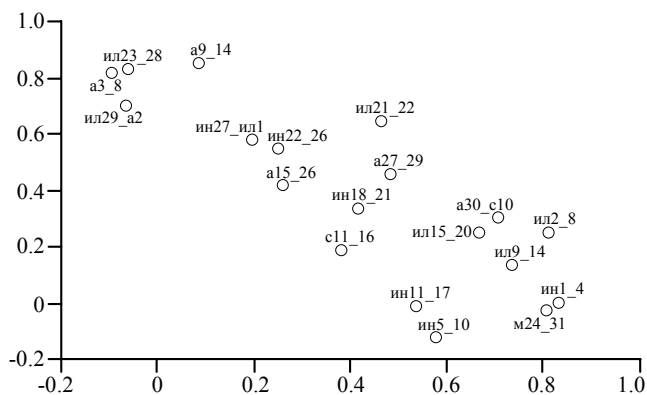


Рис. 3. Распределение экологов фитопланктона 1981 г. в пространстве двух первых факторов (метод главных компонент — около 50% общей дисперсии) на основе учета численности 173 таксонов водорослей. Условные обозначения см. рис. 2

Отметим, что начало июня и начало августа 1979 г. в результате усиления циклонической активности характеризовались понижением инсоляции и температуры воды. Сильные дожди в июле 1980 г. и связанное с прохождением серии циклонов понижение температуры воды привели к разделению экоценов фитопланктона этого года на две отчетливые подгруппы, причем фитопланктон периода «плохой» погоды, развивавшийся в середине июля, оказался близким по составу с фитопланктоном середины и конца сентября этого года наблюдений.

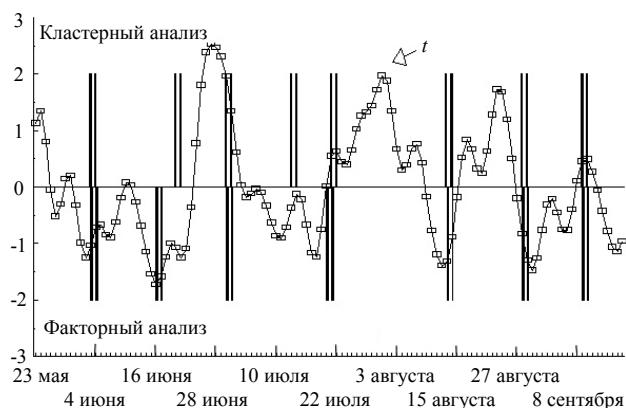


Рис. 4. Динамика температуры воды (стандартизированные отклонения – t) и периоды разрывов в непрерывности состава фитопланктона по данным кластерного (верхние столбики) и факторного (нижние столбики) анализа в 1981 г.

ности экоценов, судя по результатам кластерного и факторного анализа, были связаны с заметным понижением или повышением температуры воды (рис. 4).

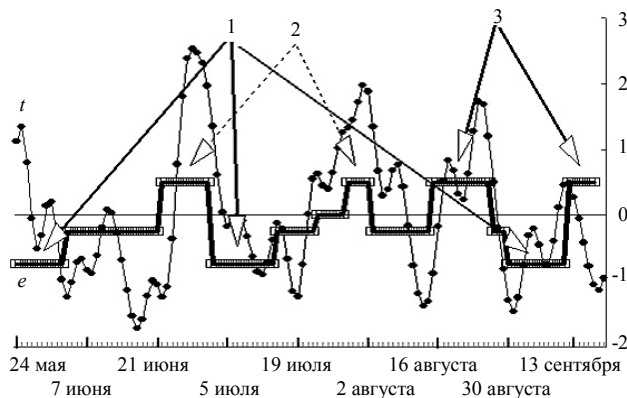


Рис. 5. Особенности объединения экоценов (стрелки) в зависимости от температуры воды (стандартизированные отклонения, t , правая ось ординат) по данным кластерного анализа. Жирной линией e обозначено отклонение температурных условий периода формирования соответствующих экоценов от среднего уровня в 1981 г.

Таким образом, можно предполагать, что формирование адаптивных ассоциаций фитопланктона (экоценов) в значительной степени зависело от гидрометеорологических условий. Так, наиболее крупные разрывы в последовательности экоценов, судя по результатам кластерного и факторного анализа, были связаны с заметным понижением или повышением температуры воды (рис. 4).

При кластерном анализе наиболее часто объединялись экоцены, формировавшиеся в сходных погодных условиях. Так, весенний фитопланктон 1981 г. сходен с летним фитопланктоном периодов пониженной температуры воды («плохой» погоды). Доминирование синезеленых в фитопланктоне конца июня и конца июля 1981 г. связано с максимальным для этого года прогревом водоёма.

Можно предполагать также, что адаптивные ассоциации водорослей – экоцены – достаточно ус-

ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

тойчивые для данного водоёма сочетания видов водорослей. Вероятно, они могут в той или иной степени возобновляться в процессе сукцессии фитопланктона в разные годы. В пользу этого предположения свидетельствует проведенный анализ состава фитопланктона разных лет исследований. Так, при кластерном анализе видового состава и численности фитопланктона в 1979 – 1981 гг. легко объединялись экоцены разных лет наблюдений.

Помимо заметной близости состава экоценов разных лет наблюдений, развивающихся при повышенном или пониженном температурном фоне, отмечается ассоциированность летних экоценов, формирующихся в периоды пониженного температурного фона, с весенним и осенним фитопланктоном.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внутрисезонную сукцессию фитопланктона можно рассматривать как последовательность развития экоценов – адаптивных ассоциаций водорослей, формирующихся при определенных экологических условиях и образующих при кластерном анализе кластеры первого (низшего) порядка. Продолжительность существования экоценов обычно колеблется от 2 до 7 сут., а временные границы обычно совпадают со сменой доминирующих видов планктонных водорослей.

Результаты статистического анализа свидетельствуют, что плавное течение сезонной сукцессии фитопланктона нарушается при резких колебаниях синоптических условий. Иерархическая структура экоценов и наиболее крупные разрывы в их последовательности также в значительной степени зависят от гидрометеорологических условий. В результате летний фитопланктон, развивающийся в периоды длительного похолодания, может проявлять значительное сходство состава с весенним или осенним фитопланктоном. Фитопланктон периодов максимального прогрева водоёма также демонстрирует заметное сходство видового состава и соотношения численности доминирующих видов. Таким образом, внутри основного сезонного цикла появляются дополнительные.

Адаптивные ассоциации водорослей – экоцены, по-видимому, являются достаточно устойчивыми для данного водоёма сочетаниями видов водорослей, которые в условиях повторяемости гидрометеорологических условий могут возобновляться в процессе внутрисезонной сукцессии фитопланктона в разные годы существования водоёма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайновский П. А., Девяткин В. Г. О влиянии изменчивости гидрометеорологических характеристик на фотосинтетическую активность фитопланктона // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, № 4. С. 435 – 438.
- Девяткин В. Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их экология. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1983. С. 51 – 70.
- Девяткин В. Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 44 с.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1980. Т. 2. 440 с.

Константинов А. С. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе // Успехи совр. биологии. 1969. Т. 67, вып. 1. С. 99 – 108.

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

Drake J. A. The mechanics of community assembly and succession // J. Theor. Biol. 1990. Vol. 147. P. 213 – 233.

Maberly S. C., Hurley M. A., Butterwick C., Corry J. F., Heaney S. I., Irish A. E., Jaworski G. H. M., Lund J. W. G., Reynolds C. S., Roscoe J. V. The rise and fall of *Asterionella formosa* in the South Basin of Windermere : analysis of a 45-year series of data // Freshwater Biology. 1994. Vol. 31. P. 19 – 34.

Reynolds C. S. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge : Cambridge University Press, 1984. 384 p.

Reynolds C. S. Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton // Freshwater Biology. 1990. Vol. 23. P. 25 – 53.

Rojo C., Ortega-Mayagoitia E., Alvarez-Cobelas M. Lack of pattern among phytoplankton assemblages. Or, what does the exception to the rule mean? // Hydrobiologia. 2000. Vol. 424. P. 133 – 139.

Talling J. F. The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton // Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1971. Bd. 19, № 2. S. 14 – 243.

Weiher E., Keddy P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion : new questions from old patterns // Oikos. 1995. Vol. 74. P. 159 – 164.

УДК 581.5(282.247.418.4)

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ПОЙМЫ НА ТРАНСЕКТЕ В РАЙОНЕ с. КАПУСТИН ЯР

М. М. Иолин¹, А. Н. Сорокин², К. А. Старичкова²,
А. Н. Бармин¹, Л. Ф. Николайчук², В. Б. Голуб²

¹ Астраханский государственный университет
Россия, 414000, Астрахань, Татищева, 20а

² Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: vbgolub2000@mail.ru

Поступила в редакцию 25.08.10 г.

Оценка динамики растительности Волго-Ахтубинской поймы на трансекте в районе с. Капустин Яр. – Иолин М. М., Сорокин А. Н., Старичкова К. А., Бармин А. Н., Николайчук Л. Ф., Голуб В. Б. – Проведен анализ повторных наблюдений (1954, 1971, 1982, 2009 гг.) на трансекте, пересекающей Волго-Ахтубинскую пойму в районе с. Капустин Яр (Астраханская область). В 2009 г. отмечена наибольшая степень ксерофитизации растительного покрова.

Ключевые слова: Волго-Ахтубинская пойма, регулирование водного стока, ксерофитизация растительности.

Vegetation dynamics estimation along a transect in the Volga-Akhtuba floodplain near Kapustin Yar village. – Iolin M. M., Sorokin A. N., Starichkova K. A., Barmin A. N., Nikolaychuk L. F., and Golub V. B. – Our repeated observations (1954, 1971, 1982, 2009) on a transect crossing the Volga-Akhtuba floodplain near Kapustin Yar village (the Astrakhan region) were analyzed. The highest xerophytization degree of the vegetation was observed in 2009.

Key words: Volga-Akhtuba floodplain, water stream regulation, xerophytization of vegetation.

ВВЕДЕНИЕ

В результате гидростроительства к началу 70-х гг. прошлого века в бассейне р. Волги сохранился лишь один крупный регион с естественной пойменной растительностью – Волго-Ахтубинская пойма и дельта р. Волги. Существование здесь в зоне пустыни азональных сообществ с луговой, болотной и лесной растительностью обусловлено регулярными специальными попусками воды в нижний бьеф Волгоградского гидроузла. Эти искусственные попуски заменили естественные половодья, которые отличались большей продолжительностью и более высоким подъёмом воды. Двумя другими важнейшими факторами, определяющими характер растительного покрова долины Нижней Волги, являются сенокосение и выпас скота. До половодья обычно повсеместно пасут скот, после половодья и отрастания травы эти же угодья косят. Затем скошенные массивы вновь используют как пастбища. Из-за более раннего окончания половодья в условиях зарегулированного водного стока убирать сено на лугах начинают на 1 – 1.5 месяца раньше, а в связи с механизацией темпы сеноуборочной кампании выше, чем в середине прош-

лого века. Соответственно раньше начинают и выпас сельскохозяйственных животных по стерне и отаве. По этой причине после зарегулирования водного стока возможность пастбищного использования поймы возросла.

Значительный интерес представляет периодическая оценка изменений растительности Волго-Ахтубинской поймы под воздействием антропогенных и природных факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1954 г. Прикаспийской экспедицией Московского государственного университета в северной части Волго-Ахтубинской поймы в районе с. Капустин Яр Астраханской области была заложена геоботаническая трансекта (рис. 1). Она была

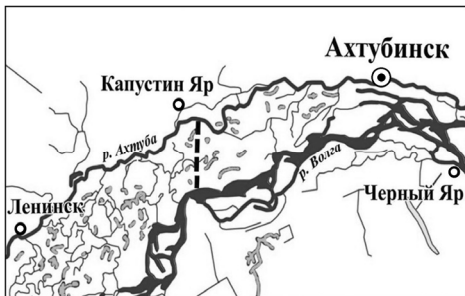


Рис. 1. Схематическая карта Волго-Ахтубинской поймы в районе проведения полевых исследований. Пунктиром обозначена геоботаническая трансекта

проложена до постройки Куйбышевского гидроузла, работа которого в наибольшей степени влияет на гидрологический режим низовий р. Волги (Авакян, Шарапов, 1977). Линия трансекты была нанесена на аэрофотоснимки, на которых обведены однородные контуры, пересекаемые ею. Общая длина трансекты составляла 15340 м. Сохранились полевые дневники участников Прикаспийской экспедиции МГУ Е. С. Котовой, Л. В. Петровой, Г. С. Шиловой с описаниями геоботанических площадок, сделанных на трансекте. В дневниках имеется подробная характеристика мест

геоботанических описаний на контуре и сами геоботанические описания, включающие список видов растений с указанием их обилия. После 1954 г. авторы статьи посещали трансекту в 1971, 1982 и 2009 г. При этом повторные геоботанические описания проводили примерно в тех же местах, что и в 1954 г. В последний год работы географические координаты площадок описаний на трансекте записывали с помощью GPS-приемника. Описания, сделанные во все годы исследований, аккумулярованы в базе данных на основе программы TURBOVEG (Голуб и др., 2009).

В результате эрозионной деятельности реки и смещения ее основного русла к востоку было разрушено и смыто 0.4 км трансекты в юго-западной ее части, примыкающей к р. Волге. Геоботанические описания 1954 г., осуществленные на смытых рекой участках, в обработке материала не использовали. По техническим причинам в 1971 и 1982 г. не все геоботанические площадки, заложенные в 1954 г., были описаны. Всего при подготовке настоящей статьи авторы сопоставляли следующее количество описаний, сделанных на трансекте в разные годы: 1954 г. – 102, 1971 г. – 64, 1982 г. – 87, 2009 г. – 102.

Геоботанические описания в 1954 г. были сделаны в период 28.08 – 04.09, в 1971 г. – 12.08 – 14.08, в 1982 г. – 20.06 – 29.06, в 2009 г. – 08.08 – 14.08. Следует подчеркнуть, что в 2009 г. были исследованы все сохранившиеся в естественном

состоянии участки трансекты. Поэтому сопоставление описаний 1954 и 2009 г. мы проводим более детально, поскольку предоставлялась возможность сравнить их одинаковое количество в эти годы.

Названия высших растений даем по их списку в базе «Flora Europaea» (2010), помещенной на сайте Эдинбургского королевского ботанического сада: <http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html>. Низшие растения (мхи и лишайники), зафиксированные в 1982 и 2009 г., перед обработкой были удалены из описаний, поскольку в 1954 и в 1971 г. их присутствие на геоботанических площадках не регистрировали.

Для некоторых названий таксонов необходимо сделать пояснения.

Xanthium strumarium s. l. – неотличимые в вегетативном состоянии таксоны *Xanthium strumarium* ssp. *strumarium* × *X. strumarium* ssp. *italicum* и *X. strumarium*.

Euphorbia esula s. l. – два недостаточно хорошо различимые в вегетативном состоянии таксона подсекции *Esula* Boiss.: *E. esula* ssp. *esula* и *E. esula* ssp. *tommasiniana*.

Polygonum sect. – включает группу не всегда хорошо отличимых в вегетативном состоянии таксонов секции *Polygonum* и их гибридов: *P. arenastrum*, *P. aviculare*, *P. bellardii*, *P. neglectum*, *P. patulum*, *P. arenarium* ssp. *pulchellum*, *P. samarense*, *P. salsugineum*, *P. arenastrum* × *P. patulum*.

Atriplex sp. – плохо различимые в ювинильном состоянии виды рода *Atriplex*: *Atriplex aucheri*, *Atriplex micrantha*, *Atriplex oblongifolia*.

Carex agr. – агрегация плохо различимых в вегетативном состоянии таксонов, которая включает *C. melanostachya*, *C. acutiformis*, *C. riparia*. По нашему мнению, в этой агрегации преобладает первый из перечисленных видов.

Taraxacum officinale group – сборная группа мелких видов, близких к *T. officinale*.

Кроме того, несколько пар видов представлены их суммой, поскольку в вегетативном состоянии их не всегда удавалось различить: *Eleocharis palustris* + *E. uniglumis*, *Alisma plantago-aquatica* + *A. lanceolata* (явно преобладает последний), *Chenopodium album* + *C. acerifolium*, *Scutellaria galericulata* + *S. hastifolia*.

При анализе динамики флоры авторы статьи ограничили список видов только теми, встречаемость которых в геоботанических описаниях хотя бы в каком-либо году наблюдений превышала 15%. К числу доминантов формально были отнесены два вида, отмеченные в геоботанических описаниях с наибольшим обилием. Для сопоставления были взяты только те из них, которые встретились чаще, чем в 10% описаний хотя бы в одном из годов наших учетов на трансекте.

Для индикации экологических условий использовали шкалы Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956): увлажнения, богатства и засоления почвы, пастбищной дигрессии, переменности увлажнения и аллювиальности. Поскольку совокупности показателей шкал за разные годы значительно отличались от нормального распределения, для их сравнений применяли непараметрические статистические оценки. Вначале с помощью теста Краскела – Уоллиса решали вопрос: «Относятся ли сопоставляемые группы к одной или к разным генеральным совокупностям?». Для тех случаев, когда нулевая гипотеза не подтверждалась, сравнение выборок производили попарно с использованием теста Манна – Уитни (Боровиков, 2003; Готов и др., 2005).

Состав растительных сообществ устанавливали с помощью программы TWINSpan в среде JUICE (Hill, 1979; Tichý, 2002)*. При этом обрабатывали общую совокупность описаний за два года: 1954 и 2009 (204 описания). В синоптическую табл. 3 включены только те виды, встречаемость которых превышает 50% в любом из фитоценозов.

При всех статистических оценках величины считали достоверными, если *p*-значение соответствующей статистики не превышало уровень значимости 0.05.

Данные о метеорологических и гидрологических факторах получены в органах гидрометеослужбы. За объем половодий условно принимается сток воды в створе Волгоградской ГЭС в течение второго квартала, в период которого проводятся специальные пуски воды в нижний бьеф гидроузла (Грин, 1971).

Косвенно о пастбищной нагрузке мы судим по количеству поголовья скота в зоне долины Нижней Волги. Это вся Астраханская область и три южных района Волгоградской области (Ленинский, Светлоярский и Среднеахтубинский). Сведения о поголовье скота получены в органах статистики Астраханской и Волгоградской областей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Флористический состав. Количество видов и их агрегаций, встречаемость которых хотя бы в одном из лет учетов превышала 15%, оказалось 49 (табл. 1). В большинстве случаев колебания значений их представленности можно квалифицировать как флуктуирующие. Однако существуют изменения встречаемости ряда таксонов, которые, по нашему мнению, можно трактовать как отражающие долговременные направленные изменения.

1. Распространение адвентивных видов *Bidens frondosa* и *Xanthium strumarium* s. l. Вероятно, что первый вид присутствовал в растительных сообществах и в 1982 г., а может быть и в 1971 г., но авторы статьи его не отличали от *B. tripartita*. Имеется сообщение, что в 1973 г. это растение уже произрастало по берегам р. Волги в Саратовской и Волгоградской областях (Лисицына, Артеменко, 1990). *B. frondosa* в точках учетов авторов полностью вытеснил *B. tripartita*.

2. Уменьшение к 2009 г. представленности гигрофитов: *Achillea cartilaginea*, *Lythrum salicaria*, *Polygonum hydropiper*. Интересно, что *L. salicaria* постепенно замещался мезофитом *L. virgatum*. В последний год наблюдений первый вид совершенно не отмечался в точках учета на трансекте, хотя вне нее этот вид авторы встречали.

3. В то же время нельзя не отметить нарастание числа встреч от 1954 к 2009 г. комплекса гигрофитных видов: *Alisma lanceolatum* + *A. plantago-aquatica*.

Среди резко флуктуирующих по своей представленности таксонов и их групп следует отметить *Rorippa palustris* + *R. brachycarpa*, *Taraxacum officinale* group (максимум в 1982 г.) и *Pulicaria vulgaris* (максимум в 1971 г.).

Что касается состава доминантов растительных сообществ, то это *Carex agr.*, *Polygonum sect.*, *Achillea cartilaginea*, *Alisma lanceolatum* + *A. plantago-aquatica*, *Inula britannica*. У всех этих видов представленность в сообществах растений

* Пакет программ JUICE общедоступен в Интернете на сайте www.sci.muni.cz/botany/juice/index.htm.

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

флуктуировала. Некоторую тенденцию к направленному увеличению встречаемости можно приписать лишь агрегации таксонов секции *Polygonum*: 1954 г. – 1%, 1971 г. – 6%, 1982 г. – 5%, 2009 г. – 13%.

Таблица 1

Встречаемость видов растений и их агрегаций, %

Виды растений	Год			
	1954	1971	1982	2009
1	2	3	4	5
Общее количество описаний	102	64	87	102
<i>Lythrum salicaria</i>	55	30	1	–
<i>L. virgatum</i>	–	23	46	56
<i>Inula britannica</i>	54	52	63	34
<i>Carex agr.</i>	48	33	44	47
<i>Bromus inermis</i>	47	47	54	36
<i>Euphorbia esula</i> s. l.	47	36	67	69
<i>Senecio jacobaea</i>	44	20	46	14
<i>Elymus repens</i>	43	44	45	23
<i>Hierochloë repens</i>	42	50	41	33
<i>Convolvulus arvensis</i>	39	48	44	49
<i>Galium verum</i>	37	38	55	34
<i>Cirsium arvense</i>	35	16	16	33
<i>Gratiola officinalis</i>	30	28	45	26
<i>Polygonum sect.</i>	29	17	22	19
<i>Eleocharis palustris</i> + <i>E. uniglumis</i>	27	70	69	47
<i>Carex praecox</i>	27	38	44	40
<i>Achillea cartilaginea</i>	27	25	17	8
<i>Tragopogon brevisrostris</i> ssp. <i>podolicus</i>	25	20	48	10
<i>Stachys palustris</i>	24	28	22	25
<i>Polygonum hydropiper</i>	24	14	11	4
<i>Allium angulosum</i>	22	3	23	1
<i>Althaea officinalis</i>	20	8	9	17
<i>Scirpus lacustris</i>	18	14	16	14
<i>Echinochloa crus-galli</i>	18	13	–	6
<i>Rumex thyrsiflorus</i>	17	8	17	5
<i>Bidens tripartita</i>	17	2	6	–
<i>B. frondosa</i>	–	–	–	18
<i>Carex acuta</i>	15	22	15	20
<i>Lotus corniculatus</i>	15	13	21	–
<i>Mentha arvensis</i>	15	13	16	6
<i>Rubia tatarica</i>	15	8	2	27
<i>Plantago major</i>	15	6	24	3
<i>Scutellaria galericulata</i> + <i>S. hastifolia</i>	15	5	20	17
<i>Xanthium strumarium</i> s.l.	14	30	30	50
<i>Asparagus officinalis</i>	14	14	10	17
<i>Butomus umbellatus</i>	13	14	18	14
<i>Artemisia pontica</i>	13	9	18	18
<i>Agrostis stolonifera</i>	13	8	16	3
<i>Galium rubioides</i>	10	14	9	18
<i>Eryngium planum</i>	8	13	36	23
<i>Lysimachia vulgaris</i>	10	9	18	16
<i>Thalictrum flavum</i>	9	9	7	17
<i>Potentilla bifurca</i>	7	13	17	9

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Rorippa palustris</i> + <i>R. brachycarpa</i>	7	5	49	6
<i>Poa angustifolia</i>	4	5	20	19
<i>Alisma lanceolatum</i> + <i>A. plantago-aquatica</i>	1	6	8	16
<i>Taraxacum officinale</i> group	–	6	39	4
<i>Pulicaria vulgaris</i>	–	27	–	5

Показатели шкал Л. Г. Раменского. Сопоставление распределений описаний по шкалам Л. Г. Раменского показало, что они достоверно отличались между собой в отдельные годы по увлажнению, аллювиальности и переменности увлажнения (табл. 2). Достоверных различий распределений описаний по шкалам пастбищной дигрессии, богатства и засоления почвы в разные годы наблюдений обнаружено не было. Следует отметить, что была установлена корреляция между ступенями увлажнения и пастбищной дигрессией. Так, в 1954 г. коэффициент корреляции между этими показателями был равен -0.52, а в 2009 г. – -0.74. Т. е. более сухие местообитания испытывали большую степень пастбищной нагрузки. Формально можно интерпретировать эти данные и так: чем больше пастбищная нагрузка, тем суше местообитания.

Таблица 2

Достоверные (+) и недостоверные (–) различия распределения описаний по ступеням шкал Л. Г. Раменского, оцененные тестом Манна – Уитни

Увлажнения			
Год	1971	1982	2009
1954	–	–	+
1971	–	–	–
1982	–	–	–
Аллювиальности			
Год	1971	1982	2009
1954	–	+	–
1971	–	+	–
1982	–	–	+
Переменности увлажнения			
Год	1971	1982	2009
1954	–	–	–
1971	–	–	–
1982	–	–	+

За период наблюдений растительные сообщества постепенно иссушались, и показатели увлажнения в 2009 г. стали достоверно ниже, чем в 1954 г. (рис. 2). Что касается показателей аллювиальности, то они были достоверно ниже в 2009 г. в сравнении с 1954 и 1971 г. Показатели переменности увлажнения были достоверно больше в 2009 г. относительно 1982 г.

Сообщества. Характеризуя в целом результаты обработки программой TWINSpan общей совокупности описаний за 1954 и 2009 г., можно отметить, что группы описаний оказались в основном расположены в табл. 3 вдоль двух связанных между собой градиентов: увлажнения и пастбищной дигрессии. Слева от главного разделителя расположены более сырые местообитания с меньшей пастбищной дигрессией, справа – более сухие, с большей пастбищной дигрессией. Обратить внимание на наиболее примечательные группы сообществ.

Первая и вторая группа – это растительные группировки с доминированием *Typha angustifolia* и *Scirpus lacustris* и участием свободно плавающих растений *Salvinia natans*, *Nymphoides peltata*, *Lemna trisulca*. Данные группы фитоценозов были представлены только в 2009 г. В 1954 г. местообитания этих групп преимущественно занимали сообщества 3-й и 4-й групп с высоким участием и доминиро-

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

ванием *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Sparganium erectum*. Причин этому несколько. Назовём их.

1. Хотя объем половодья в 1954 г. был несколько большим, чем в 2009 г., но высота подъема воды в 1954 г. была меньшей. В результате во многие понижения вода, скорее всего, и не попала. Следствием этого стало отсутствие в них свободно плавающих растений.

2. В 1954 г. описания были сделаны примерно на три недели позже, чем 2009 г. К этому времени водоёмы, в которые, если и попала вода, могли высохнуть.

3. Вплоть до середины 70-х гг. прошлого века травянистые болота очень широко использовались как пастбища для свиней, питавшихся корневищами растений. Вероятно, они не давали возможности разрастись такому крупному растению, как *Typha angustifolia*. На почти полное отсутствие рогозовых зарослей в Волго-Ахтубинской пойме в 50-х гг. прошлого века обращал внимание И. А. Цаценкин (1962).

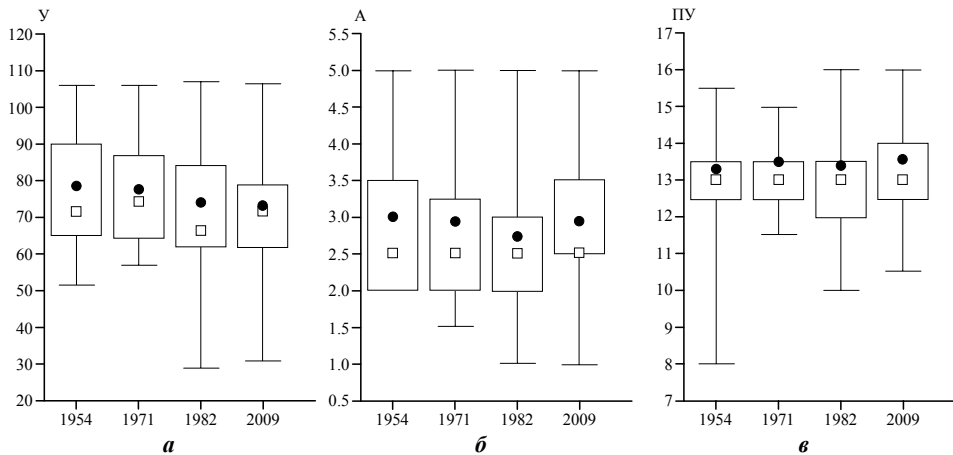


Рис. 2. Статистические параметры распределения описаний по ступеням шкал Л. Г. Раменского: а – увлажнения (Y), б – аллювиальности (A), в – переменности увлажнения (ПУ). Значения: $\perp$ – минимальное и максимальное, $\square$ – верхний и нижний квартили, $\bullet$ – среднее, $\square$ – медиана

Группа сообществ 8 в основном состоит из описаний 2009 г. По флористическому составу она близка к группе 7, по большей части состоящей из описаний 1954 г., в которых доминирует *Carex acuta*. Но в группе 8 вместо *C. acuta* доминирует рудеральный адвентик *Xanthium strumarium* s.l.

Группы 11 и 12 сходны по флористическому составу. Первая в основном включает описания 1954 г., вторая – 2009 г. Наиболее характерным видом 11-й группы является *Lythrum salicaria*, для 12-й – это *L. virgatum* и *Poa angustifolia*. Последний вид является индикатором остепнения растительности.

В 2009 г. появилась флористически бедная группа сообществ 14, полностью отсутствовавшая в 1954 г. Характерными видами этой группы являются такие рудеральные виды, как *Cannabis sativa* v. *spontanea* и *Chenopodium album* + *C. acerifolium* в сочетании с наиболее ксерофитной в Волго-Ахтубинской пойме осокой *Carex stenophylla*.

Таблица 3

Группы растительных сообществ, выделенные с помощью программы TWINSpan

Номер группы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Количество описаний в 1954 г.	0	0	2	9	4	0	5	1	0	30	48	2	1	0
Количество описаний в 2009 г.	3	4	1	2	1	3	10	18	14	1	3	37	2	3
Среднее значение ступени по шкале Л. Г. Раменского	У	106	99	106	103	99	87	84	72	78	83	66	61	50
	ПД	2	2	2	2	2	3	3	4	3	3	3	4	6
Среднее число видов на площадке	7	8	3	5	6	12	10	15	15	15	14	14	20	9
<i>Xanthium strumarium</i> s.l.	67 ⁺	.	.	9	.	67 ⁺	53 ⁺	89 ²	57 ⁺	23	12	33	.	33
<i>Scirpus lacustris</i>	33	75 ²	.	45	100 ¹	67 ⁺	7	16	21	26	4	.	.	.
<i>Sparganium erectum</i>	67 ⁺	25	33	82 ³	80 ⁺	67 ⁺	.	.	.	6	.	.	.	.
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	33	50 ⁺	100 ²	64 ⁺	20	33	.	.	7	.	.	.	.	.
<i>Typha angustifolia</i>	100 ⁴	100 ⁵	.	9	.	.	20	.	7	.	.	.	.	.
<i>Salvinia natans</i>	100 ²	25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nymphoides peltata</i>	67 ⁺	.	.	9	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lemna trisulca</i>	67 ⁺	.	33	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polygonum amphibium</i>	.	100 ¹	.	.	40	67 ¹	20	.	14	13	6	.	33	.
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	50 ¹	.	.	.	100 ³	47	26	21	19	.	.	33	.
<i>Cirsium arvense</i>	.	25	.	.	.	33	47	37	57 ⁺	52 ⁺	41	21	.	.
<i>Thalictrum flavum</i>	.	50 ⁺	.	.	.	33	60 ⁺	32	7	23	.	3	.	.
<i>Stachys palustris</i>	.	25	.	.	60 ⁺	67 ⁺	73 ⁺	37	57 ⁺	58 ⁺	4	.	.	.
<i>Butomus umbellatus</i>	.	50 ⁺	100 ⁵	91 ²	60 ⁺	100 ¹	.	5	36	3	.	.	.	.
<i>Bidens frondosa</i>	.	50 ⁺	.	.	.	.	33	53 ⁺	.	3	.	3	.	.
<i>Polygonum minus</i>	.	50 ⁺	.	.	.	67 ⁺	7	5	14	.	.	.	.	.
<i>Eleocharis palustris</i> + <i>uniglumis</i>	.	.	.	36	.	67 ⁺	13	32	100 ³	65 ¹	12	49	.	.
<i>Polygonum hydropiper</i>	.	.	.	45	60 ⁺	.	20	.	.	52 ⁺	2	.	.	.
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	.	60 ⁺	.	20	.	.	65 ¹	57 ⁺	.	33	.
<i>Scutellaria galericulata</i> + <i>S. hastifolia</i>	.	.	.	.	40	.	47	26	21	13	10	5	.	.
<i>Lythrum virgatum</i>	.	.	.	.	.	100 ¹	40	63 ⁺	71 ⁺	3	2	56 ⁺	.	.
<i>Hierochloë repens</i>	.	.	.	.	.	33	13	37	43	65 ¹	49	38	.	.
<i>Althaea officinalis</i>	.	.	.	.	.	33	13	16	50	26	24	10	.	.
<i>Alisma lanceolatum</i> + <i>A. plantago-aquatica</i>	.	.	.	.	.	67 ¹	20	21	64 ⁺	3	.	.	.	.
<i>Achillea cartilaginea</i>	.	.	.	9	.	33	27	26	14	71 ⁺	2	.	.	.
<i>Carex acuta</i>	.	.	.	18	20	.	100 ⁵	53 ⁺	7	23	.	.	.	.
<i>Rubia tatarica</i>	.	.	.	.	.	.	27	63 ⁺	71 ⁺	35	6	10	.	.
<i>Convolvulus arvensis</i>	.	.	.	.	.	33	13	47	79 ⁺	32	61 ⁺	59 ⁺	.	.
<i>Rorippa amphibia</i>	.	.	.	.	.	67 ⁺	.	.	.	13	.	.	.	.
<i>Carex agr.</i>	.	.	.	.	.	.	.	37	57 ⁺	45	71 ¹	59 ⁺	100 ²	33
<i>Euphorbia esula</i> s. l.	.	.	.	.	.	.	7	68 ⁺	64 ⁺	16	84 ¹	87 ⁺	.	33
<i>Vicia cracca</i> + <i>V. tenuifolia</i>	.	.	.	.	.	.	27	58 ⁺	7	3	4	.	.	.
<i>Gratiola officinalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	26	43	23	51 ⁺	28	.	.
<i>Galium rubioides</i>	.	.	.	.	.	.	20	63 ¹	21	16	6	10	.	.
<i>Inula britannica</i>	.	.	.	.	.	.	13	21	86 ⁺	58 ⁺	73 ⁺	44	.	.
<i>Polygonum sect.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	35	35	31	100 ⁺	67 ⁺
<i>Bromus inermis</i>	.	.	.	.	.	.	7	16	7	23	76 ¹	82 ¹	33	.
<i>Senecio jacobaea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	23	75 ⁺	28	.	.
<i>Carex praecox</i>	.	.	.	.	.	.	.	16	7	3	47	85 ¹	33	67 ⁺

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Elymus repens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	7	6	84 ¹	46	33	.
<i>Calamagrostis epigejos</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	27	28	67 ⁺	.
<i>Galium verum</i>	.	.	.	.	.	.	7	11	.	3	73 ⁺	69 ⁺	.	.
<i>Poa angustifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	2	41	67 ⁺	33
<i>Atriplex</i> sp.	.	.	.	.	.	.	7	.	.	3	4	3	67 ⁺	67 ¹
<i>Artemisia austriaca</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	18	33	100 ¹
<i>Lathyrus incurvus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	100 ⁺	33
<i>Crataegus ambigua</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	67 ⁺	.
<i>Aristolochia clematidis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	67 ⁺	.
<i>Rubus caesius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	67 ⁺	.
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	67 ⁺	.
<i>Linaria biebersteinii</i> + <i>L. vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	67 ⁺	.
<i>Quercus robur</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	67 ⁺	.
<i>Cannabis sativa</i> v. <i>spontanea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	67 ⁺
<i>Carex stenophylla</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	67 ⁺
<i>Chenopodium album</i> + <i>C. acerifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	11	.	3	2	3	.	67 ¹

Примечание. В строке «среднее значение ступеней шкал Л. Г. Раменского»: У – увлажнение, ПД – пастбищная дигрессия. Вертикальными линиями указаны разделители 1 – 3 порядков в соответствии с алгоритмом TWINSPAN. Встречаемость видов приводится в %. Надстрочные числа – значения медианы обилия растений по шкале В. Б. Голуба (Нешатаев, 2001). Полу жирным шрифтом выделены числа в ячейках, в которых значения медианы обилия превышают 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наименьшее значение показателей аллювиальности по шкалам Л. Г. Раменского в 1982 г. можно объяснить минимальным объёмом половодья в этом году, что привело к небольшому количеству наилка, осевшего в пойме. Максимальные значения показателей переменности увлажнения в 2009 г. можно считать следствием относительно хорошего увлажнения растительности за счет достаточно высокого половодья этого года, но плохому ее увлажнению атмосферными осадками. «Всплески» повышенной встречаемости *Taraxacum officinale* group и *Pulicaria vulgaris*, отмеченные в 1971 и 1982 г., – результат высокой пастбищной нагрузки в эти годы.

Главным выводом является то, что в 2009 г. растительный покров обследованной трансекты отличается наибольшей степенью ксерофитизации в сочетании с его рудерализацией. Какими причинами это может быть обусловлено?

Рассмотрим гидрологические, метеорологические данные и сведения о поголовье скота, характеризующие экологическую обстановку в регионе наших исследований, причем не только в годы наблюдений на трансекте, но и за 10-летние периоды, предшествовавшие им.

Период 1945 – 1954 гг., как и первые 7 месяцев 1954 г., были самими засушливыми за все годы наблюдений (табл. 4, 5). Зато это десятилетие отличалось большим водным стоком как в целом за год, так и за период половодий. Поэтому можно считать, что максимальные показатели увлажнения в 1954 г., индицируемые растительностью, отражают большой водный сток р. Волги, имевший место в

1945 – 1954 гг. В 2009 г. такого соответствия состояния растительности гидрологическим и метеорологическим условиям не оказалось. Объём половодий в 2000 – 2009 гг. был значительно меньше, чем в период естественного стока (1945 – 1954 гг.). Но он был выше, чем в 1962 – 1971 и в 1973 – 1982 гг. В период 2000 – 2009 гг. гидротермический коэффициент был выше, чем в 1945 – 1954 и 1962 – 1971 гг. Количество осадков, выпавших в первые семь месяцев 2009 г., было не ниже, чем в 1954 г. Поголовье скота в 2000 – 2009 гг. было минимальным за последние 60 – 70 лет. Поэтому, казалось бы, в 2009 г. не могло быть выраженных явлений ксерофитизации растительности. Тем не менее, состояние растительного покрова об этом свидетельствует.

Таблица 4

Метеорологические и гидрологические показатели
в годы проведения исследований на трансекте

Год	Объём водного стока в створе Волгоградской ГЭС, км ³		Максимальный уровень подьёма воды по рейке водомерного поста в с. Черный Яр	Сумма осадков за I – VII месяцы (гидрометеостанция с. Черный Яр), мм
	за год	за второй квартал		
1954	218	104	676	145
1971	232	98	764	169
1982	225	78	764	194
2009	238	93	746	161

Таблица 5

Среднегодовое показатели экологических факторов

Годы	Средняя сумма осадков, мм		Среднегодовая температура, °C	Среднегодовая сумма °C больше 10°C	Гидротермический коэффициент по Г. Т. Селянинову	Объём водного стока в створе Волгоградской ГЭС, км ³		Максимальный уровень подьёма воды по рейке водомерного поста в с. Черный Яр, см	Поголовье скота в зоне долины Нижней Волги, тыс. условных голов крупного рогатого скота
	за год	за период с °C более 10°C				за год	за второй квартал		
1945–1954	239	105	7.9	3349	0.32	253	140	782	400
1962–1971	276	110	8.7	3398	0.32	237	104	766	540
1973–1982	294	147	8.7	3197	0.44	233	92	763	570
2000–2009	285	157	10.0	3621	0.43	256	106	770	346

Примечание. Температуры и осадки приводятся по данным гидрометеостанции в с. Черный Яр.

Можно предположительно указать несколько причин наибольшей степени ксерофитизации растительности в 2009 г. на исследованной трансекте.

1. Постепенное накопление изменений в растительности в условиях зарегулированного водного стока за более чем 10-летний период.

2. Увеличение рекреационной нагрузки, количественной оценки которой авторы не делали, но рост которой был очевиден. Можно предположить, что так же,

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

как и степень пастбищной дигрессии, рекреационная дигрессия коррелирует с увлажнением местообитаний. Ее увеличение могло вызвать в растительном покрове эффекты, сходные с иссушением.

3. Формирование мелководных перекатов в устьях вторичных водотоков, по которым вода поступает в пойму, и углубление русла р. Волги в последние десятилетия в районе расположения трансекты (Нижняя Волга..., 2002; Горелиц и др., 2008; Атлас..., 2009). В результате при одних и тех же объемах воды, которые попадают в период половодья в нижний бьеф Волгоградского гидроузла, теперь затопление поймы ухудшилось. Третья причина, на наш взгляд, является наиболее реальным фактором, приведшим к ксерофитизации растительности.

Авторы благодарят за помощь в определении растений Т. Е. Крамину, А. П. Сухорукова и О. В. Юрцеву.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-05-00183).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А. Б., Шапаров В. А. Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М. : Энергия, 1977. 400 с.
- Атлас русловой морфодинамики Нижней Волги. М. : Изд-во МГУ, 2009. 232 с.
- Боровиков В. А. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. 2-е изд. СПб. : Питер, 2003. 688 с.
- Готов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия : учеб. пособие / НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». М. ; Ижевск, 2005. 381 с.
- Голуб В. Б., Сорокин А. Н., Ивахнова Т. Л., Старичкова К. А., Николайчук Л. Ф., Бондарева В. В. Геоботаническая база данных долины Нижней Волги // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(4). С. 577 – 582.
- Горелиц О. В., Землянов И. В., Синенко Л. Г. Оценка морфометрических характеристик русла при планировании мероприятий по водообеспечению территорий Нижней Волги // Управление водно-ресурсными системами в экстремальных условиях : сб. докл. Междунар. конф. М. : Росводресурсы, 2008. С. 306 – 307.
- Грин Г. Б. Попуски в нижние бьефы. М. : Энергия, 1971. 95 с.
- Лисицына Л. И., Артеменко В. И. *Bidens frondosa* L. (Compositae) – новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 4. С. 110 – 111.
- Нешатаев Ю. Н. О некоторых задачах и методах классификации растительности // Растительность России. 2001. № 1. С. 17 – 35.
- Нижняя Волга : геоморфология, палеогеография и русловая морфодинамика. М. : ГЕОС, 2002. 242 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Гос. изд-во с.-х. лит., 1956. 471 с.
- Цаценкин И. А. Растительность и естественные кормовые ресурсы Волго-Ахтубинской поймы и дельты р. Волги // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты р. Волги. М. : Изд-во МГУ, 1962. С. 118 – 192.
- Flora Europaea / Royal Botanic Garden Edinburgh [Electronic resource]. 2010. Mode of access: <http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html> (дата обращения : 17.06.2010).
- Hill M. O. TWINSpan – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of the individuals and the attributes. Ithaca : Cornell University, 1979. 48 p.
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. Veg. Sci. 2002. Vol. 13. P. 451 – 453.

УДК 574.4/5:504.064

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ МЕТОДАМИ БИОИНДИКАЦИИ В ОКРЕСТНОСТЯХ ЗАВОДА ПО УНИЧТОЖЕНИЮ ХИМИЧЕСКОГО ОРУЖИЯ

**Б. Г. Котегов, О. А. Капитонова, Н. В. Холмогорова,
Д. А. Адаховский, А. С. Константинова**

*Удмуртский государственный университет
Россия, 426034, Ижевск, Университетская, 1
E-mail: kotegov@izh.com*

Поступила в редакцию 10.11.09 г.

Оценка состояния природных экосистем методами биоиндикации в окрестностях завода по уничтожению химического оружия. – Котегов Б. Г., Капитонова О. А., Холмогорова Н. В., Адаховский Д. А., Константинова А. С. – В окрестностях завода по уничтожению химического оружия изучены количественные характеристики индикаторных групп биоты на 22 контрольных площадках. Проведена интегральная оценка состояния природных экосистем на ключевых участках исследованной территории с использованием аналитических функций желательности. Определена связь интегрального показателя состояния экосистем с удаленностью контрольных площадок от завода. Проанализированы возможности и ограничения использования разных биоиндикационных показателей для оценки состояния природных экосистем в условиях антропогенного воздействия.

Ключевые слова: экосистемы, биоиндикация, интегральная оценка, антропогенное воздействие, химическое оружие.

Estimation of the status of natural ecosystems by bioindication techniques near a chemical weapon neutralization factory. – Kotegov B. G., Kapitonova O. A., Holmogorova N. V., Adahovsky D. A., and Konstantinova A. S. – Quantitative characteristics of some biological indicators were studied on 22 control grounds near a chemical weapon neutralization factory. Integral indices of the status of natural ecosystems were estimated for some key areas of the explored territory using analytical desirability functions. A correlation of the integral indices with the distances from the factory was determined. Opportunities and restrictions of using several biological indicators to estimate the status of natural ecosystems under anthropogenic impact are analyzed.

Key words: ecosystems, bioindication, integral estimate, man impact, chemical weapon.

ВВЕДЕНИЕ

Боевые отравляющие вещества, хранящиеся на военных арсеналах, представляют значительную потенциальную угрозу для экологической безопасности населения, проживающего рядом с ними, а также для природных экосистем, расположенных поблизости. Согласно международной конвенции «О запрещении разработки, производства, накопления и применения химического оружия и о его уничтожении», подписанной и ратифицированной Российской Федерацией, в г. Камбарка Удмуртской Республики, где расположен самый крупный арсенал люизита – мышьякосодержащего органического вещества кожно-нарывного поражающего действия (6,4 тыс. тонн), с 2006 г. начал функционировать производственный объект по его уничтожению (объект УХО). Используемая технология переработки люи-

зита в штатном режиме предполагает появление в окружающей среде в составе атмосферных выбросов некоторых загрязняющих веществ (оксиды углерода и азота, хлористый водород, ацетилен) с концентрациями, не превышающими санитарно-гигиенические нормативы, а также «следовых» количеств соединений мышьяка. Учитывая существующие риски возникновения аварийных ситуаций на данном производстве, в соответствии с федеральной концепцией экологической безопасности для камбарского объекта по хранению и уничтожению химического оружия предварительно определена зона защитных мероприятий (ЗЗМ) – территория вокруг него, в пределах которой в случае реализации чрезвычайной ситуации содержание загрязняющих веществ в природных средах может превысить санитарно-гигиенические нормативы, что повлечет за собой экологический ущерб как здоровью населения, так и состоянию природных экосистем (Кургузкин, 2007). Ширина этой зоны рассчитана с использованием имитационных моделей рассеивания соединений мышьяка (как наиболее важных потенциальных загрязнителей) в атмосфере, гидросфере и педосфере при возникновении ряда чрезвычайных ситуаций и составляет от 3.5 до 6.5 км в зависимости от направления. С 2005 г. в ЗЗМ осуществляется комплексный экологический мониторинг состояния окружающей природной среды, одной из составляющих которого является биологический мониторинг, призванный контролировать состояние природных экосистем данной территории путем оценки характера, трендов и темпов тех изменений, которые происходят в различных биологических компонентах экосистем, с выяснением степени обратимости и значимости подобных изменений.

Цель нашей работы – оценить текущее состояние природных экосистем в ЗЗМ производственного объекта по хранению и уничтожению химического оружия в г. Камбарка с использованием методов биологической индикации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен на востоке Европейской части России в Среднем Предуралье. Рельеф равнинный с перепадом высот до 100 м, климат умеренно-континентальный. Территория ЗЗМ расположена в пределах водосборного бассейна нижнего течения р. Буй – левого притока Средней Камы. Около 70% территории ЗЗМ занято природными экосистемами подтаёжной зоны и интразональных пойменных ландшафтов, оставшаяся часть – антропогенными экосистемами г. Камбарка с хозяйственно освоенными пригородными участками и транспортной инфраструктурой, а также Камбарским водохранилищем и пастбищно-сенокосными угодьями в поймах рек Буй и Камбарка. Среди природных экосистем наибольшую площадь в северной части ЗЗМ занимают участки сосновых и елово-березовых лесов, в меньшей степени – осиновых и липовых; в южной части ЗЗМ преобладают пойменные ландшафты р. Буй с дубравами и ольшаниками, заболоченными лугами и пойменными озерами.

В 2006 г. на территории ЗЗМ были проведены рекогносцировочные полевые исследования, связанные с изучением разнообразия и пространственного распределения разных типов природных экосистем и сопряженные с описанием основных особенностей их биоты. В конечном итоге, учитывая высокую степень про-

странственной и сукцессионной гетерогенности (мозаичности) естественных ландшафтов исследованной территории и принимая во внимание наличие на ней участков природных экосистем, в разной степени подверженных влиянию антропогенной деятельности, не связанной с объектом УХО, было выбрано 22 ключевых участка в качестве пунктов диагностического биомониторинга. На них были оборудованы контрольные площадки, расположенные на разном расстоянии и в разных направлениях от объекта УХО, в том числе и за пределами ЗЗМ – на «условно фоновых» участках территории, наименее подверженных антропогенному воздействию (рис. 1). Все участки были объединены в пять групп сравнения по критериям сходства их основных фитоценологических, орографических и гидрологических параметров (Степанов, 1991; Котеков, 2007): сосняки орляковые (группа I – 5 участков), ельники березовые папоротниковые (группа II – 6 участков), пойменные дубравы (группа III – 4 участка), мелководья пойменных озер (группа IV – 4 участка) и лотические мелководья р. Буй (группа V – 3 участка). После изучения эдафических характеристик лесных ключевых участков группа II была разделена на две подгруппы сравнения: ельники березовые на дерново-подзолистых глееватых песчаных почвах (подгруппа II-1 – 3 участка) и ельники березовые на торфянисто-подзолистых оглеенных почвах (подгруппа II-2 – 3 участка).

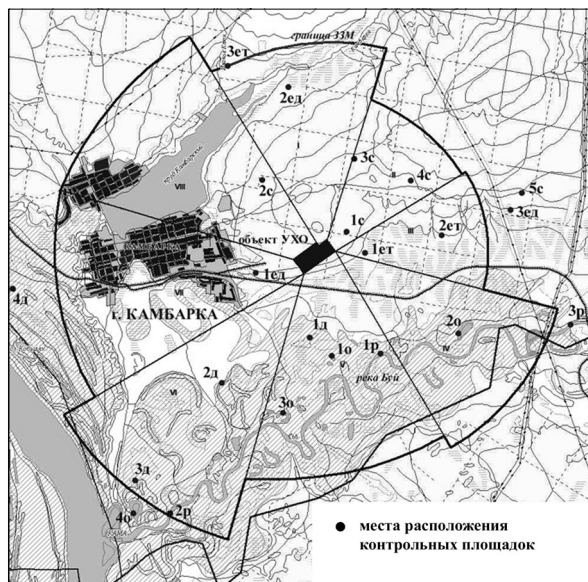


Рис. 1. Карта района исследований с выделением зоны защитных мероприятий объекта УХО и расположением контрольных площадок

наземной растительности, лишенофлора (продукционный функциональный блок), почвенная мезофауна и почвенные микроорганизмы (деструкционный функциональный блок). По аналогии для водных экосистем (их мелководных участков) в качестве биоиндикаторов использованы высшая водная растительность и макрозообентос.

В 2008 г. в течение вегетационного сезона с мая по сентябрь был проведен цикл комплексных полевых исследований выбранных биологических индикаторов с оценкой и анализом их основных количественных характеристик ценотического

Для оценки состояния лесных экосистем на выбранных ключевых участках в качестве биологических индикаторов использованы следующие их структурные элементы: древесный и травяно-кустарничковый ярусы

уровня. Сбор и обработка биологического материала были осуществлены в соответствии со стандартными методиками. Для подробного геоботанического описания сообществ лесной растительности на ключевых участках закладывались контрольные площадки площадью 400 м². На ключевых участках водных экосистем закладывались площадки до 10 м², согласно гидробиотаническим методическим указаниям (Катанская, 1981). Для определения состояния древостоя использовалась пятибалльная шкала визуальной оценки деревьев по основным жизненным и лесопатологическим характеристикам. Также на каждой контрольной площадке, оборудованной в лесных экосистемах, оценивался видовой состав лишенофлоры и вычислялся показатель относительной чистоты атмосферы (ОЧА) по соотношению числа видов лишайников, принадлежащих к разным жизненным формам (Ашихмина, 2002). На стволах основной лесобразующей породы деревьев (на уровне 150 см от почвы) в пределах контрольной площадки определялись показатели проективного покрытия эпифитных лишайников. Для изучения количественных характеристик почвенной мезофауны в лесных экосистемах на каждом ключевом участке отбирались пробы с четырех пробных площадок одинакового размера (0.25 м²) трижды за сезон, начиная с конца весны (Гиляров, 1987). Выяснение таксономической принадлежности организмов почвенной мезофауны проводилось в лабораторных условиях: дождевые черви определялись до вида, остальные группы – до семейства. Ферментативная активность лесных почв, отражающая функциональное состояние почвенных микроорганизмов-редуцентов, оценивалась по инвертазе и каталазе стандартными аналитическими методами, повторность анализов трехкратная (Методы..., 1991; Хазиев, 2005). Для изучения таксономического состава и показателей обилия макрозообентоса на каждом из выбранных мелководных участков пойменных озёр и р. Буй трижды за вегетационный сезон отбиралось по 3 – 5 проб донного грунта ручным сачком-драгой шириной захвата 20 см (Методические рекомендации..., 1983). Таксономическое разнообразие организмов макрозообентоса оценивали по индексу Шеннона (Песенко, 1982), расчет биотического индекса производился по стандартной таблице Ф. С. Вудивисса (1977).

В качестве индикаторных биологических переменных, использованных для интегральной оценки состояния лесных экосистем на ключевых участках, было выбрано 12 количественных характеристик (A_i): число видов сосудистых растений – A_1 ; коэффициент состояния древостоя (средний балл) – A_2 ; среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, % – A_3 ; доля синантропных (в том числе адвентивных) видов сосудистых растений в составе флоры – A_4 ; общее число видов лишенофлоры (в том числе эпигейных) – A_5 ; среднее проективное покрытие эпифитных лишайников на основной лесобразующей породе деревьев, % – A_6 ; показатель относительной чистоты атмосферы – A_7 ; число видов дождевых червей сем. Lumbricidae – A_8 ; среднесезонная биомасса Lumbricidae, г/м² – A_9 ; среднесезонная доля Lumbricidae в общей численности почвенной мезофауны – A_{10} ; активность почвенной инвертазы, мг глюкозы/г за 24 ч – A_{11} ; активность почвенной каталазы, мл О₂/г за 1 мин – A_{12} .

Для интегральной оценки состояния водных экосистем было выбрано 7 количественных характеристик биоиндикаторов (B_j): число видов водных макрофитов –

B_1 ; доля синантропных (в том числе адвентивных) видов водных макрофитов – B_2 ; общее число видов макрозообентоса за сезон (без учета сем. Chironomidae) – B_3 ; среднесезонная плотность макрозообентоса, экз./м² – B_4 ; среднесезонная биомасса «мягкого» макрозообентоса (без учета моллюсков), г/м² – B_5 ; среднесезонное значение биотического индекса Вудивисса – B_6 ; среднесезонное значение индекса таксономического разнообразия макрозообентоса по Шеннону – B_7 .

Формализация количественных результатов биологического анализа производилась с использованием частных аналитических функций желательности F_{ij} (Адлер и др., 1976; Воробейчик и др., 1994). Для преобразования реальных значений индикаторных биологических характеристик в значения универсальной числовой шкалы в диапазоне от 0 до 1 использовались следующие формулы:

$$F_{ij} = y_{ij} / y_{imax}$$

– для биологических переменных, у которых наиболее желательными являются максимальные значения, где y_{ij} – значение i -й переменной на j -м из сравниваемых участков в той или иной группе, y_{imax} – максимальное (наиболее желательное из имеющихся) значение i -й переменной на сравниваемых участках;

$$F_{ij} = (y_{imax} - y_{ij}) / (y_{imax} - y_{imin})$$

– для биологических переменных, у которых наиболее желательными являются минимальные значения, где y_{ij} – значение i -й переменной на j -м из сравниваемых участков в той или иной группе, y_{imax} – максимально возможное (наименее желательное) значение i -й переменной, y_{imin} – минимальное (наиболее желательное из имеющихся) значение i -й переменной на сравниваемых участках.

Интегральная оценка состояния природных экосистем на j -м ключевом участке по комплексу выбранных индикаторных биологических переменных A_i или B_i , преобразованных в значения частных аналитических функций желательности F_{ij} , производилась путем расчета интегральной функции желательности D как их средней геометрической. Чем ближе значение D к 1, тем меньше отличается состояние изучаемого участка экосистемы от «фонового» – природного эталона для данного типа экосистем в условиях исследуемого района. Для дифференцированной оценки состояния природных экосистем по значениям интегральной функции желательности была использована пятибалльная шкала, интерпретированная нами в рамках воззрений об устойчивости экосистем (Федоров, 1974; Одум, 1986; Воробейчик и др., 1994; Шумский и др., 2004; Шитиков и др., 2005).

D от 0.80 до 1.00 (5 баллов). Природная экосистема находится в состоянии устойчивого равновесия, флуктуации ключевых оценочных параметров такого состояния не выходят за пределы ее упругой устойчивости. Это соответствует «зоне относительного экологического благополучия» или понятию «природной нормы».

D от 0.60 до 0.80 (4 балла). Природная экосистема находится в начальной фазе антропогенной трансформации, испытывая действие нерегулярных антропогенных нагрузок умеренного уровня или с антагонистическими эффектами. Состояние экосистемы можно оценить как слабонеравновесное с появлением направленных и необратимых изменений в ее структуре.

D от 0.40 до 0.60 (3 балла). Природная экосистема находится в сильно неравновесном состоянии, соответствующем ее быстрому (спонтанному) преобразова-

нию в антропогенную экосистему, со значительными структурными перестройками. Данное состояние можно охарактеризовать как «антропогенный фазовый переход» или «зону экологического кризиса».

D от 0.20 до 0.40 (2 балла). Экосистема находится в слабонеравновесном состоянии антропогенной дигрессии, что является результатом постоянного и сильного антропогенного воздействия. В экосистеме происходит существенное снижение значений ее ключевых функциональных параметров (продуктивности, интенсивности круговорота веществ и т.п.).

D от 0.00 до 0.20 (1 балл). Антропогенная экосистема находится в состоянии устойчивого равновесия, но фактически не выполняет естественные средоформирующие и ресурсосберегающие функции для той территории, где она расположена. Ее можно рассматривать как «технобиогеоценоз» или, в ряде случаев, как «зону экологического бедствия».

Корреляционный и регрессионный анализы данных проведены общепринятыми методами математической статистики (Лакин, 1990; Глотов и др., 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Расчеты значений интегральных функций желательности, произведенные на основании зарегистрированных количественных характеристик индикаторных групп биоты и их частных функций желательности, показали, что среди пятнадцати контрольных площадок, оборудованных в лесных экосистемах, наименьшими значениями *D* характеризуются две, расположенные в непосредственной близости (менее 1 км) от объекта УХО, – площадки 1ед и 1с (табл. 1, см. рис. 1). Из семи площадок, оборудованных в водных экосистемах, наименьшие значения *D* также имеют две, расположенные ближе других к объекту УХО, в пределах 2 км к югу от него, – площадки 1о и 1р (табл. 2, см. рис. 1). Наблюдается тенденция ухудшения состояния природных экосистем в ЗЗМ по мере приближения к основному источнику воздействий. Для выяснения степени ее достоверности нами была оценена статистическая связь значений интегральной функции желательности *D* контрольных площадок с расстоянием, на которое они удалены от объекта УХО. Следует отметить, что сравниваемые контрольные площадки были оборудованы нами в ЗЗМ в разных направлениях, что обусловлено существенной ландшафтной неоднородностью и ценотической мозаичностью исследуемой территории и невозможностью выделения сходных и пригодных для сравнения участков на одной радиальной трансекте, проходящей через источник воздействия. Учитывая возможные различия в темпах и масштабах распространения негативных эффектов (основных загрязняющих веществ) со стороны объекта УХО в зависимости от направления, мы выразили удаленность площадок от источника воздействия (*L*) в относительных единицах – долях от ширины зоны защитных мероприятий в том направлении, в котором расположена та или иная площадка (по восьми основным румбам). Эти относительные расстояния (табл. 3), на наш взгляд, более адекватны для использования в корреляционном анализе, так как ширина самой ЗЗМ предварительно была рассчитана в зависимости от тех природных условий, которые определяют различия в распространении основных загрязнителей от объекта УХО по разным

направлениям (роза ветров, рельеф, гидрологические особенности), с учетом интенсивности процессов физико-химической трансформации и особенностей миграции загрязняющих веществ в разных средах. Территория ЗЗМ в пределах 0.0 – 0.5 ее ширины условно отнесена нами к импактной зоне, в пределах 0.5 – 1.0 – к буферной зоне, а те площадки, которые расположены в природных экосистемах на расстоянии L не менее 1.0 (за пределами ЗЗМ), по нашему мнению, могут считаться фоновыми участками для данной территории.

Таблица 1

Абсолютные значения индикаторных биологических переменных (A_i), значения их частных (F_{ij}) и интегральных (D) функций желательности для 15 контрольных площадок, оборудованных в наземных экосистемах сосняков (группа I), елово-березовых лесов (группа II) и дубрав (группа III)

Переменные и их функции	Группа I					Группа II						Группа III			
						Подгруппа II-1			Подгруппа II-2						
	1с	2с	3с	4с	5с	1ед	2ед	3ед	1ег	2ег	3ег	1д	2д	3д	4д
A_1	64	46	49	41	32	52	37	55	50	51	45	26	33	49	56
F_1	1.00	0.72	0.77	0.64	0.50	0.95	0.67	1.00	0.98	1.00	0.88	0.46	0.59	0.88	1.00
A_2	1.98	2.72	1.46	2.66	2.25	2.44	2.65	1.90	2.29	2.03	1.61	1.75	2.32	1.76	1.35
F_2	0.76	0.57	0.89	0.59	0.69	0.64	0.59	0.78	0.68	0.74	0.85	0.81	0.67	0.81	0.91
A_3	45	45	45	75	75	85	78	65	85	55	78	18	28	55	78
F_3	0.60	0.60	0.60	1.00	1.00	1.00	0.92	0.77	1.00	0.65	0.77	0.23	0.36	0.71	1.00
A_4	0.02	0.02	0.04	0.02	0.03	0.04	0.00	0.02	0.02	0.00	0.02	0.12	0.15	0.20	0.13
F_4	0.98	0.98	0.96	0.98	0.97	0.96	1.00	0.98	0.98	1.00	0.98	0.88	0.85	0.80	0.87
A_5	10	8	12	7	10	5	8	6	7	6	8	7	8	7	8
F_5	0.83	0.67	1.00	0.58	0.83	0.63	1.00	0.75	0.88	0.75	1.00	0.88	1.00	0.88	1.00
A_6	11.7	50.8	20.0	50.5	61.0	4.4	50.4	18.1	19.7	22.4	24.7	17.8	23.5	19.8	25.1
F_6	0.19	0.83	0.33	0.83	1.00	0.09	1.00	0.36	0.80	0.91	1.00	0.71	0.94	0.79	1.00
A_7	0.37	0.73	0.83	0.50	0.90	0.17	0.33	0.30	0.30	0.27	0.37	0.33	0.38	0.37	0.43
F_7	0.41	0.81	0.92	0.56	1.00	0.52	1.00	0.91	0.81	0.73	1.00	0.77	0.88	0.86	1.00
A_8	2	2	3	3	1	3	4	3	2	2	2	4	4	5	3
F_8	0.67	0.67	1.00	1.00	0.33	0.75	1.00	0.75	1.00	1.00	1.00	0.80	0.80	1.00	0.60
A_9	0.9	1.0	1.0	1.1	0.8	1.7	1.5	1.2	1.2	1.3	1.1	7.0	2.3	16.1	3.8
F_9	0.82	0.91	0.91	1.00	0.73	1.00	0.88	0.71	0.92	1.00	0.85	0.44	0.14	1.00	0.24
A_{10}	0.38	0.30	0.47	0.33	0.18	0.48	0.52	0.26	0.45	0.56	0.41	0.81	0.72	0.83	0.72
F_{10}	0.91	1.00	0.74	0.91	0.74	0.92	1.00	0.50	0.80	1.00	0.73	0.98	0.87	1.00	0.87
A_{11}	4.9	5.6	6.7	6.2	8.3	9.0	6.1	12.5	25.7	23.5	40.0	24.5	24.3	17.0	15.8
F_{11}	0.59	0.68	0.81	0.75	1.00	0.72	0.49	1.00	0.64	0.59	1.00	1.00	0.99	0.69	0.65
A_{12}	1.8	2.2	2.5	2.7	3.8	0.8	2.8	6.0	7.6	19.5	3.7	4.7	6.0	1.6	3.7
F_{12}	0.47	0.58	0.66	0.71	1.00	0.13	0.33	1.00	0.39	1.00	0.19	0.78	1.00	0.27	0.62
D	0.63	0.74	0.77	0.78	0.78	0.57	0.78	0.76	0.80	0.85	0.80	0.68	0.68	0.77	0.76

Связь значений D с расстоянием L для 22 контрольных площадок оценена как положительная и статистически значимая на уровне $\alpha = 0.05$ (рассчитанное значение рангового коэффициента корреляции Спирмена $r_s = 0.507$). Зависимость значений интегральной функции желательности D , отражающих состояние природных экосистем на контрольных площадках, от расстояния L , на которое удалены эти площадки от объекта УХО, может быть выражена регрессионными уравнениями:

$$D = 1 - \exp(bL) \quad (1)$$

или

$$D = 1 - \exp(a + bL). \quad (2)$$

С использованием уравнения (1) нами был определен регрессионный коэффициент b , равный -2.0 . Это значение может рассматриваться как единый инте-

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

гральный показатель текущей нагрузки со стороны объекта УХО на территорию ЗЗМ и в дальнейшем использоваться в экологическом мониторинге и контроле путем выяснения изменений данного показателя в последующие годы (циклы наблюдений) и на основе этого управления антропогенной нагрузкой (Степанов, 1988). Так, уменьшение значения b (по модулю) может свидетельствовать об усилении воздействия со стороны объекта УХО и ухудшении состояния природных экосистем на прилегающей территории. Однако эта регрессионная модель (рис. 2, а) предполагает существенное снижение значений D в непосредственной близости от промышленной зоны объекта УХО (при L менее 0.2), т. е. фактически замену природных экосистем антропогенными, что, во-первых, не соответствует текущей ситуации, а во-вторых, не оправдано с позиции сохранения окружающей природной среды и поддержания экологического баланса на территории в целом.

Таблица 2

Абсолютные значения индикаторных биологических переменных (B_i), значения их частных (F_{ij}) и интегральных (D) функций желательности для 7 контрольных площадок, оборудованных в водных экосистемах на мелководьях пойменных озёр (группа IV) и р. Буй (группа V)

Переменные и их функции	Группа IV				Группа V		
	1о	2о	3о	4о	1р	2р	3р
B_1	6	17	11	16	5	12	13
F_1	0.35	1.00	0.65	0.94	0.39	0.92	1.00
B_2	0.50	0.29	0.27	0.19	0.60	0.46	0.39
F_2	0.50	0.71	0.73	0.81	0.40	0.54	0.61
B_3	36	35	45	52	37	28	49
F_3	0.69	0.67	0.87	1.00	0.76	0.57	1.00
B_4	795	329	916	674	413	695	535
F_4	0.87	0.36	1.00	0.77	0.59	1.00	0.77
B_5	4.29	8.92	10.17	4.47	1.69	0.88	3.69
F_5	0.42	0.88	1.00	0.44	0.46	0.24	1.00
B_6	7.00	7.33	8.00	8.67	8.00	7.33	8.33
F_6	0.81	0.85	0.92	1.00	0.96	0.88	1.00
B_7	2.32	2.25	2.18	2.51	1.88	1.94	2.71
F_7	0.92	0.90	0.87	1.00	0.69	0.72	1.00
D	0.61	0.73	0.85	0.82	0.58	0.63	0.90

Таблица 3

Удаленность L контрольных площадок от объекта УХО (в долях от ширины ЗЗМ)

Типы природных экосистем	Импактная зона ($L < 0.5$)		Буферная зона ($0.5 \leq L < 1.0$)		Фоновые площадки ($L \geq 1.0$)	
	№ площадки	L	№ площадки	L	№ площадки	L
Сосняки	1с	0.11	3с	0.86	5с	1.24
	2с	0.36	4с	0.62		
Ельники березовые	1ед	0.17	2ед	0.72	3ед	1.17
	1ет	0.18	2ет	0.79	3ет	1.00
Пойменные дубравы	1д	0.40	3д	0.87	4д	1.22
	2д	0.48				
Пойменные озера	1о	0.45	2о	0.67	4о	1.06
			3о	0.70		
Река Буй	1р	0.49	2р	0.98	3р	1.16

По-видимому, в большей степени соответствует полученным эмпирическим результатам регрессионная модель на основе уравнения (2), имеющая коэффициенты $a = -1.0$ и $b = -0.6$ (рис. 2, б). Проверка предложенных нами регрессионных моделей на адекватность по статистическому критерию Фишера показала, что оба

уравнения регрессии достоверно отражают зависимость между эмпирическими значениями L и D на уровне значимости $\alpha = 0.05$: $F_1 = 5.72$ для уравнения (1) и $F_2 = 0.55$ для уравнения (2). В то же время дисперсия неадекватности первого регрессионного уравнения ($S_{R1}^2 = 0.711$) значительно превышает таковую для второго уравнения ($S_{R2}^2 = 0.035$), что позволяет сделать окончательный выбор в пользу уравнения $D = 1 - \exp(-1.0 - 0.6L)$, наиболее точно описывающего зависимость интегрального

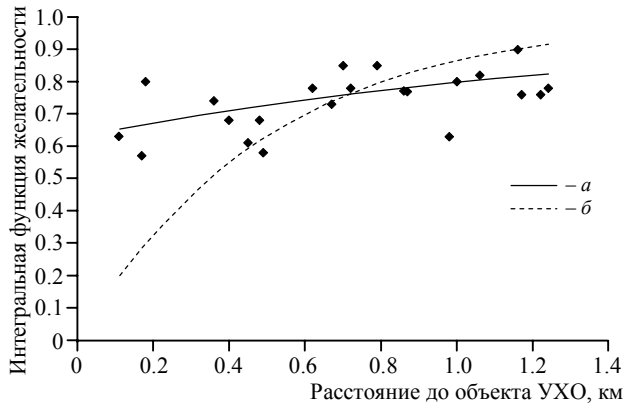


Рис. 2. Изменение значений интегральной функции желательности D с удалением L от объекта УХО согласно регрессионным уравнениям (1) (а) и (2) (б)

оценочного показателя состояния ключевых участков природных экосистем от расстояния, на которое эти участки удалены от «центрального» источника воздействий – объекта УХО. Расчеты интегральной функции желательности показывают, что состояние 6 из 22 исследованных ключевых участков природных экосистем соответствует или приближено к «природной норме» ($D \geq 0.8$). Причем три из них – это ельники березовые переувлажненные на торфянисто-подзолистых оглеенных почвах, которые из всех изученных нами типов лесных экосистем, по-видимому, являются наиболее резистентными к антропогенному воздействию в силу высокой аккумуляционной (задерживающей) способности торфяной почвы по отношению к химическим токсикантам и малой доступности подобных заболоченных участков для рекреации и других видов деятельности. Кроме того, находятся в состоянии «относительного экологического благополучия» два пойменных озера, наиболее удаленных от объекта УХО, и участок р. Буй за пределами ЗЗМ выше по течению.

Состояние 14 ключевых участков природных экосистем оценивается нами как слабонеравновесное и соответствует фазе начальной антропогенной трансформации (D от 0.60 до 0.80). Мы полагаем, что некоторое уменьшение значений их индикаторных биологических переменных по сравнению с фоновыми показателями в большей степени связано с влиянием рекреации (что определяется близостью исследованной территории к городу), а для пойменных участков природных экосистем, граничащих с сенокосными угодьями и выпасами (в первую очередь, дубрав), также не исключено влияние сельскохозяйственной деятельности. Текущее влияние объекта УХО на данные площадки в штатном режиме его эксплуатации, по нашему мнению, минимально.

В сильнонеравновесном состоянии или близком к таковому ($D \leq 0.60$) в период нашего исследования находились два ключевых участка ЗЗМ – 1ед и 1р. Участок 1ед (ельник березовый папоротниковый) расположен в непосредственной

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

близости от территории воинской части, охраняющей и обслуживающей арсенал люизита, и в 200 м от железной дороги. Как видно из табл. 1, основной вклад в уменьшение значений интегральной функции желательности на этом участке вносит существенное снижение биологических показателей, определяющих состояние эпифитной лишенофлоры (A_6, A_7), а также активности почвенной каталазы (A_{12}). Высокая чувствительность эпифитных лишайников ко многим газообразным химическим веществам, входящим в состав промышленных и транспортных выбросов, общеизвестна (Трасс, 1985; Будаева, 1989). Активность почвенной каталазы тоже может подавляться химическими токсикантами, попавшими в почву из атмосферы, но при этом существенно зависит и от природных гидроэдафических условий (Щербакова, 1983). Участок 1р (лотическое мелководье) расположен в створе р. Буй в 2 км к юго-юго-востоку от объекта УХО – по основному направлению поверхностного стока талых и дождевых вод и фильтрации грунтовых вод на прилегающем участке правобережной речной долины с учетом градиента понижения рельефа. На этом участке реки зарегистрировано минимальное число видов водных макрофитов с наибольшим показателем синантропизации высшей водной флоры (B_1, B_2), также здесь относительно невысоки среднесезонные показатели обилия макрозообентоса (B_4, B_5) (см. табл. 2).

Таблица 4

Ранговые коэффициенты корреляции r_S значений частных функций желательности F_{ij} биологических переменных исследованных контрольных площадок наземных и водных экосистем со значениями интегральной функции желательности D и с удаленностью L этих площадок от объекта УХО

Коэффициенты	Биологические переменные наземных экосистем (A_i)											
	A_1	A_2	A_3	A_4	A_5	A_6	A_7	A_8	A_9	A_{10}	A_{11}	A_{12}
$r_S(F_{ij}/D)$	0.407	0.056	0.382	0.525	0.178	0.592	0.414	0.598	0.339	0.067	-0.171	0.016
Среднее	0.283											
$r_S(F_{ij}/L)$	0.025	0.503	0.285	-0.101	0.284	0.536	0.801	0.001	-0.249	-0.397	0.382	0.321
Среднее	0.199											
	Биологические переменные водных экосистем (B_i)											
	B_1	B_2	B_3	B_4	B_5	B_6	B_7					
$r_S(F_{ij}/D)$	0.700	0.750	0.634	0.205	0.741	0.509	0.616					
Среднее	0.593											
$r_S(F_{ij}/L)$	0.723	0.571	0.420	0.205	0.277	0.745	0.490					
Среднее	0.490											

Чтобы выяснить возможности и ограничения использования выбранных биологических переменных для оценки состояния природных экосистем, нами были рассчитаны ранговые коэффициенты корреляции их частных функций желательности F_{ij} с интегральными значениями D и с относительной удаленностью L контрольных площадок от объекта УХО (см. табл. 4). В результате проведенного корреляционного анализа все использованные биологические переменные были разделены на четыре группы.

1. *Переменные с высокими (выше среднего) значениями $r_S(F_{ij}/D)$ и низкими (не выше среднего) значениями $r_S(F_{ij}/L)$.* К этой группе отнесены индикаторные биологические показатели, которые характеризуют, в первую очередь, видовую и эколо-

гическую структуру сообществ: общее число видов и доля синатропных видов наземных сосудистых растений (A_1 , A_4), число видов и биомасса дождевых червей (A_8 , A_9), общее число видов, таксономическое разнообразие и биомасса макрозообентоса (B_3 , B_7 , B_5). По-видимому, эти биологические переменные способны адекватно отражать состояние и степень трансформации природной экосистемы, но при этом реагируют не столько на источник воздействия, с которым они связаны расстоянием L (в основном через атмосферный перенос), сколько на дискретную антропогенную нагрузку, всегда имеющуюся на территории, прилегающей к городу (рекреацию, свалки, транспортные пути, пригородное сельское хозяйство). Как следствие, эти переменные наиболее полезны при диагностическом биомониторинге территории, на которую одновременно воздействуют несколько антропогенных источников с перекрывающимися зонами влияния и различной по характеру и уровню нагрузкой, распределяющейся в пространстве не по градиенту, а дискретно. При этом состояние природных экосистем, как правило, может быть оценено без выяснения конкретной причины, вызвавшей изменение этого состояния (неспецифическая биоиндикация).

2. *Переменные с низкими (не выше среднего) значениями $r_S(F_{ij}/D)$ и высокими (выше среднего) значениями $r_S(F_{ij}/L)$.* К данной группе отнесены такие биологические показатели, как коэффициент состояния древостоя (A_2), общее число видов лишайников, в том числе эпигейных (A_5), активность почвенных ферментов (A_{11} , A_{12}), а также биотический индекс Вудивисса (B_6). Эти переменные чувствительны к специфике естественных (внутренних) условий природных экосистем и в большей степени могут зависеть от особенностей эдафических и гидрологических характеристик конкретных участков территории, нежели от дискретной антропогенной нагрузки на эти участки. В то же время их использование для оценки состояния природных экосистем вполне оправдано тогда, когда имеется один «центральный» источник антропогенного воздействия, окруженный однообразным ландшафтом с инвариантными природными условиями (слабоизрезанный рельеф, однородный почвенно-растительный покров) и с выраженным градиентом рассеивания загрязняющих веществ. Сравнимые контрольные площадки в этом случае должны находиться на одной радиальной трансекте на разном удалении от источника воздействия.

3. *Переменные с низкими значениями $r_S(F_{ij}/D)$ и низкими значениями $r_S(F_{ij}/L)$.* В эту группу включены показатели обилия, рассчитанные на основе значений численности организмов: доля дождевых червей от общей численности организмов почвенной мезофауны и плотность макрозообентоса (A_{10} , B_4). По-видимому, такие биологические переменные лучше не использовать для интегральной оценки состояния природных экосистем, так как изменение их значений во многом зависит от флуктуаций абиотических факторов природной среды и особенностей аутогенных сукцессий, а реакция на антропогенное воздействие этих биологических показателей не всегда однозначна и предсказуема. В то же время для решения частных экологических задач подобные оценочные количественные характеристики биоты могут оказаться вполне пригодными.

4. *Переменные с высокими значениями $r_s (F_{ij}/D)$ и высокими значениями $r_s (F_{ij}/L)$.* К этой группе относятся показатели проективного покрытия травяно-кустарничковой растительности и эпифитных лишайников (A_3, A_6), индекс ОЧА, рассчитанный по соотношению трех жизненных форм эпифитных лишайников (A_7), общее число и доля синантропных видов водных макрофитов (B_1, B_2). Наверное, правильнее отнести в данную группу и индекс Вудивисса. Мы считаем, что из числа выбранных нами ценологических параметров эти биологические переменные наиболее универсальны и могут быть приоритетными в использовании для объективной оценки состояния природных экосистем в условиях антропогенного воздействия. Они достаточно чувствительны к рассматриваемой антропогенной нагрузке и являются теми ответными биологическими реакциями на внешние воздействия, которые однозначны, направлены и сохраняются длительное время.

Работа выполнена в рамках Федеральной целевой программы «Уничтожение запасов химического оружия в Российской Федерации».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адлер Ю. П., Маркова Е. В., Грановский Ю. В. Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий. М. : Наука, 1976. 279 с.
- Ашихмина Т. Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров : Вятка, 2002. 544 с.
- Будаева С. Э. Эпифитные лишайники окрестностей целлюлозно-картонного комбината // Экология. 1989. № 4. С. 78 – 89.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург : УИФ «Наука», 1994. 280 с.
- Вудивисс Ф. С. Биотический индекс р. Трент : макробеспозвоночные и биологическое обследование // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л. : Гидрометеиздат, 1977. С. 132 – 161.
- Гиляров М. С. Учёт крупных беспозвоночных (мезофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии. М. : Наука, 1987. С. 9 – 25.
- Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия : учеб. пособие / НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». М. ; Ижевск, 2005. 381 с.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 187 с.
- Котегов Б. Г. Организация биологического мониторинга в зоне влияния производственного объекта : метод. указания. Ижевск : Изд-во Удмурт. гос. ун-та, 2007. 32 с.
- Кургузкин М. Г. Экологическая безопасность и основы экологического мониторинга объектов хранения и уничтожения химического оружия / Российский Зеленый Крест. Ижевск, 2007. 30 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зообентос и его продукция. Л. : ГосНИИОРХ, 1983. 52 с.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д. Г. Звягинцева. М. : Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.

Б. Г. Котегов, О. А. Капитонова, Н. В. Холмогорова и др.

Степанов А. М. Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистем суши // Экотоксикология и охрана природы. М. : Наука, 1988. С. 28 – 108.

Степанов А. М. Биоиндикация на уровне экосистем // Биоиндикация и биомониторинг. М. : Наука, 1991. С. 59–64.

Трасс Х. Х. Классы полевотолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л. : Гидрометеиздат, 1985. Т. 7. С. 122 – 137.

Федоров В. Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 402 – 415.

Хазиев Ф. Х. Методы почвенной энзимологии. М. : Наука, 2005. 252 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология : методы, критерии, решения : в 2 т. М. : Наука, 2005. Т. 1. 281 с.

Шумский В. Ф., Максимова Т. В., Петров Д. С. Изоболесный метод оценки и нормирования многофакторных воздействий на пресноводные экосистемы по состоянию макрозообентоса / Междунар. академия наук экологии, безопасности человека и природы. СПб., 2004. 304 с.

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

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЁБ В РАЗНЫХ ТИПАХ ГРАНИЧНЫХ СТРУКТУР В КОНТАКТНОЙ ЗОНЕ «ВОДА – СУША»

Е. А. Малышева¹, Ю. А. Мазей¹, М. В. Ермохин²

¹ Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37

E-mail: yurimazei@mail.ru

² Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410026, Саратов, Астраханская, 83

E-mail: ecoton@rambler.ru

Поступила в редакцию 10.11.10 г.

Структурирование сообществ раковинных амёб в разных типах граничных структур в контактной зоне «вода – суша». – Малышева Е. А., Мазей Ю. А., Ермохин М. В. – Исследованы закономерности изменения видового богатства, обилия, видового состава и видовой структуры сообществ раковинных амёб вдоль шести типов границ «вода – суша» в р. Медведица (бассейн р. Дон): новая граница, реогенная и терригенная окраины, реогенный и терригенный гемизкотоны, полный экотон. На всех типах границ локальные сообщества корненожек разделяются на наземные и водные варианты. В водных типах сообществ доминируют представители гидрофильных видов из родов *Arcella*, *Diffugia*, *Cyphoderia*, *Pseudodiffugia*. Для наземных сообществ характерны представители педо- и эврибионтных групп из родов *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*, *Trinema*. В пограничных зонах снижается обилие и видовое богатство раковинных амёб.

Ключевые слова: граница «вода – суша», экотон, раковинные амёбы, структура сообщества, р. Медведица, типы границ.

Testate amoebae community structurization in different types of boundary structures in the water – land contact zone. – Malysheva E. A., Mazei Yu. A., and Yermokhin M. V. – The patterns of changes in the species richness, abundance, species composition, and species structure of testate amoebae communities along six types of water–land boundaries in the Medveditsa River (Middle Volga region) were studied, namely, a new frontier, terrigenous and reogeneous borders, reogeneous and terrigenous hemiecotones, and the full ecotone. The testate amoebae communities are divided into terrestrial and aquatic variants for all types of boundaries. Hydrophilic species of the genera *Arcella*, *Diffugia*, *Cyphoderia*, *Pseudodiffugia* predominate in the aquatic types of the communities, while pedobiont and eurybiont groups from the genera *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*, *Trinema* are characteristic of the terrestrial communities. A decrease in the abundance and species richness of testate amoebae in the boundary zones was detected.

Key words: water–land boundary, ecotone, testate amoebae, community structure, aquatic–terrestrial boundary, Medveditsa river, types of the boundaries.

ВВЕДЕНИЕ

Маргинальные структуры биоценозов, формирующиеся на границах раздела сред, отличаются повышенной продуктивностью, биоразнообразием, однако все еще остаются слабо изученными (Kolasa, Zalewski, 1995; Wang, Yin, 2002; McClain et al., 2003). Пространственное определение границ или переходных зон, в реальной

практике чаще размытых, осуществляется исследователями в большинстве случаев интуитивно, во многом условно и на основании разных признаков. Само существование границ биогеоценозов и их основы – фитоценозов – послужило основанием длительной, периодически возобновляющейся дискуссии в рамках концепций континуальности и дискретности сообществ (Козлова и др., 1997; Миркин и др., 2002; Ермохин, 2007; Tabacchi et al., 1990; Ward, Stanford, 1995). В последнее время становится понятным, что сами границы иерархически организованы и что для разных размерных блоков биогеоценозов граничные эффекты могут пространственно расходиться (Fortin et al., 2000; Fagan et al., 2003; Camarero et al., 2006).

Среди разных типов границ особенно интересны переходные зоны «пресные воды – суша». Они занимают ключевое место в экосистемах речных пойм, регулируя миграцию вещества и потоки энергии между наземными и водными биогеоценозами (Залетаев, 1997; Pinay et al., 1990; Naiman, Decamps, 1997; Ward et al., 2002). Поэтому изучение их естественной структуры – важная задача современной экологии (Ермохин, 2007; Naiman et al., 1993). На основе ландшафтно-морфологических и фитоценологических признаков выделяются несколько типов водно-наземных границ в речных поймах (Ермохин, 2007). Вместе с тем остается неясным, насколько выделяемые макромасштабные типы граничных структур отражаются на организации систем (сообществ), образованных мелкими организмами, существующими в ином пространственно-временном масштабе по сравнению с макроорганизмами. В связи с этим целью настоящей работы явилось изучение особенностей структурирования микробных сообществ (на примере ассоциаций раковинных амёб) в основных типах границ в контактной зоне «вода – суша» р. Медведица (бассейн р. Дон). В конкретные задачи входило выяснение того, как изменялось видовое богатство, обилие и видовая структура сообществ раковинных корненожек при переходе из водной среды в наземную.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в июле 2008 г. на р. Медведица, расположенной в Лысогорском районе Саратовской области (52° с.ш., 44°42' в.д.). Пробы отбирались на 6 типах граничных структур, выделенных и подробно описанных в работе (Ермохин, 2007): новая граница, реогенная окраина, терригенная окраина, терригенный гемизкотон, реогенный гемизкотон, полный экотон.

Новые (физические) границы характеризуются наличием наиболее резкого перехода всех физических характеристик от наземной среды к водной. Геоморфологически – это обрыв, где происходит размыве участков берега.

Реогенные и терригенные окраины характеризуются достаточно резкими границами биоценозов, где затрудняется переход организмов из одного типа биоценоза в другой. Грунт на реогенной окраине песчаный; задернение наземных участков отсутствует в связи с ежегодными паводками; органическое вещество практически не накапливается; потоки вещества и энергии направлены в сторону суши; морфологическое перекрытие при контакте двух биоценозов отсутствует. Терригенная окраина представлена обрывающимся берегом с резко возрастающей глубиной; в наземных биотопах формируется почвенный покров с довольно рыхлой почвой; наземная растительность развита довольно хорошо, но на водные участки не проникает.

На *реогенных и терригенных гемизкотонах* происходит морфологическое перекрывание биоценозов. Терригенный гемизкотон характеризуется проникновением наземной флоры на водные участки; на наземных участках образуются дерновины растений, которые препятствуют проникновению водной растительности на сушу; биоценные потоки направлены в сторону воды. Для реогенного гемизкотона свойствен пологий берег с грунтом из мелкого песка с небольшим количеством наилка; для этого типа границ характерно проникновение гидрофитов (стрелолист, рдест) на наземные участки при затрудненном проникновении наземных растений в воду, что связано с особенностями грунта гидроценоза; поток вещества и энергии направлен от воды к суше.

Полный экотон представляет собой широкую зону перекрывания с равным пространственным проникновением смежных биоценозов в пределах переходной зоны. Гидрофиты (кубышка, стрелолист) проникают в наземные участки биоценозов, в то время как наземные растения (осока, белокопытник) проникают в водные участки.

Исследования проводили на трансектах по направлению от водных точек к наземным (рис. 1). Каждая трансекта состояла из нескольких линий: на новой границе – 7 линий, на окраинах и терригенном гемизкоте – по 10 линий, в полном экотоне и реогенном гемизкоте – по 11 линий. В пределах каждой линии пробы отбирались в трёх повторностях. Общий объём материала, таким образом, составил 177 образцов. Пробы отбирались градуированным цилиндром площадью сечения 1 см^2 на глубину 1 см и фиксировалась 4%-ным раствором формальдегида.

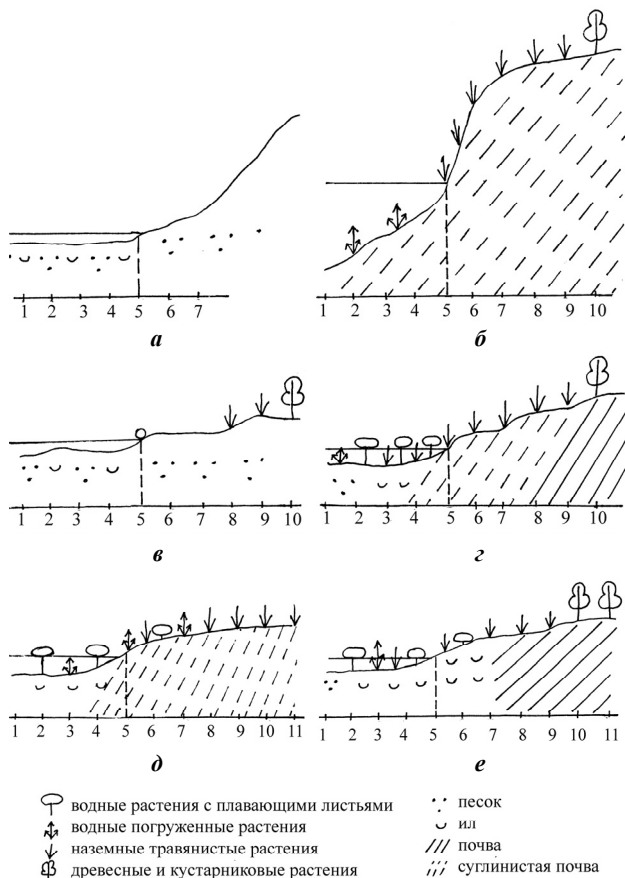


Рис. 1. Схемы исследованных трансект: а – новая граница, б – терригенная окраина, в – реогенная окраина, г – терригенный гемизкотон, д – реогенный гемизкотон, е – полный экотон

Пробы раковинных амёб исследовались по общепринятой методике (Мазей, Ембулаева, 2008, 2009). Определяли видовой состав раковинных амёб, подсчитывали количество живых тестаций и пустых раковин. В каждой пробе было подсчитано не менее 150 экземпляров. Полученные величины численности раковин пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата. Доминирующими считали таксоны, относительное обилие которых в локальных сообществах превышало 10% от общей численности раковин.

Классификацию сообществ осуществляли при помощи последовательного кластерного анализа методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Раупа–Крика для данных по присутствию–отсутствию видов и индексов сходства Брэя–Кертиса для данных по относительным обилиям видов. Достоверность различий между параметрами сообществ оценивали при помощи теста Крускалла–Уоллиса (Hammer et al., 2001). Достоверными считали различия при $p < 0.1$. Расчеты проводили при помощи пакета статистических программ PAST 1.89 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Новая граница (см. рис. 1, а). Видовое богатство (рис. 2, а) раковинных корненожек минимально (3 – 7 видов) в переходной зоне на границе водного и наземного биотопов (линии 3 – 5) и приграничных зонах и достоверно ($p = 0.08$) выше в остальных, как водных, так и наземных биотопах (10 – 13 видов). В сообществах ризопод из наземных биотопов (линии 6 – 7) обилие раковин (рис. 2, б) достоверно ($p = 0.07$) выше (4.0 – 10.5 тыс. экз./г), чем в местообитаниях переходной зоны (0.3 – 0.6 тыс. экз./г).

По видовому составу (рис. 2, в) локальные сообщества разделяются на две группы: водной и наземной (включая контактную зону) частей трансекты. Локальные сообщества водных участков образованы разнообразными представителями родов *Diffugia*, *Cyphoderia*, включающих аквальные виды, которые исчезают при переходе в наземные условия. В наземных биотопах появляются эври- и педобионтные виды из родов *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*. Разделение типов сообществ по критерию видовой структуры (рис. 2, г) сохраняется. На водных участках в сообществах преобладают как виды гидрофилы – типичные обитатели донных осадков пресных водоёмов и водотоков *Cyphoderia ampulla*, *C. a. papillata*, *Centropyxis aculeata*, *Diffugia shurmanni*, *D. elegans*, так и педобионтные виды *Plagiopyxis callida* и *P. penardi*. В аллювиальных почвах доминируют педо- и эврибионтные виды *Plagiopyxis penardi*, *Centropyxis orbicularis*, *C. aerophila sphagnicola*, *C. cassis*, *Euglypha tuberculata*, *E. acanthophora*, *E. rotunda*.

Терригенная окраина (см. рис. 1, б). Видовое богатство (рис. 3, а) минимально в контактной зоне (1 – 2 вида) и максимально на водных участках (8 – 12 видов). Однако все различия статистически недостоверны. Показатели численности имеют низкие значения (2.2 – 6.0 тыс. экз./г на водных участках и 0.2 – 1.5 тыс. экз./г на наземных (рис. 3, б) и статистически неразличимы за исключением локального сообщества, формирующегося в пойменном лугу (10-я линия), где оби-

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

лие раковинок достигает 16 тыс. экз./г сухого субстрата на фоне богатых почв и относительно стабильных условий существования организмов.

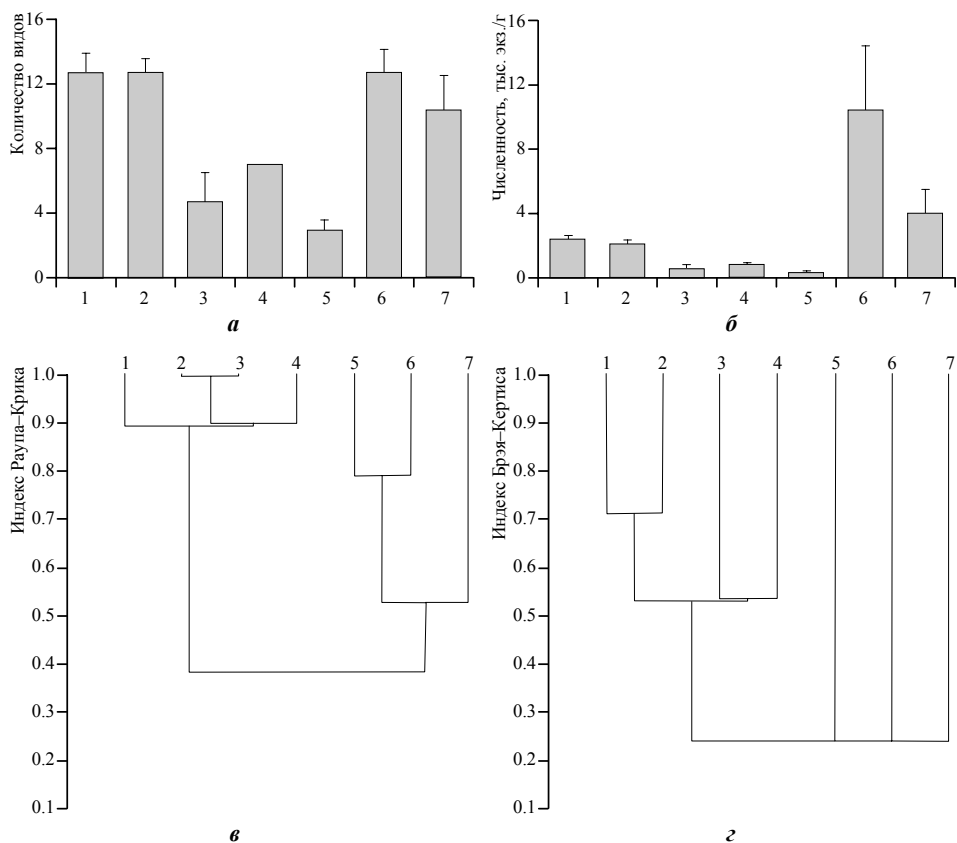


Рис. 2. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов новой границы по видовому составу (в) и видовой структуре (з); 1 – 7 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, а)

По видовому составу (рис. 3, в) все типы сообществ объединяются в 2 группы – гетерогенная из водных биотопов и гомогенная из наземных (включая контактную зону). При переходе в наземные условия (биотоп 5) исчезает большинство гидрофильных видов: *Centropyxis aculeata*, *Cyphoderia ampulla*, *Diffugia shurmanni*, *D. elegans*, *Arcella rotundata*, *A. gibbosa*, *Zivkovicia spectabilis*. Количество доминантов в различных биотопах невелико (5 – 6). По видовой структуре (рис. 3, з) исследованные локальные сообщества четко разделяются на 2 группы. Первая образована группой доминантов, представленной типичными гидрофилами *Cyphoderia ampulla*, *Diffugia shurmanni*, *D. elegans*, *Centropyxis aculeata*, *Arcella*

rotundata. В наземных условиях (включая зону контакта) преобладают педобионтные организмы *Centropyxis orbicularis*, *C. aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *Plagiopyxis penardi*, *P. callida*. При этом некоторые геофильные виды (*P. penardi*, *C. aerophila*) встречаются на протяжении всей трансекты, что соответствует особенностям распределения растительности на терригенных окраинах.

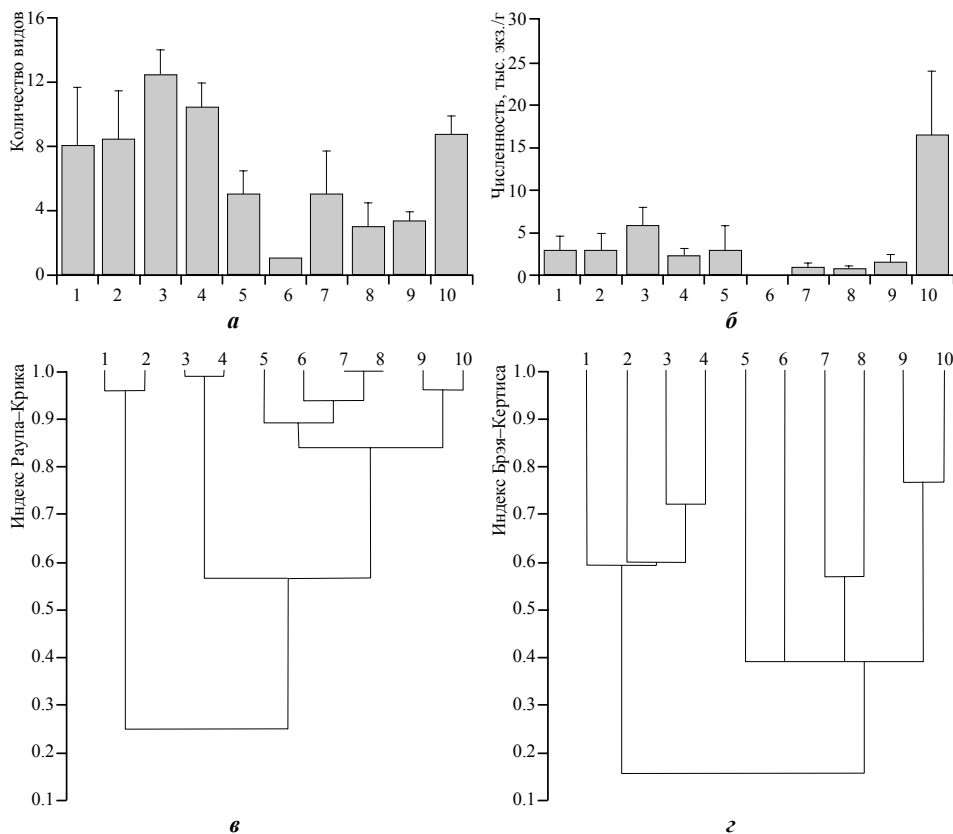


Рис. 3. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов терригенной окраины по видовому составу (в) и видовой структуре (г); 1 – 10 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, б)

Реогенная окраина (см. рис. 1, в). Видовое богатство раковинных корненожек (рис. 4, а) достоверно ($p = 0.08$) ниже в водных пробах, включая зону контакта (6 – 12 видов в пробе), чем в наземных сообществах (13 – 21). Обилие раковин (рис. 4, б) изменяется сходным образом. На водных участках численность амёб достоверно ($p = 0.07$) ниже (1.5 – 3.5 тыс. экз./г), чем в наземных (6.3 – 15.1 тыс. экз./г).

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

По видовому составу (рис. 4, а) происходит разделение сообществ тестаей на 2 группы. Первая группа объединяет водные ценозы (включая контактную зону), сформированные представителями гидрофильной группы *Centropyxis aculeata*, *Cyphoderia ampulla*, *C. a. crassa*, которые на суше отсутствуют. Для второй группы сообществ характерны геофильные корненожки *Centropyxis orbicularis*, *C. ecornis*, *C. cassis*, *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*. По видовой структуре (рис. 4, з) локальные сообщества разделяются на 3 группы. В первой доминируют типичные гидрофилы *Cyphoderia ampulla*, *C. a. crassa*, а также педобионты *Centropyxis ecornis*, *C. orbicularis*. Во второй – массово развиваются педобионты *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*. В третьей – преобладает геофил *Centropyxis cassis*.

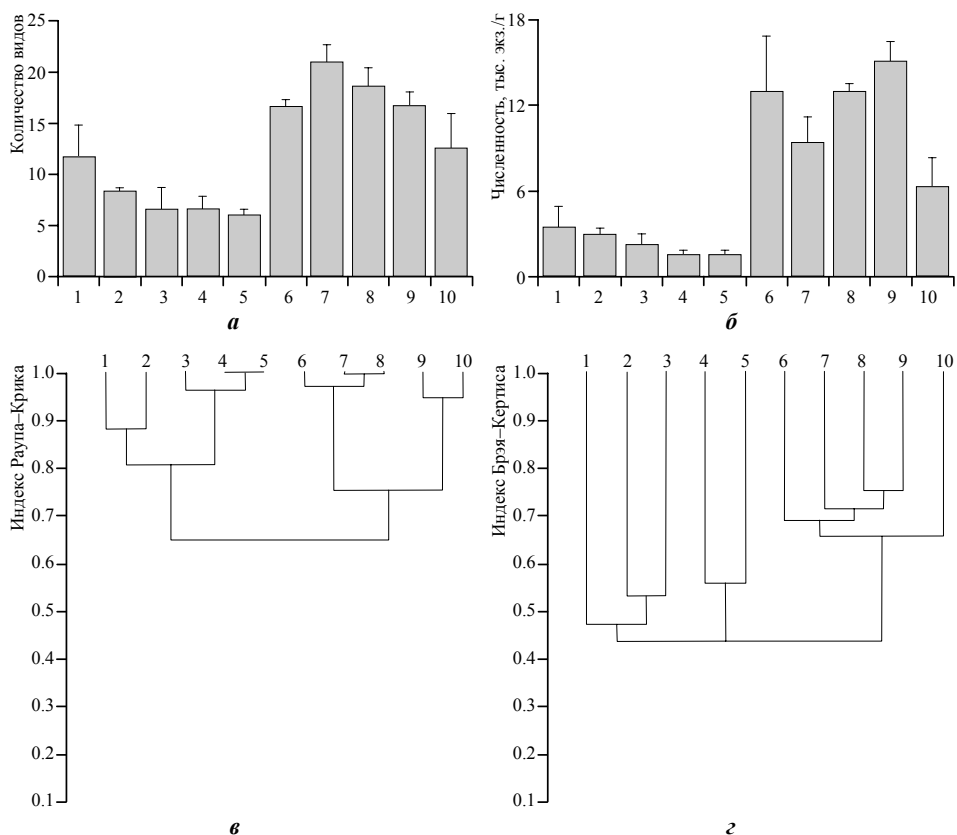


Рис. 4. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов реогенной окраины по видовому составу (в) и видовой структуре (г); 1 – 10 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, в)

Терригенный гемизэктон (см. рис. 1, з). По видовому богатству (рис. 5, а) локальные сообщества находятся на одном уровне со слабой выраженной (недостовой) тенденцией к снижению от водной среды к наземной. Обилие раковинок (рис. 5, б) достоверно ($p = 0.08$) выше в сообществах водных участков (12.8 – 34.1 тыс. экз./г), чем в наземных (1.2 – 6.8 тыс. экз./г).

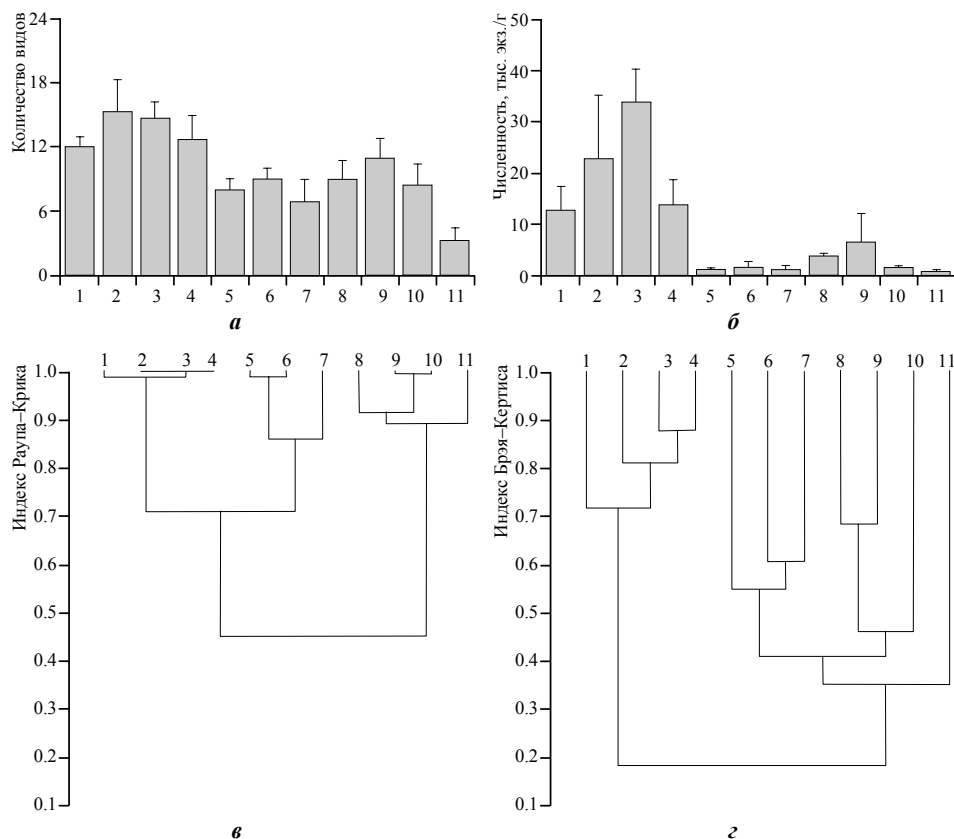


Рис. 5. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов реогенной окраины по видовому составу (в) и видовой структуре (г); 1 – 10 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, в)

По видовому составу (рис. 5, в) выделяются 3 группы локальных сообществ. Для водных участков (линии 1 – 4) характерны представители гидрофильных таксонов *Diffugia elegans*, *D. shurmanni*, *D. petricola*, *Cyphoderia ampulla*, для наземных (линии 8 – 11) – эврибионтные и педобионтные виды *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *C. orbicularis*. В переходной зоне (линии 5 – 7) список

видов включает некоторые пресноводные и наземных формы. По видовой структуре (рис. 5, *з*) сообщества распределяются на водные с доминированием гидрофилов *Cyphoderia ampulla*, *Diffugia elegans*, *D. shurmanni* и наземные (включая контактную зону) с преобладанием педо- и эврибионтных видов *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *C. orbicularis*, *Euglypha rotunda*, *E. tuberculata*, *Pseudodiffugia gracillis*, *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*.

Реогенный гемизекотон (см. рис. 1, *д*). Видовое богатство (рис. 6, *а*) несущественно различается в локальных сообществах трансекты, однако слабо выражена тенденция его возрастания в переходной зоне. Изменения численности корненожек (рис. 6, *б*) имеет сходную тенденцию. Минимальное значение (0.1 тыс. экз./г) отмечено на наземном участке (биотоп 8), максимальное (0.7 – 1.3 тыс. экз./г) – в зоне уреза воды и приурезковых зонах (линии 3 – 7).

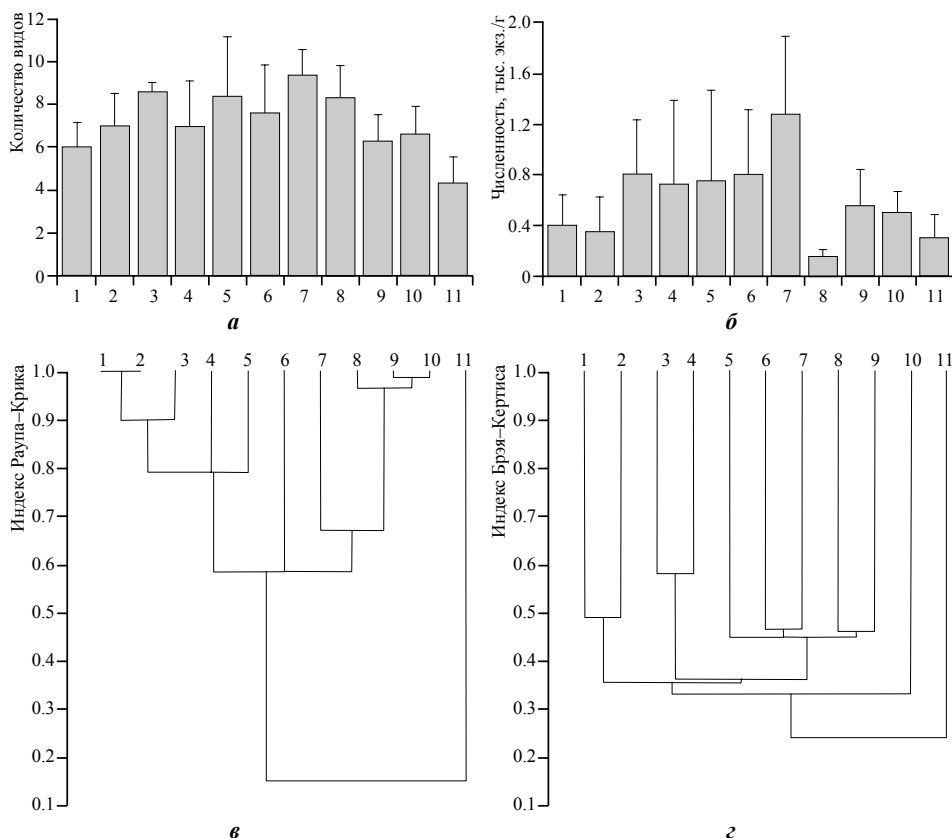


Рис. 6. Изменение видового богатства (*а*), обилия (*б*) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов реогенного гемизекотона по видовому составу (*в*) и видовой структуре (*г*); 1 – 11 – линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, *д*)

Видовой состав раковинных амёб на трансекте весьма однороден (рис. 6, в). Условная граница проходит на уровне линии 6, следующей за контактной зоной. Наиболее сильно отличается локальное сообщество биотопа 11, где обнаружено 3 специфические формы акального происхождения (*Centropyxis aculeata oblonga*, *Diffflugia lineare*, *Netzelia oviformis*), что указывает на существенную переувлажненность всего гемизкотона. В целом видовой состав во всех локальных сообществах трансекты образован видами как водного, так и наземного происхождения. Состав доминирующей группировки (рис. 6, г) также не изменяется направленно и имеет смешанный состав, включая *Plagiopyxis penardi*, *P. callida*, *Centropyxis cassis*, *C. elongata*, *C. aculeata*, *C. aerophila*, *C. orbicularis*, *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia elegans*, *D. penardi*, *D. shurmanni*, *Pseudodiffflugia gracilis*. При этом, как наземные формы могут доминировать в водной среде, так и водные организмы в отдельных случаях массово развиваются в наземных биотопах.

Полный экотон (см. рис. 1, е). Видовое богатство (рис. 7, а) вдоль трансекты различается недостоверно. Максимальная величина (28 видов) отмечена на наземном участке (линия 11) и снижается (до 11 видов) по мере приближении к приуездовой зоне. Изменения обилия характеризуются аналогичными тенденциями (рис. 7, б) с абсолютным максимумом на линии 11 (более 60 тыс. экз./г). Достоверно ($p = 0.08$) более высокая численность раковин (до 18.9 тыс. экз./г) формируется в водных местообитаниях по сравнению с наземными (0.6 – 0.8 тыс. экз./г).

В пределах полного экотона обнаружено максимальное количество видов (64) по сравнению с другими типами граничных структур. По видовому составу сообщества (рис. 7, в) объединяются в 2 большие группы – первая объединяет все водные биотопы (включая контактную зону), вторая – наземные. При этом обе группы весьма неоднородны, что свидетельствует о существовании разнотипных ярко выраженных участков, сменяющих друг друга вдоль полного экотона. Важно, что в контактной зоне (линии 4 – 5) формируется переходный тип сообществ, включающий как представителей водных родов *Diffflugia*, *Cyphoderia*, так и наземных *Centropyxis*, *Trinema*.

Количество доминантов в различных локальных сообществах невелико (5 – 6 видов). По видовой структуре (рис. 7, г) сообщества разделяются на 2 группы. В наземных биотопах доминируют эврибионты и геофилы *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Cyclopyxis eurytoma*, *Trinema lineare*. В водных участках массовы гидрофильные виды *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia ampulla*, *D. globulosa*, *D. elegans*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для выделения маргинальных структур биоценозов предложено несколько критериев (Козлова и др., 1997; Корганова, 1999; Ермохин, 2007): 1) наличие переходных форм в зоне контакта двух сред; 2) наличие функционального контакта, показывающее возможность возникновения различных экологических связей в переходной зоне; 3) преобладание по биомассе амфибионтных и гетеротопных форм, показывающее пространственное распределение видов, адаптированных только к существованию в переходных зонах, хотя бы в одной стадии онтогенеза; 4) полидоминантность сообщества; 5) возрастание численности и видового разно-

СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

образия, причиной чего является обилие экологических ниш в переходной зоне между контактирующими биоценозами по сравнению с внутренними участками.

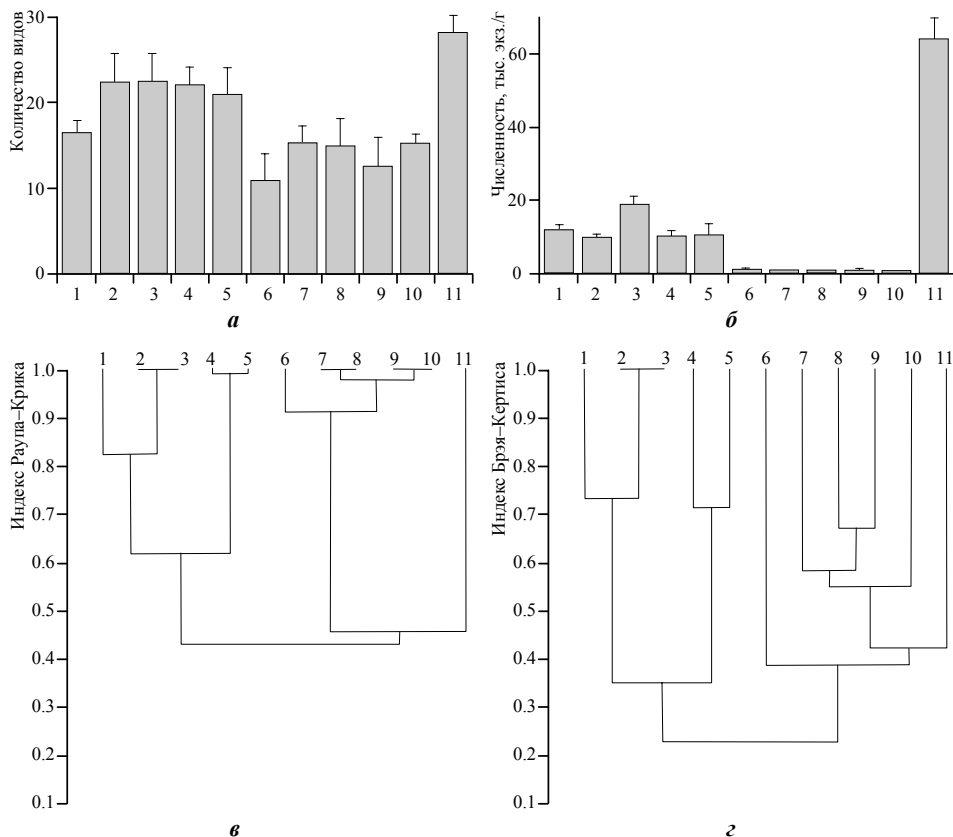


Рис. 7. Изменение видового богатства (а), обилия (б) и результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов полного экотона по видовому составу (в) и видовой структуре (г); 1 – 11 линии трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, е)

Проблемой изучения проявления эффекта экотона в сообществе раковинных амёб занимался чешский протозоолог В. Балик (Balík, 1996 а, б). При изучении границы «луг – ельник» краевой эффект в сообществе простейших был слабо выражен. Напротив, на границах в микромасштабе «мох – почвенная подстилка», «мох – лишайник» автор обнаружил ярко выраженный краевой эффект.

В настоящей работе нами исследованы основные типы границ, выделенных по геоморфологическим и фитоценотическим критериям (Ермохин, 2007) в зоне контакта «река – суша» р. Медведица. Во всех типах исследованных границ про-

исходит распределение локальных сообществ на группы водных и наземных участков (см. рис. 2 – 7). В локальных сообществах раковинных амёб, формирующихся на водных участках, преобладали типичные гидрофильные виды, характерные для пресноводных водоёмов и водотоков (Мазей, Цыганов, 2006 а, б) из родов *Arcella*, *Cyphoderia*, *Diffugia*. В сообществах из наземных участков преобладали педо- и эврибионтные виды, относящиеся к родам *Centropyxis*, *Plagiopyxis*, *Trinema*.

Наиболее четко разделение типов сообществ без морфологического перекрытия происходит на новой границе, где практически отсутствует почвенный покров, происходит сильное изменение режима влажности и размывание береговой линии, так как практически полностью отсутствует растительность, а следовательно, грунт не закрепляется и органическое вещество смывается течением. Сообщество из контактной зоны и по видовому составу, и по структуре ближе к наземным, чем к водным и существенно депрессированно по обилию и видовому богатству.

Довольно четкое разделение типов сообществ происходит на терригенной и реогенной окраинах, где также затруднены контакты между организмами соседних биотопов и, следовательно, ослаблен биогенный обмен веществом между наземными и водными биоценозами. Кроме того, для терригенной окраины характерен профиль берега с относительно резким увеличением глубины. При сезонных колебаниях уровня воды в водоёме происходит значительное изменение условий увлажнения, температуры и содержания питательных веществ, а это, в свою очередь, является лимитирующим фактором для развития переходного типа сообществ в приустьевой зоне водоёма, где происходит смена сред. Интересно, что локальное сообщество раковинных амёб, формирующееся в зоне контакта на терригенной окраине, ближе по видовому составу и структуре к наземным ценозам, а на реогенной окраине, напротив, к водной.

Для терригенного и реогенного гемизкотонов характерной особенностью является то, что в контактной зоне начинает формироваться переходный тип сообщества между наземным и водным. На данных типах границ происходит проникновение организмов в смежные биотопы, развиваются фитоценозы, а следовательно, формируется почвенный покров, который закрепляется корнями растений. Таким образом, грунты стабилизируются и обогащаются органическим веществом, что способствует нормальному формированию условий, пригодных для существования сообществ корненожек.

Наиболее выровненная структура сообщества раковинных амёб наблюдается в полном экотоне. Условия обитания для простейших здесь наиболее благоприятны. Течение на данном участке реки небольшое. Хорошо развивается как наземная, так и водная растительность. Формируется хорошо развитый почвенный покров, происходит обмен веществами и энергией. Условия сменяются плавно. При этом действуют факторы, способствующие взаимному проникновению организмов в смежные биотопы, что и отражается на структурной дифференциации сообществ раковинных корненожек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе исследованы закономерности изменения видового богатства, обилия, видового состава и видовой структуры сообществ раковинных амёб вдоль шести типов границ «вода – суша» в р. Медведица (бассейн р. Дон): новая граница, реогенная и терригенная окраины, реогенный и терригенный гемизкотоны, полный экотон. На всех типах границ локальные сообщества корненожек разделяются на наземные и водные варианты. В водных типах сообществ доминируют представители гидрофильных видов из родов *Arcella*, *Diffugia*, *Cyphoderia*, *Pseudodiffugia*. Для наземных сообществ характерны представители педо- и эврибионтных групп из родов *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*, *Trinema*. В пограничных зонах снижается обилие и видовое богатство раковинных амёб. Наиболее четкое (дискретное) разделение типов сообществ происходит на новой границе и окраинах. В гемизкотонах и полном экотоне наблюдается плавная смена типов сообществ от водных к наземным и формируется зона перекрывания с переходным типом сообщества.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 10-04-00496-а и 10-04-91155-ГФЕН-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ермохин М. В. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзоообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов : тематические лекции и материалы I Междунар. школы-конф. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 101 – 129.

Залетаев В. С. Мировая сеть экотонов, ее функция в биосфере и роль в глобальных изменениях // Экотоны в биосфере. М. : РАСХН, 1997. С. 77 – 89.

Козлова Г. И., Горбовская А. А., Третьяков В. Ю. Экотон поймы озера и его взаимодействие с водной системой // Экосистема озера Ильмень и его поймы. СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 1997. С. 97 – 150.

Корганова Г. А. Организация почвенных сообществ раковинных амёб (Protozoa, Testacea) // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 12. С. 1396 – 1406.

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

Мазей Ю. А., Ембулаева Е. А. Изменение сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента в Среднем Поволжье // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 1(37). С. 13 – 23.

Мазей Ю. А., Цыганов А. Н. Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 1. Фауна и морфоэкологические особенности видов // Зоол. журн. 2006 а. Т. 85. С. 1267 – 1280.

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

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. М. : Логос, 2002. 264 с.

Balik V. Testate amoebae community (Protozoa, Rhizopoda) in a meadow – spruce forest mesoecotone // Biologia, Bratislava. 1996 а. Vol. 51. P. 117 – 124.

Balik V. Testate amoebae communities (Protozoa, Rhizopoda) in two moss-soil microecotones // Biologia, Bratislava. 1996 b. Vol. 51. P. 125 – 133.

Camarero J., Gutierrez E., Fortin M.-J. Spatial patterns of plant richness across treeline ecotones in the Pyrenees reveal different locations for richness and tree cover boundaries // *Global Ecology and Biogeography*. 2006. Vol. 15, № 2. P. 182 – 191.

Fagan W., Fortin M.-J., Soykan C. Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analyses of ecological boundaries // *BioScience*. 2003. Vol. 53, № 8. P. 730 – 738.

Fortin M.-J., Olson R.J., Ferson S., Iverson L., Hunsaker C., Edwards G., Levine D., Butera K., Klemas V. Issues related to the detection of boundaries // *Landscape Ecology*. 2000. Vol. 15. P. 453 – 466.

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

Kolasa J., Zalewski M. Notes on ecotone attributes and functions // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 303. P. 1 – 7.

McClain M., Boyer E., Dent L., Gergel S., Grimm N., Groffman P., Hart S., Harvey J., Johnston C., Mayorga E., McDowell W., Pinay G. Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems // *Ecosystems*. 2003. Vol. 6. P. 301 – 312.

Naiman R., Decamps H. The ecology of interfaces : riparian zones // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1997. Vol. 28. P. 621 – 658.

Naiman R., Decamps H., Pollock M. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity // *Ecol. Appl.* 1993. Vol. 3. P. 203 – 212.

Pinay G., Decamps H., Chauvet E., Fustec E. Functions of ecotones in fluvial systems // *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones* / eds. R. Naiman, H. Decamps. Paris : Parthenon Publ. Group, 1990. P. 141 – 169.

Tabacchi E., Planty-Tabacchi A.-M., Deamps O. Continuity and discontinuity of the riparian vegetation along a fluvial corridor // *Landscape Ecology*. 1990. Vol. 5. P. 9 – 20.

Wang W., Yin Ch. The boundary filtration effect of reed-dominated ecotones under water level fluctuations // *Wetlands Ecology and Management*. 2002. Vol. 16, № 1. P. 65 – 76.

Ward W., Stanford J. The serial discontinuity concept : extending the model to floodplain rivers // *Regulated Rivers : Research and Management*. 1995. Vol. 10, № 2 – 4. P. 159 – 168.

Ward J., Tockner K., Arscott D., Claret C. Riverine landscape diversity // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47, № 4. P. 517 – 539.

УДК 599.362(470.44)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МЕСТООБИТАНИЙ ВЫХУХОЛИ РУССКОЙ В МАЛЫХ РЕКАХ ДОНСКОГО БАССЕЙНА В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЭТОГО ВИДА

О. С. Опарина¹, Е. И. Филинова², Е. Э. Сониная²,
Ю. А. Малинина², М. Л. Опарин¹

¹ Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: oparinml@mail.ru

² Саратовское отделение ФГБНУ ГосНИОРХ
Россия, 410002, Саратов, Чернышевского, 152

Поступила в редакцию 10.10.11 г.

Современное состояние местообитаний выхухолы русской в малых реках Донского бассейна в Саратовской области и численность этого вида. – Опарина О. С., Филинова Е. И., Сониная Е. Э., Малинина Ю. А., Опарин М. Л. – В 2009 – 2011 гг. проведены работы по поиску русской выхухолы в реках Донского бассейна в пределах Саратовской области. Изучена пригодность названных водоёмов для обитания этого вида. Выявлены негативные для выхухолы факторы и определена интенсивность их действия в ее местообитаниях разного типа. Установлено, что малые реки, притоки рек Хопёр и Медведица, пригодны для существования этого вида, однако обнаружить зверьков и следы их жизнедеятельности с применением различных методов не удалось. Тем не менее, мы не можем констатировать отсутствие этого вида на малых реках в Саратовской области в настоящее время, но если вид и сохранился здесь, то численность его крайне низкая. Резкое сокращение численности, а порой и исчезновение выхухолы, скорее всего, связаны с внутривидовыми процессами, с факторами, имеющими глобальный характер, с вселением новых видов, прежде не свойственных экосистемам пойм рек исследованной территории.

Ключевые слова: *Desmana moschata*, малые реки, гидробионты, учеты численности, факторы среды.

Modern status of *Desmana moschata* habitats in small rivers of the Don basin in the Saratov region and the abundance of this species. – Oparina O. S., Filinova E. I., Sonina E. E., Malinina Yu. A., and Oparin M. L. – *Desmana moschata* was searched for in the Don Basin Rivers within the Saratov region in 2009 – 2011. The habitation suitability of these reservoirs for the species was studied. Negative (for *D. moschata*) factors were revealed, and their intensity in different-type habitats was estimated. Small rivers, such as the obituaries of the Khopyr and Medveditsa rivers, were found to be suitable for the species, however, no animals and even traces of their activity were found with the usage of various techniques. Nevertheless, we cannot state the absence of the species in the small rivers of the Saratov region now; provided that the species has preserved there, its abundance must be extremely low. The sharp reduction in abundance, down to full disappearance of *D. moschata*, is most probably due to intraspecific processes, to some factors of global nature, and to introduction of new species previously not peculiar to the ecosystems of the flood lands of the rivers in the territory under survey.

Ключевые слова: *Desmana moschata*, small rivers, hydrobionts, abundance counts, environmental factors.

ВВЕДЕНИЕ

Начиная с 70-х гг. XX в. наблюдается снижение численности выхухоли на протяжении всего ареала (Хахин, Иванов, 1990; Зобов, 2003). Целью нашей работы было обследование пойменных местообитаний рек Донского бассейна на территории Саратовской области, выявление пригодных для обитания выхухоли участков и учет численности этих животных. Литературных данных о распространении и численности выхухоли в Саратовской области в настоящее время практически нет. Прежде основные коренные места обитания выхухоли были приурочены к поймам р. Хопёр и его притоков (Хахин, Иванов, 1990). В 1960-х гг. в пойму р. Медведица были выпущены 457 выхухолей, но высокой плотности зверьки в местах выпуска не достигли (Павлов, 1973). В 1970 г. в области насчитывалось 2,5 тыс. выхухолей. В связи с отсутствием в настоящее время достоверных данных о распространении и численности выхухоли на территории Саратовской области, нами в 2009 – 2011 гг. были проведены исследования, направленные на поиски этого вида и определение степени пригодности водоёмов различных типов для его обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В Саратовской области в 2009 – 2011 гг. проведена работа по изучению современного состояния численности русской выхухоли. Исследования проводили в поймах рек Хопёр и Медведица, а также на малых реках Аркадак и Баланда – их притоках, где по опросным данным в недавнее время встречали этих млекопитающих. Для выяснения условий существования выхухоли анализировали состояние кормовой базы: макрозообентоса и высшей водной растительности в течение всех сезонов 2011 г., с весны до ледостава.

Учёты выхухоли проводили в 2009 – 2011 гг. по общепринятым методикам (Кудряшов, 1976; Марченко, 2011), а также с использованием снаряжения для подводной охоты.

В ходе трех туров обследования, выполненных с 21 сентября по 24 октября 2009 г. на участке поймы р. Хопёр от с. Красный Яр до г. Аркадак, было обследовано 30 км береговой линии р. Хопер, 20 км береговой линии озёр старичного типа и 10 км прочих пойменных озёр. Р. Медведица была обследована в 2011 г. в мае на участке от с. Березовка до д. Чемизовка и в августе от пос. Урицкое до с. Большие Копены. Обследование береговой линии проводилось пешком, а там где это было невозможно, с использованием лодки, продвигавшейся на веслах вдоль берега на расстоянии 1 – 3 м от него. В ходе пяти туров учётных работ, выполненных с 20 сентября по 25 ноября 2010 г., на р. Аркадак было обследовано 120 км береговой линии (20 км было обследовано пешком с берега, а 100 км – с лодки). Обследован участок от ее истоков в Екатериновском районе до устья при впадении в р. Хопер в черте г. Аркадак. На р. Баланда было обследовано 130 км береговой линии от с. Упоровка Екатериновского района до ее впадения в р. Медведица у пос. Симоньковка Калининского района. С берега пешком было обследовано 25 км береговой линии и 105 км с лодки. Обследование береговой линии с берега проводилось в местах, имеющих свободный подход к воде. Там, где подходов не было, обследование проводилось с надувной лодки, продвигавшейся на веслах вдоль берега на

расстоянии 1 – 3 м от него. В 2011 г. было проведено три тура обследования: весной в мае, летом в августе и осенью в октябре на тех же, что и в 2010 г., участках. Ни одной норы выхухолы, ни одного следа пребывания этого вида на всех обследованных плесовых участках обеих рек обнаружено не было. К следам жизнедеятельности выхухолы относятся кучки из остатков раковин брюхоногих моллюсков и твердых хитиновых покровов других гидробионтов, а также борозды, идущие в воде от подводных выходов нор в глубину водоёма. Опросные данные, собранные среди работников охотничьего хозяйства и рыбаков, показали, что последняя встреча выхухолы произошла в 2008 г. в период весеннего половодья на р. Баланда у с. Богатовка, зверька наблюдали в светлое время суток, сидящим на бревне у воды. Такое поведение типично для выхухолы в период половодья, когда норы зверьков затопливаются водой. На р. Аркадак последние встречи выхухолы, по опросным данным, датируются 2004 г., когда плывущую выхухоль наблюдали в сумерках на поверхности воды в окрестностях г. Аркадак. В 2001 г. выхухоль была отловлена в рыболовную сеть с ячеей 45 мм на плесе в 2 км выше с. Гривки Екатеринбургского района.

Учет следов пребывания выхухолы в водоёмах по льду в период его прозрачной стадии провести не удалось, так как в 2009, 2010 и в 2011 гг. на всех обследованных водоёмах лёд был матовым и имел неровную поверхность.

Различные участки обеих малых рек не равнозначны по кормности для выхухолы. Некоторые из них богаты макрозообентосом, а на других отмечено наличие только мягкого зообентоса. Количественные показатели также значительно варьируют.

Гидробиологические исследования проводили в 2011 г. в среднем течении рек Баланда и Аркадак в предполагаемых местах обитания русской выхухолы (рис. 1). В качестве кормовых объектов рассматривали группы гидробионтов, указанные в составе пищи для выхухолы в литературных источниках (Бородин, 1962; Хахин, Иванов, 1990). Приведенные в литературе кормовые объекты относятся к трём экологическим группам гидробионтов: зообентосу, зоофитосу и зоопланктону.

Пробы макрозообентоса отбирали весной (в мае) при повышенном уровне воды, в летнюю межень (в конце июля) и в осенний период (октябре – ноябре) (рис. 2). Пробы отбирали скребком и дночерпателем ДАК-250 и обрабатывали в соответствии с общепринятой методикой (Митропольский, Мордухай-



Рис. 1. Река Аркадак

Болтовской, 1975). Таксономическую принадлежность донных организмов устанавливали на фиксированном материале по соответствующим определителям (Чекановская, 1962; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1995, 1997, 1999, 2001, 2004).

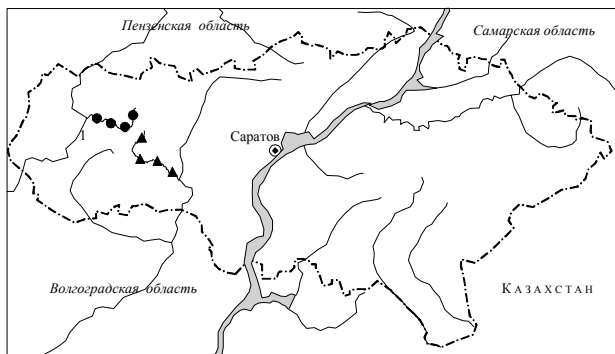


Рис. 2. Схема расположения станций отбора гидробиологических проб: ● – на р. Аркадак, ▲ – на р. Баланда

использовали определители П. Ф. Маевского (2006) и «Флора Нижнего Поволжья» (2006). Для характеристики экологических групп водных растений и оценки степени зарастания водотока применяли классификацию В. Г. Папченкова (2001).

Материалом для определения уровня развития кормовых организмов выхухоль на различных мелководных участках р. Аркадак послужили пробы зообентоса и зоопланктона (незаросшие участки) и пробы зоофитоса макрофитов, отобранные по общепринятым методикам в конце июля в период максимума вегетации ВВР (Рылов, 1926; Методика изучения биогеоценозов..., 1975; Зоопланктон..., 1982; ГОСТ Р 51592-2000).

Расчет количественных показателей развития зарослевых гидробионтов производили на килограмм воздушно-сухой фитомассы макрофитов (Зимбалева, 1981). Для пересчета количественных показателей на единицу площади дна использовали эмпирические зависимости площадей, занимаемых макрофитами и их весом (Сони́на, Филинова, 2011), для пересчета зоопланктонных организмов на единицу площади дна учитывали высоту водного столба.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Русская выхухоль (*Desmana moschata* Linnaeus, 1758) – реликтовый вид полуводных млекопитающих, занесен в Красную книгу РФ и, согласно последним научным данным, находится под угрозой полного исчезновения.

Водоёмы, в которых обитает выхухоль, могут существенно отличаться по величине. Известны, например, находки зверьков в лужах площадью 60 – 100 м². Самый большой водоём, где когда-либо находили выхухоль, назвать практически невозможно, так как, помимо речных стариц, имеющих порой протяженность 10 – 15 км и более, зверьки обитают также и непосредственно в реках, имеющих значительно большую длину (Хажин, Иванов, 1990).

Анализ пригодности для обитания выхухоль мелководной зоны малых рек состоял также из исследования развития высшей водной растительности (ВВР), что было выполнено на примере р. Аркадак в июле 2011 г.

Работы проводили по общепринятой методике (Катанская, 1956, 1981). Для определения флористического состава ВВР

Следует отметить, что наиболее ценными для выхухоли в кормовом отношении являются относительно крупные (более 3 га) водоёмы, заросшие на 40 – 50% водной растительностью, имеющие преобладающие глубины 1 – 2 м (в межень) и незаболоченные берега. Разнообразие и «мозаичность» растительных ассоциаций также положительно сказываются на формировании условий развития кормовой базы выхухоли.

Главными условиями, определяющими пригодность водоёма для обитания выхухоли, можно считать удобства норения и наличие достаточной кормовой базы (Барабаш-Никифоров, Красовский, 1971). Выхухоль всеядна, однако при довольно широком спектре питания отдает предпочтение животной пище. Список ее кормов обширен и содержит 102 наименования, из которых 72 – животные объекты и 30 – объекты растительного происхождения (Бородин, 1962). Все корма четко делятся на основные, поедаемые зверьками в течение всего года наиболее часто (личинки насекомых, пиявки, моллюски), второстепенные (взрослые насекомые, в основном жуки, дождевые и другие малощетинковые черви, рыба, растительные корма) и случайные (ракообразные, клопы, наземные беспозвоночные). Из растительных кормов выхухоль потребляет рогозы, стрелолист, ежеголовник, тростник, манник, кубышку, камыш, осоку и др. (Бородин, 1962).

Кормовая обеспеченность в значительной мере определяет плотность заселения выхухолью берегов водоёмов. По данным Г. В. Хахина и А. А. Иванова (1990), в пойменных озерах, где было обнаружено от 6 до 47 нор грызунов, биомасса кормового зообентоса составляла 34.67 – 48.21 г/м². В водоёмах с числом учтенных нор 1 – 4 биомасса зообентоса не превышала 3 г/м².

Обобщенные Л. П. Бородиным (1962) сведения о питании выхухоли свидетельствуют, что частота встречаемости водных беспозвоночных в желудках зверьков в 4 – 10 раз больше по сравнению с растительной пищей и на 1 – 2 порядка выше по сравнению с позвоночными. Имеются данные о сезонной специфичности состава пищевого комка выхухоли (Шурыгина, 1949, цит. по: Бородин, 1962). В питании хоперской выхухоли высокий процент встречаемости дают весной – олигохеты (95.8%), летом – личинки хирономид (до 82%), зимой – рыбы (до 33%). Встречаемость основных кормов в желудках возрастает от весны к лету и снижается осенью и зимой, а второстепенных, наоборот, становится реже от весны к лету и учащается к зиме. В совокупности беспозвоночные встречаются в различные сезоны исследований от 95 до 100% желудков, в том числе моллюски – от 25 до 79%. Несомненно, исследование водных беспозвоночных разных экологических групп приобретает первостепенное значение при изучении пищевых ресурсов в потенциально возможных местах обитания русской выхухоли.

Река Аркадак – левый приток р. Хопёр, протекает в Екатериновском и Аркадакском районах. Берет начало на западе Екатериновского района около с. Мирный. Впадает в р. Хопер у г. Аркадак, её длина 115 км.

Участки, пригодные для обитания выхухоли на р. Аркадак, расположены на всем ее протяжении от впадения ручья Шадча у с. Гривки Екатериновского района до устья у г. Аркадак. Главной особенностью реки является чередование относительно глубоких плесов с очень медленным течением и развитой водной расти-

тельностью (60%), с перекатами, представляющими собой ручьевые участки реки (40%). Ширина реки в межень колеблется от 15 до 25 м, с глубинами от 6 – 8 м в ямах до 3 – 5 м на плесах, до 1.5 – 3.5 м с быстрым течением и глубинами 0.3 – 1.0 м на перекатах. Пойма достаточно широкая, как правило, облесенная, с лугами и небольшими пойменными озерами. Ширина поймы колеблется здесь от 0.5 до 1.5 км.

Река Баланда – правый приток р. Медведица, протекает в Екатериновском, Калининском и Лысогорском районах. Берет начало на водоразделе р. Хопер и Медведица около с. Упоровка. Впадает в Медведицу у с. Симоновка. В среднем течении реки находится г. Калининск. Её длина 164 км, она начинается как ручей, вытекающий из крупной балки. Пойма реки узкая, от 100 до 500 м. Главной особенностью реки является чередование относительно глубоких плёсов с очень медленным течением и развитой водной растительностью, с перекатами, представляющими собой ручьевые участки реки. Ширина реки в межень колеблется от 10 до 20 м, с глубинами от 5 – 7 м в ямах до 3 – 5 м на плёсах, до 1.5 – 3.5 м с быстрым течением и глубинами 0.3 – 1.0 м на перекатах.

Водосбор исследованных рек расположен на западных пологих склонах Приволжской возвышенности. Они имеют небольшое падение и постоянное течение, так как протекают в наиболее увлажненной части Саратовской области, где достаточно велика доля дождевого питания. Средние глубины составляют 2 – 3 м, хотя перепады их достигают 8 – 10 м, скорость течения на плесах 0.1 – 0.17 м/с, на перекатах может достигать 1 м/с. Две трети годового стока приходится на весну, причем до 40 – 46% на апрель месяц. Меженный период соответствует в основном июлю и августу. Ледостав обычно наступает во второй половине ноября, средняя толщина льда составляет 50 – 60 см. Вскрытие рек происходит в первых числах апреля.

По гидрологическим параметрам исследованные водотоки относятся к категории малых рек (Алексеевский и др., 1998; Водогрещкий, 1990; Крылов, 2005).

Особенностью обеих рек является стабильный уровень воды в них в меженный период. Это объясняется их питанием из грунтовых вод, поскольку русла обеих рек вскрывают водоносные горизонты. Данное обстоятельство благоприятно для выхуоли, так как не происходит обсыхания их подводных выходов нор.

На исследуемых участках дно водотоков выстилали песчанистые и глинистые донные грунты с разной степенью заиленности. Как правило, на глубине до 1 м имелся незначительный наилот, с увеличением глубины степень заиления повышалась. В мае илистые отложения были с примесью переработанного грубого детрита высшей водной и наземной растительности прошлого сезона. В конце июля в донных отложениях значительную часть составляли остатки разлагающейся ВВР вегетации текущего сезона, поздней осенью – гниющие ВВР и листовой опад древесных и кустарниковых пород, произрастающих по берегам водотоков. На исследуемых участках малых рек (Аркадак и Баланда) прозрачность воды варьировала от 0.2 м до 1.2 м. Максимальные показатели прозрачности регистрировали в меженный период в зарослях ВВР, минимальные – в период высокой воды на спаде половодья.

Прибрежноводная растительность исследованных участков была представлена узкими фрагментарными полосами рогузов широколистного (*Typha latifolia* L.)

и узколистного (*T. angustifolia* L.), тростника обыкновенного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud), ежеголовника прямостоячего (*Sparganium erectum* L.), стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.), сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.). Гелофиты не образовывали обширных зарослей, произрастали вдоль берегов, местами заходя на невысокие топкие прибрежные участки.

Значительные площади водного зеркала исследованных рек были заняты гидрорфитами с плавающими на поверхности воды листьями – кубышкой желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) и кувшинкой чисто-белой (*Nymphaea candida* C. Presl.), произрастающими на глубинах 0.3 – 1.5 м, общим проективным покрытием (ОПП) 30 – 70%.

На участках, свободных от этих видов, развивались многоярусные заросли погруженной растительности, представленные как укореняющимися – урутью колосистой (*Myriophyllum spicatum* L.), рдестом пронзеннолистным (*Potamogeton perfoliatus* L.), так и свободно плавающими в толще воды – рдестами блестящим (*P. lucens* L.), Берхтольда (*P. berchtoldii* Fieb.), гребенчатым (*P. pectinatus* L.), роголистником темно-зеленым (*Ceratophyllum demersum* L.), пузырчаткой обыкновенной (*Utricularia vulgaris* L.). На поверхности воды развивался ковёр из ряски маленькой (*Lemna minor* L.), единично встречалась сальвиния плавающая (*Salvinia natans* (L.) All.) и водокрас лягушачий (*Hydrocharis morsus-ranae* L.). Проективное покрытие ВВР на таких участках составляло 90 – 100%.

По степени зарастания исследованные участки можно отнести:

- к 5-му классу зарастания (значительно заросшие – 26 – 40% акватории занято ВВР) – участок 3 км ниже с. Алексеевка р. Аркадак и р. Баланда;
- к 6-му классу зарастания (сильно заросшие – 41 – 65%) – все остальные исследованные участки р. Аркадак).

Зообентос обследованных участков рек Аркадак и Баланда представлен гетеротопными и постоянноводными донными беспозвоночными. Наиболее разнообразной была фауна личинок хирономид (26 видов и групп видов). Личинки вислокрылок (1 вид), поденок (4 вида), ручейников (представители трёх родов) и прочих беспозвоночных (мокрецов, хаборид, стрекоз и др.) встречены редко и единично. Постоянно водная фауна представлена одним видом высших ракообразных, кольчатыми червями, среди которых идентифицировано 11 таксономических единиц олигохет и 4 – пиявок, а также моллюсками (20 таксономических единиц). Большинство зарегистрированных видов – представители эврибионтной фауны, что характерно для плесов среднего течения равнинных малых рек (Жадин, 1940; Алимов и др., 1976; Головатюк, 2005). Все указанные систематические группы донных беспозвоночных – потенциальные объекты питания выхухоли (Хахин, Иванов, 1990). Из 79 зарегистрированных в качестве пищевых объектов выхухоли видов и групп видов в р. Аркадак встречено 71, в р. Баланда – 50. Видовое обилие в р. Аркадак богаче по сравнению с р. Баланда, что, вероятно, связано с большим биотопическим разнообразием.

Количественные показатели всего зообентоса рек Аркадак и Баланда в период исследований на разных станциях изменялись в широких пределах. В р. Аркадак общая численность донной фауны в среднем за сезон составила 3280 ± 1160 экз./м²,

биомасса – 305.74 ± 155.02 г/м², в р. Баланда соответственно 1940 ± 1210 экз./м² и 765.69 ± 262.48 г/м². Минимальные количественные показатели вплоть до отсутствия организмов зарегистрированы на станциях с глубинами 2.5 – 4.0 м на глинистых донных грунтах с большим количеством гниющего грубого детрита. На таких типах грунта, как правило, отсутствовали моллюски. Максимальные количественные показатели развития зообентоса характерны для станций с донными отложениями в виде наилка и небольшого количества разлагающихся остатков ВВР на глубинах 0.7 – 1.0 м.

Анализ динамики биомассы мягкого зообентоса и моллюсков не выявил достоверных различий в кормовой обеспеченности выхухолы по сезонам в р. Аркадак (рис. 3), что может объясняться наличием большого количества разных видов гетеротопных насекомых с различными сроками превращения.

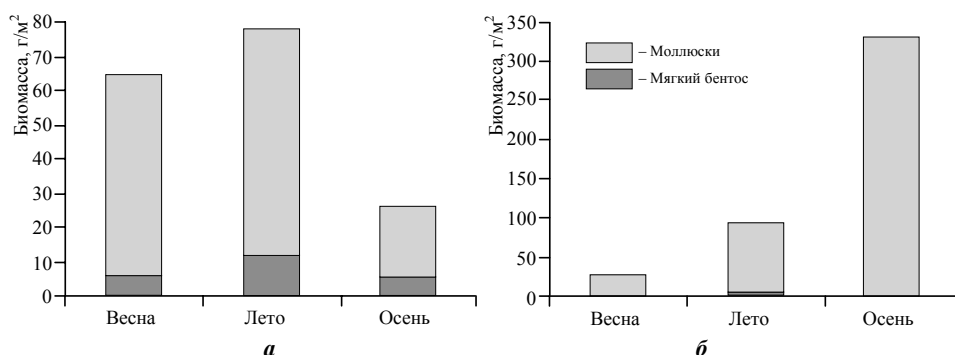


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы кормового зообентоса в реках Аркадак (а) и Баланда (б)

По данным Г. В. Хахина и А. А. Иванова (1990), в наиболее кормных водоемах низкая встречаемость одних кормов компенсируется высокой встречаемостью других, что важно для поддержания достаточной кормовой обеспеченности на протяжении всех сезонов года.

Сезонные изменения общей биомассы моллюсков в обоих водотоках незначительны (см. рис. 3). Биомасса моллюсков размерной группы до 5 см в р. Аркадак на протяжении периода исследований изменялась от 20 до 70 г/м², в р. Баланда – от 26 до 320 г/м².

В р. Аркадак в малакофауне преобладали по биомассе брюхоногие моллюски родов *Lymnaea* и *Viviparus* и мелкие двустворчатые родов *Sphaerium* и *Pisidium*. Поэтому в размерной структуре данной группы зообентоса большая часть приходилась на кормовую размерную составляющую (до 5 см длиной). В р. Баланда на протяжении всего периода исследований доминировали крупные двустворчки родов *Anodonta* и *Unio*. Биомасса мелких форм моллюсков составляла незначительную долю.

Анализ показателей биомассы кормовой части донной фауны рек Аркадак и Баланда в различные сезоны выявил доминирование моллюсков во все периоды

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МЕСТООБИТАНИЙ ВЫХУХОЛИ РУССКОЙ

исследования. При этом двустворки составляли до 80% биомассы кормовых моллюсков. С одной стороны, моллюски с продолжительным жизненным циклом становятся стабилизирующим фактором в сезонной обеспеченности выхухоли кормом, с другой стороны, как свидетельствуют данные литературы, унииониды от 3 до 5 см – наименее предпочтительная составляющая пищи.

Поскольку в литературных источниках в качестве пищевых объектов выхухоли (Бородин, 1962; Хахин, Иванов, 1990) приведены группы и виды беспозвоночных, относящиеся к различным экологическим группам, в р. Аркадак были проведены исследования зообентоса, зоофитоса и зоопланктона на мелководных участках плесов с глубиной 0.7 – 1.0 м с целью максимально возможного учета биомассы кормовых гидробионтов. Наибольшего развития на данных участках достигали организмы макрозообентоса (табл. 1). В мягком зообентосе доминировали личинки насекомых – стрекоз и хирономид. Биомасса кормовых моллюсков (до 5 см) составляла около 17% всех моллюсков. На кормовую часть донной фауны приходилось 19% от общего показателя биомассы зообентоса.

Таблица 1

Биомасса групп кормовых беспозвоночных на различных биотопах р. Аркадак, г/м²

Группы водных беспозвоночных	Экологическая группа				
	Макро-зообентос, г/м ²	Зоофитос, г/м ²			Зоопланктон, г/м ²
		на макрофитах с плавающими листьями	на погруженных макрофитах	на прибрежных макрофитах	
Олигохеты	0.69	0.24	0.25	0.17	0.03
Пиявки	0.77	0.07	0.08	0.35	–
Мшанки	–	0.01	–	–	–
Веслоногие	–	0.02	0.02	0.05	0.12
Стрекозы (личинки)	4.40	0.28	0.28	–	–
Поденки (личинки)	0.12	1.88	1.90	0.07	0.55
Ручейники (личинки)	0.31	0.78	0.80	0.02	–
Бабочки (гусеницы)	0.02	0.42	0.43	–	–
Клопы	–	0.43	0.44	0.02	–
Жуки (имаго)	–	0.01	0.01	–	–
Жуки (личинки)	0.15	0.05	0.07	–	–
Хирономиды	2.20	0.34	0.33	1.36	0.06
Брюхоногие моллюски	43.20	1.66	1.67	0.17	0.03
Двустворчатые моллюски	443.80	–	–	–	–
Клещи	–	0.11	0.12	0.11	0.01
Всего кормовых	83.70	6.30	6.40	2.32	0.80
Всего	497.50	7.06	7.24	3.76	1.32

Представителей фитофильного зоопланктона учитывали в составе зоофитоса. Исследование открытых незаросших участков реки показало, что биомасса зоопланктона мелководных биотопов на порядок выше, чем русловых. Кроме истинно планктонных, на глубине до 1 м отмечены организмы, встречающиеся в толще воды на определенных жизненных стадиях (личинки двукрылых, поденки), которые указаны в перечне пищевых объектов выхухоли. Их биомасса составляла до 60% от общей биомассы зоопланктона.

Исследование количественного развития гидробионтов в зарослях ВВР (зоофитоса) показали, что их общая биомасса изменяется в пределах $0.015 - 6.48 \text{ г/м}^2$ и зависит от вида водных растений. Для гелофитов она увеличивается в ряду рогоз – ежеголовник – стрелолист, для гидрофитов – в ряду рдест Берхтольда – рдест гребенчатый – кубышка – кувшинка – рдест блестящий – водокрас – уруть – рдест пронзеннолистный. Наименьшая концентрация биомассы кормовых групп выхухоли в зоофитосе наблюдается в зарослях жесткой растительности, произрастающих у уреза воды (см. табл. 1).

Таким образом, водные беспозвоночные, указанные в качестве кормовых объектов для выхухоли, в зависимости от жизненной стадии встречаются как на твердых субстратах (донные грунты, макрофиты), так и в толще воды. На наш взгляд, кроме указываемых в литературе видов, пищей для выхухоли могли бы быть гидробионты, сопоставимые по размерам с вышеперечисленными, и обычные на мелководных участках малых рек региона: гидры, остракоды, кладоцеры, цератопогониды, эфидриды и др. С их учетом биомасса кормовых организмов в среднем возрастает на 2 г/м^2 .

В работе Г. В. Хахина и А. А.Иванова (1990) приведена шкала оценки качества речных угодий для выхухоли (в баллах):

Состояние		
хорошее	среднее	плохое
56	24	8

Согласно проведенной оценке состояние угодий для выхухоли на исследуемых участках рек Аркадак и Баланда ближе к хорошему (табл. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате работ, проведенных нами в 2009 – 2011 гг., не выявлено присутствие выхухоли русской в пределах Саратовской области в реках Хопёр, Медведица, в пойменных озёрах и их притоках. Опросные данные, полученные у охотников и рыбаков, указывают на то, что этот вид был обычным до конца 1980-х, встречался до начала 2000-х гг. Последние достоверные встречи выхухоли русской в р. Ар-

кадак, притоке р. Хопёр, датируются 2004 г., а в р. Баланда, притоке р. Медведица, – 2008 г.

Проведенные нами исследования наличия кормов, пригодных для выхухоли в малых реках Донского бассейна в пределах Саратовской области, показали их достаточное количество для существования этого вида. Результаты

Таблица 2
Ведомость оценки состояния реки, баллы

Наименование показателей	р. Аркадак	р. Баланда
Преобладающая ширина реки	7	7
Коэффициент извилистости русла	7	7
Преобладающая глубина на плёсах	6	6
Водная растительность и коэффициент зарастания плёсов	7	7
Древесно-кустарниковая растительность берегов и процент зарастания	6	4
Строение берегов	6	6
Состояние кормовой базы	7	7
Хозяйственная деятельность человека	3	3
Общая оценка	41	40

гидробиологических исследований, проведенных на реках Аркадак и Баланда, позволяют отметить, что качественный состав ВВР и гидробионтов различных экологических групп соответствует пищевому спектру выхухоли. Показатели развития биомассы макрозообентоса, зоофитоса и зоопланктона достаточны для обеспечения пищевых потребностей вида на обследованных водоёмах. Согласно проведенной оценке состояние выхухолевых угодий на исследованных участках рек Аркадак и Баланда «хорошее». Таким образом, пищевая обеспеченность не является фактором, лимитирующим обитание выхухоли на описываемой территории. Антропогенное воздействие на берега водоёмов, пригодных для обитания выхухоли, не велико. Исключить влияние рыбалки с помощью ставных сетей мы не можем, но если в пойменных озёрах Хопра и Медведицы она распространена, то в обследованных нами малых реках значение ее невелико из-за малой плотности местного населения и большой закоряженности этих водоёмов.

Следовательно, причины исчезновения выхухоли русской в пределах Саратовской области кроются в ином, и все предположения, выдвигаемые на данном этапе исследования, могут носить лишь гипотетический характер и не заслуживают подробного обсуждения. Это может быть связано с внутривидовыми процессами, с факторами, имеющими глобальный характер, с вселением новых видов, прежде не свойственных экосистемам пойм рек исследованной территории, с расселением и вспышкой численности речного бобра, повлекшей за собой сукцессионные процессы, и многое другое.

По нашему мнению, обследованные малые реки являются пригодными для обитания выхухоли, поскольку они представляют собой отдельные плёсы, соединенные ручьевыми участками. Плёсы занимают до 50 – 60% протяженности этих рек и по своему гидрологическому режиму весьма схожи с пойменными водоёмами старичного типа. Вторым благоприятным для выхухоли фактором является облесённость значительной части пойм рек Баланда и Аркадак. Берега плёсовых участков обеих рек, как правило, высокие, по урезу воды вдоль них произрастают ивняки, черная ольха, а на надпойменных террасах – леса из тополей белых и осокорей, кое-где произрастают пойменные дубравы с сопутствующими дубу видами деревьев и кустарников. Антропогенная нагрузка на экосистемы пойм обеих рек в настоящее время снизилась из-за общего снижения интенсивности сельскохозяйственного производства. Такие неблагоприятные факторы, как выпас скота по берегам рек и распашка пойменных лугов, в настоящее время имеют место лишь в непосредственной близости от населенных пунктов, где выпасается скот из крестьянских подворий. Численность скота в личных хозяйствах сельских жителей невысока.

Мы не можем констатировать отсутствие в настоящее время выхухоли русской в малых реках Донского бассейна в Саратовской области, но если этот вид и сохранился здесь, то численность его крайне низкая.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-05-00049-а) и Программы ОБН РАН «Фундаментальные основы сохранения биоресурсов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевский Н. И., Евстигнеев В. М., Коронкевич Н. И., Ясинский С. В.* Малые реки как объект исследования // Малые реки Волжского бассейна. М. : Изд-во МГУ, 1998. С. 7 – 20.
- Алимов А. Ф., Бульон В. В., Озерецковская Н. Г., Умнова Л. П.* Общая характеристика исследованных участков некоторых рек Ленинградской, Калининградской и Московской областей // Методы биологического анализа пресных вод / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1976. С. 5 – 15.
- Барабаш-Никифоров И. И., Красовский В. П.* Очерк биологии выхухолы хоперской популяции и дальнейшие задачи изучения // Тр. Хопёрского гос. заповедника. Воронеж, 1971. Вып. 6. С. 5 – 15.
- Бородин Л. П.* Русская выхухоль. Саранск : Морд. кн. изд-во, 1962. 304 с.
- Водогрещкий В. Е.* Антропогенное изменение стока малых рек. Л. : Гидрометеиздат, 1990. 176 с.
- Головатюк Л. В.* Макрозообентос равнинных рек бассейна Нижней Волги как показатель их экологического состояния (на примере р. Сок и ее притоков) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2005. 20 с.
- ГОСТ Р 51592-2000. Вода. Общие требования отбора проб. Гостандарт России М., 2000. 35 с.
- Жадин В. И.* Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 5, вып. 3 – 4. С. 519 – 919.
- Зимбалевская Л. Н.* Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1981. 215 с.
- Зобов А. И.* О проблеме сокращения популяции русской выхухолы // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва) : материалы Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2003. С. 137 – 138.
- Катанская В. М.* Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР : методы изучения. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 187 с.
- Катанская В. М.* Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод СССР : в 4 т. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4, ч. 1. С. 160 – 182.
- Крылов А. В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М. : Наука, 2005. 263 с.
- Кудряшов В. С.* Методические указания по учету выхухолы и ондатры в пойменных угодьях. М. : Колос, 1976. 10 с.
- Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
- Марченко Н. Ф.* Методические особенности учета выхухолы русской // Поволж. экол. журн. 2011. № 1. С. 97 – 102.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 240 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция / Гос. НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1982. 34 с.
- Митропольский В. И., Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Макробентос // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М. : Наука, 1975. С. 158 – 178.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1995. 626 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1997. 439 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1999. 998 с.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МЕСТООБИТАНИЙ ВЫХУХОЛИ РУССКОЙ

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые. Ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2001. 836 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2004. 526 с.

Павлов М. П. Выхухоль // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров : Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. С. 9 – 47.

Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья / Междунар. академия бизнеса и новых технологий. Ярославль, 2001. 200 с.

Рылов В. М. Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона / Волжская биологическая станция. Саратов, 1926. 83 с.

Сонина Е. Э., Филинова Е. И. *Dikerogammarus caspius* (Pallas) в Волгоградском водохранилище // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 1. С. 91 – 104.

Флора Нижнего Поволжья. Т. 1. Споровые, семенные, однодольные. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 453 с.

Хахин Г. В. Русская выхухоль в опасности : динамика численности и проблемы охраны. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы, 2009. 104 с.

Хахин Г. В., Иванов А. А. Выхухоль. М. : Агропромиздат, 1990. 191 с.

Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР : определители по фауне СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. Т. 78. 411 с.

УДК 504.53:504.054:581.6:577.15

ИЗМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЗАГРЯЗНЕННОЙ УГЛЕВОДОРОДАМИ ПОЧВЫ

Е. В. Плешакова^{1,2}, А. Ю. Муратова¹, О. В. Турковская¹

¹ Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН
Россия, 410049, Саратов, просп. Энтузиастов, 13

² Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: plekat@rambler.ru

Поступила в редакцию 24.09.09 г.

Изменение биологической активности загрязненной углеводородами почвы. – Плешакова Е. В., Муратова А. Ю., Турковская О. В. – Исследована активность ферментов дегидрогеназ и пероксидаз в почве после культивирования люцерны посевной и ржи озимой в условиях загрязнения углеводородами нефтешлама и дизельного топлива в концентрации 12 и 10 г/кг соответственно. Показано, что растения стимулируют активность ферментов в загрязненной углеводородами почве. При этом ферментативная активность зависит как от типа загрязнителя, так и от вида растения. В почве, загрязненной дизельным топливом, люцерна выражено стимулировала активность дегидрогеназ и пероксидаз. В почве, загрязненной нефтешламом, активность пероксидаз была максимальной под рожью. Фиторемедиацию почвы, загрязненной нефтешламом, наиболее эффективно осуществляла люцерна, а почвы, загрязненной дизельным топливом, – рожь.

Ключевые слова: углеводородное загрязнение, фиторемедиация, дегидрогеназы, пероксидазы, *Medicago sativa*, *Secale cereale*.

Biological activity changes of hydrocarbon-contaminated soil. – Pleshakova E. V., Muratova A. Yu., and Turkovskaya O. V. – The activity of dehydrogenases and peroxidases in soil after cultivation of alfalfa (*Medicago sativa* L.) and rye (*Secale cereale* L.) plants under the conditions of pollution with oil-sludge and diesel-fuel hydrocarbons with concentrations of 12 and 10 g/kg, respectively, was studied. The plants are shown to stimulate the enzyme activities in the hydrocarbon-contaminated soil. Enzymatic activity depends on both contaminant type and the plant species used. Alfalfa considerably stimulates the dehydrogenase and peroxidase activity in the diesel-fuel-contaminated soil. The peroxidase activity was maximal in the rye-planted oil-sludge-contaminated soil. Alfalfa was most effective in phytoremediation of the oil-sludge contaminated soil, while rye was most effective in phytoremediation of the diesel-fuel-contaminated soil.

Key words: hydrocarbon contamination, phytoremediation, dehydrogenases, peroxidases, *Medicago sativa*, *Secale cereale*.

ВВЕДЕНИЕ

Нефтяные углеводороды являются одними из наиболее опасных веществ, загрязняющих природную среду. Они вызывают значительные, преимущественно неблагоприятные, и трудно обратимые изменения в почвенных экосистемах: ингибируют дыхательную активность почвы, процессы азотфиксации, нитрификации, разрушения целлюлозы, приводят к накоплению трудноокисляемых метаболитов в почве, нарушают почвенное плодородие.

В настоящее время внимание ученых, биотехнологов сосредоточено на использовании технологии фиторемедиации для восстановления нефтезагрязненных почв, которая заключается в высеве устойчивых к нефтяному загрязнению растений, способных активизировать нефтеокисляющую микрофлору в почве.

Фиторемедиация как одна из наиболее экономичных, деликатных по отношению к живой природе, эстетически привлекательных технологий активно исследуется в течение последних десятилетий (Wiltse et al., 1998; Banks et al., 2003; Wang et al., 2008). Показано, что основным механизмом разрушения углеводородов нефти является деградация этих соединений микроорганизмами в ризосфере растений. Корневые экссудаты, выделяемые растениями, обеспечивают микробные популяции ризосферы источником углерода, энергии, иногда кислорода, а также микроэлементами и ферментами (Cunningham et al., 1995). Благодаря корневым экссудатам микробные популяции и их активность в 5 – 100 раз выше в ризосфере по сравнению с основной массой почвы. Такое индуцированное растениями увеличение численности микроорганизмов и их активности называется «ризосферным эффектом».

К настоящему времени известно, что вместе с корневыми экссудатами растения выделяют в почву ферменты, способные трансформировать органические ксенобиотики (Schnoor et al., 1995; Muratova et al., 2009). Показано (Gramms et al., 1999), что корни некоторых растений семейств бобовых, злаковых и пасленовых выделяют достаточное количество оксидоредуктаз, чтобы принимать активное участие в окислительной деградации почвенной органики.

Ферментативная активность почв – один из показателей потенциальной биологической активности почв, при участии экзо- и эндоферментов почвенных микроорганизмов, фауны и растений в почве осуществляются важнейшие биохимические процессы (Pascual et al., 2000). Активность почвенных ферментов аналитически определяется с высокой точностью и является устойчивым и чутким показателем биогенности почв (Галстян, 1974). Исследование изменений активности почвенных ферментов в результате применения технологии фиторемедиации может внести вклад в понимание механизмов участия растений в очистке почв от углеводородного загрязнения.

Целью настоящей работы являлось исследование изменений активности ферментов в загрязненной нефтяными углеводородами почве в процессе фиторемедиации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В лабораторных вегетационных опытах использовали 2 типа почвы: 1) чернозем южный, отобранный в окрестности с. Квасниковка Саратовской области; 2) чернозем слабовыщелоченный маломощный, отобранный вблизи р.п. Новые Бурасы Саратовской области. Некоторые агрохимические и биологические характеристики исследуемых почв представлены в табл. 1, характеристика фракционного состава нефтепродуктов – в табл. 2.

Перед экспериментом почву высушивали до воздушно-сухого состояния, удаляли крупные включения и просеивали через сито с диаметром ячеек 5 см. Нефтешлам

и дизельное топливо марки ДТ-Л вносили до конечной концентрации 12 и 10 г/кг почвы соответственно. По 2 кг почвы помещали в 2-литровые пластиковые вегетационные сосуды и выдерживали в течение 3 сут. после внесения загрязнителя.

Таблица 1
Агрохимические и биологические характеристики
исследуемых почв

Показатели	Южный чернозем	Слабовыщелоченный маломощный чернозем
Общий С, %	1.4	4.4
Нитратный N, мг/кг	6.0	4.95
Аммонийный N, мг/кг	12.0	12.0
Подвижный P ₂ O ₅ , мг/100 г	20.0	39.0
ОГМ, клеток/г сухой почвы	1.6×10 ⁶	5.0×10 ⁶
УОМ, клеток/г сухой почвы	6.5×10 ⁵	21.3×10 ⁵
pH	7.3	5.64

В эксперименте использовали семена люцерны посевной (*Medicago sativa* L.) и ржи озимой (*Secale cereale* L.), полученные из ВНИИСХ Юго-Востока (г. Саратов). По 20 семян растений высаживали в подготовленные вегетационные сосуды. Каждый вариант опыта ставили в трех повторностях. В качестве контролей использовали загрязненную почву, находящуюся в аналогичных условиях, но без растений, и незагрязненную почву с растениями. Растения выращивали в течение 2.5 месяцев в контролируемых условиях: световой режим день/ночь – 14/10 ч, интенсивность освещения – 8000 люкс, дневная/ночная температура воздуха – 24/21°C. Растения поливали по мере необходимости до 40%-ной от полной влагоёмкости, количество необходимой для полива воды определяли взвешиванием сосудов с растениями.

Таблица 2
Соотношение нефтяных фракций в нефтепродуктах, %

Фракции	Нефтьшлам	Дизельное топливо
Парафины	33.90	76.56
Нафтенy	20.85	23.34
Моно- и бициклические ароматические соединения	10.27	0.04
ПАУ	11.16	0.12
Спирто-бензолные смолы	23.64	0

Через 2.5 месяца оценивали показатели активности почвенных ферментов: дегидрогеназ и пероксидаз в ризосфере. Активность дегидрогеназ в почве определяли колориметрически на КФК-2 по восстановлению субстрата, в качестве которого использовали бесцветное соединение 2,3,5-трифенилтетразолий хлорид, которое, акцептируя мобилизованной дегидрогеназой водород, превращалось в 2,3,5-трифенилформазан, имеющий красную окраску (Хазиев, 2005).

Пероксидазную активность южного чернозема определяли по методу К. А. Козлова, основанному на йодометрическом титровании реакционной смеси, содержащей в качестве субстрата пирокатехин, после взаимодействия с почвенной суспензией (Хазиев, 2005). Пероксидазную активность маломощного чернозема оценивали методом Л. А. Карягиной и Н. А. Михайловой, так как была показана нецелесообразность использования метода К. А. Козлова в связи с физико-химическими особенностями данной почвы. Определение проводили колориметрически на КФК-2 по окислению субстрата, который под действием пероксидазы в присутствии кислорода перекиси превращался в 1,4 *n*-бензохинон, имеющий желтую окраску.

ИЗМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

Остаточное содержание нефтяных углеводородов в почве определяли гравиметрическим методом (Методические указания..., 2003), извлекая сумму неполярных и малополярных углеводородов из почвенного образца органическим растворителем (четырёххлористым углеродом) с одновременной очисткой элюата на окиси алюминия в хроматографической колонке и с помощью газохроматографического анализа (Ларионова и др., 2005; Другов, Родин, 2007).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программы Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что ни один биологический процесс в почве не совершается без участия широко распространенных у почвенных микроорганизмов ферментов дегидрогеназ, которые катализируют реакции дегидрирования органических веществ и выполняют функцию промежуточных переносчиков водорода. В то же время известно, что дегидрогеназы ингибируются под действием ядовитых веществ и восстанавливают свою активность в очищенной почве.

В исходной чистой почве активность дегидрогеназ составляла 0.978 и 0.810 мкл H_2 /г за сутки в южном и маломощном черноземе соответственно. Загрязнение почвы нефтяными углеводородами стимулировало этот показатель. Через 3 сут. активность дегидрогеназ увеличилась: в почве, загрязненной нефтешламом, – на 25% (рис. 1, а), загрязненной дизельным топливом – на 14% (рис. 1, б).

В конце эксперимента (через 2.5 мес.) в чистой почве активность дегидрогеназ снизилась примерно в 2 и 4.5 раза в южном и маломощном черноземе соответственно, что, скорее всего, связано со снижением количества субстратов для дегидрогеназ. В загрязненной почве без растений активность дегидрогеназ также существенно снизилась: при загрязнении нефтешламом – в 3.5, дизельным топливом – в 5.6 раза от исходной активности в незагрязненной почве.

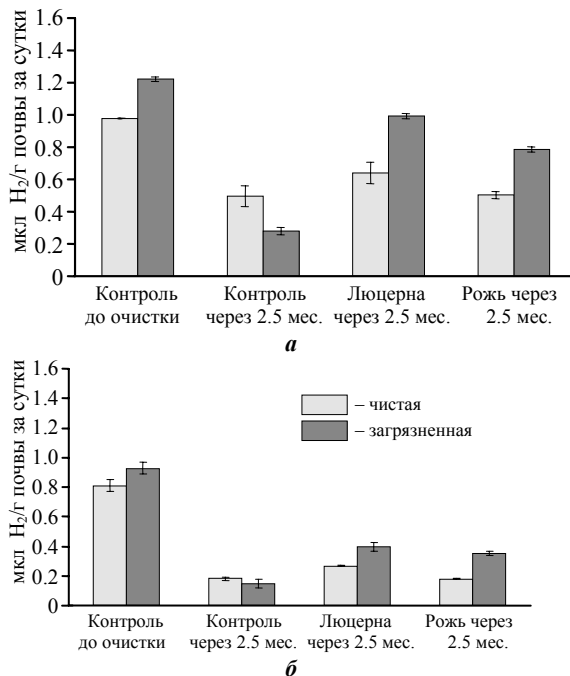


Рис. 1. Активность дегидрогеназ в почве, загрязненной нефтешламом (а) и дизельным топливом (б)

Культивирование растений в присутствии углеводов существенно влияло на показатель дегидрогеназной активности. Так, использование люцерны привело к тому, что через 2.5 мес. дегидрогеназная активность в почве с нефтешламом составляла 0.993 мкл H_2 /г почвы за сутки, превышая активность в исходной чистой почве. При выращивании ржи активность дегидрогеназ в почве, загрязненной нефтешламом, была чуть ниже, чем в исходной чистой почве.

В целом дизельное топливо оказывало более выраженное ингибирующее действие на активность почвенных дегидрогеназ, которая была значительно ниже исходных значений. В то же время культивирование люцерны и ржи в почве, загрязненной дизельным топливом, стимулировало активность дегидрогеназ, которая через 2.5 мес. была в 2.7 и 2.4 раза выше, чем в загрязненной почве без растений и в 1.5 и 2.0 раза выше, чем в чистой почве (см. рис. 1, б).

Проведенные эксперименты показали, что растения повышают активность дегидрогеназ в почве. Известно, что растения выделяют с корневыми экссудатами углеводы, спирты, аминокислоты, органические кислоты, витамины и т.п., вследствие чего в ризосферной зоне растений увеличивается численность микроорганизмов.

Последние, в свою очередь, производят ферменты, катализирующие разложение загрязняющих веществ, в том числе и дегидрогеназы, которые пополняют общий пул почвенных дегидрогеназ.

В отличие от дегидрогеназ, почвенные пероксидазы имеют преимущественно растительное происхождение. В исходно чистом южном черноземе этот показатель составлял 2 мл 0.01 н I_2 . Внесение нефтешлама снизило его в 3.2 раза. В чистом маломощном черноземе пероксидазная активность была равна 0.39 мг *n*-бензохинона. Внесение дизельного топлива незначительно снизило эту активность.

На рис. 2 представлены результаты определения пероксидазной активности, выраженные в единицах относительной активности (опыт/контроль).

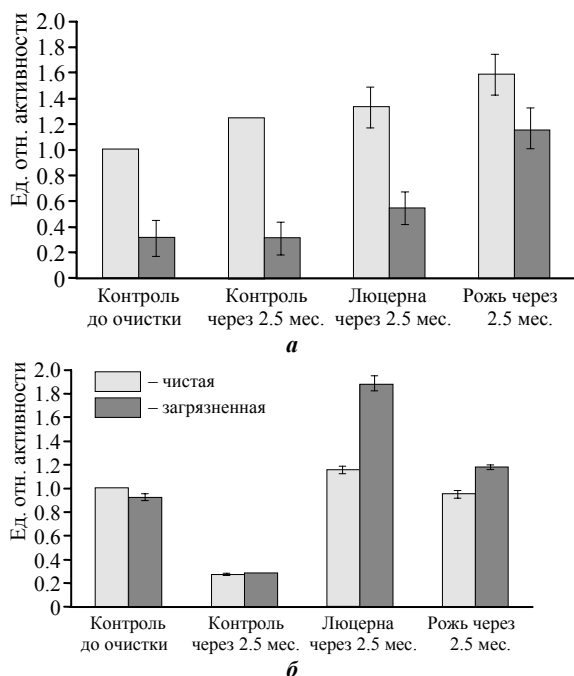


Рис. 2. Активность пероксидаз в почве, загрязненной нефтешламом (а) и дизельным топливом (б)

относительной активности (опыт/контроль). Через 2.5 мес. в чистой почве южного чернозема пероксидазная активность слегка увеличилась, в загрязненной нефтешламом без растений – осталась на уровне, сниженном под влиянием загрязнения. В почве

ИЗМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

выщелоченного чернозема активность пероксидаз снизилась примерно в 4 раза, как в чистой, так и в загрязненной дизельным топливом почве без растений.

Активность пероксидаз в почве, загрязненной нефтешламом, при культивировании люцерны была почти в 2 раз ниже, чем в исходной чистой почве, но в 1.7 раз выше, чем в контроле без растений. Рожь, в отличие от люцерны, заметнее стимулировала пероксидазную активность почвы: в 3.7 раза относительно аналогичного варианта без растений.

При культивировании растений в условиях загрязнения дизельным топливом активность пероксидаз в почве в конце эксперимента была значительно выше незасеянного контроля. При выращивании люцерны в загрязненной почве наблюдалась высокая активность пероксидаз, превышающая данный показатель в 1.6 и 6.8 раза в чистой почве с растениями и загрязненной почве без растений соответственно. В случае ржи активность пероксидаз была выше в 1.2 и 4.3 раза относительно тех же контролей.

Наблюдаемые различия в пероксидазной почвенной активности, скорее всего, связаны с уровнем и активностью растительных пероксидаз, которые экскретируются в ризосферу и вносят значительный вклад в общий пул пероксидаз в почве. Рожь, исходя из полученных данных, превосходила люцерну по стимуляции активности пероксидаз в почве, загрязненной нефтешламом, и, напротив, люцерна заметнее стимулировала активность пероксидаз в почве, загрязненной дизельным топливом.

Использование ржи и люцерны увеличило степень деградации общих нефтяных углеводов нефтешлама на 14 и 24% соответственно по сравнению с контролем (33%) (рис. 3). Степень деградации углеводов дизельного топлива в конце эксперимента составляла при культивировании ржи и люцерны 50 и 39%, что превышало степень очистки в контрольной почве без растений на 24 и 13% соответственно.

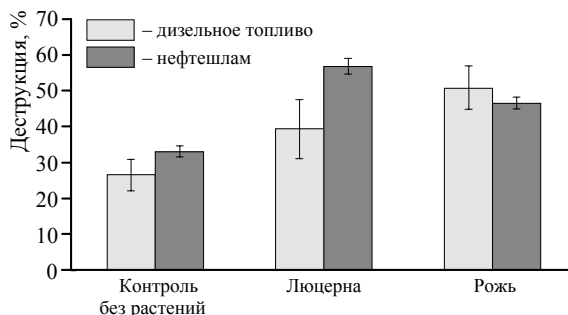


Рис. 3. Степень деградации нефтяных углеводов в почве после очистки

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом в ходе исследований было показано, что растения, используемые для ремедиации загрязненной нефтяными углеводородами почвы, стимулируют активность почвенных ферментов дегидрогеназ и пероксидаз, участвующих в детоксикации/деградации загрязнителя. На основании полученных данных можно предположить, что фиторемедиационный потенциал исследуемых растений реализовывался опосредованно, через стимуляцию численности и активности почвенной микрофлоры, проявляющей дегидрогеназную активность, и непосредственно через

увеличение продукции и экссудации растительных пероксидаз, что в конечном итоге способствовало снижению концентрации загрязнителя в почве.

В ходе проведенных исследований были установлены видовые различия растений по их влиянию на активность почвенных ферментов и деградацию углеводородных загрязнителей. Культивирование люцерны заметнее стимулировало активность дегидрогеназ в почвах, чем рожь, при загрязнении как нефтешламом, так и дизельным топливом. По стимулирующему влиянию на активность почвенных пероксидаз рожь превосходила люцерну при загрязнении почвы нефтешламом, при загрязнении дизельным топливом приоритетной была люцерна.

Степень деградации нефтешлама была выше при использовании для очистки почвы люцерны посевной, напротив, рожь озимая способствовала деградации дизельного топлива в большей степени, чем люцерна.

Работа выполнена при финансовой поддержке Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракт № 02.512.11.2210).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галстян А. Ш. Ферментативная активность почв Армении. Ереван : Айастан, 1974. 276 с.
- Другов Ю. С., Родин А. А. Экологические анализы при разливах нефти и нефтепродуктов : практическое руководство. М. : БИНОМ, 2007. 270 с.
- Ларионова Н. А., Семенова Е. Н., Бреус В. А., Неклюдов С. А., Бреус И. П. Экстракция и анализ углеводородов, содержащихся в загрязненных почвах // Технология нефти и газа. 2005. № 4. С. 39 – 49.
- РД 52.18.647-2003. Методические указания определения массовой доли нефтепродуктов в почвах. Методика выполнения измерений гравиметрическим методом. / Разр. «Тайфун». Утв. Росгидрометом 18.03.2003. Введен 01.06.2003. М., 2003. 16 с.
- Хазиев Ф. Х. Методы почвенной энзимологии. М. : Наука, 2005. 252 с.
- Banks M. K., Kulakow P., Schwab A. P., Chen Z., Rathbone K. Degradation of crude oil in the rhizosphere of *Sorghum bicolor* // Intern. J. Phytoremediation. 2003. Vol. 5, № 3. P. 225 – 234.
- Cunningham S. D., Berti W. R., Huang J. W. Phytoremediation of contaminated soils // Trends Biotechnol. 1995. Vol. 13. P. 393 – 397.
- Gramms G., Voigt K. D., Kirsche B. Oxidoreductase enzymes liberated by plant roots and their effects on soil humic material // Chemosphere. 1999. Vol. 38, № 7. P. 1481 – 1494.
- Kraus J. J., Munir I. Z., McEldoon J. P., Clark D. S., Dordick J. S. Oxidation of polycyclic aromatic hydrocarbons catalyzed by soybean peroxidase // Appl. Biochemistry and Biotechnology. 1999. Vol. 80, № 3. P. 221 – 230.
- Muratova A., Pozdnyakova N., Golubev S., Wittenmayer L., Makarov O., Merbach W., Turkovskaya O. Oxidoreductase activity of sorghum root exudates in a phenanthrene-contaminated environment // Chemosphere. 2009. Vol. 74, № 8. P. 1031 – 1036.
- Pascual J. A., Garcia C., Hernandez T., Moreno J. L., Ros M. Soil microbial activity as a bio-marker of degradation and remediation processes // Soil Biol. Biochem. 2000. Vol. 32. P. 1877 – 1883.
- Schnoor J. L., Licht L. A., McCutcheon S. C., Wolfe N. L., Carreira L. H. Phytoremediation of organic and nutrient contaminants // Environ. Sci. Technol. 1995. Vol. 29, № 7. P. 318 – 323.
- Wang J., Zhang Z., Su Y., He W., He F., Song H. Phytoremediation of petroleum polluted soil // Petroleum Science. 2008. Vol. 5, № 2. P. 167 – 171.
- Wilse C. C., Rooney W. L., Chen Z., Schwab A. P., Banks M. K. Greenhouse evaluation of agronomic and crude oil-phytoremediation potential among alfalfa genotypes // J. Environ. Qual. 1998. Vol. 27. P. 169 – 173.

ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО ТИМАНА

О. А. Розенцвет¹, Е. С. Богданова¹, Г. Н. Табаленкова²,
Т. К. Головкин², И. Г. Захожий²

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: olgarozen@pochta.ru

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28

Поступила в редакцию 04.02.11 г.

Эколого-биохимические свойства представителей высших споровых растений Южного Тимана. – Розенцвет О. А., Богданова Е. С., Табаленкова Г. Н., Головкин Т. К., Захожий И. Г. – Изучен состав липидов и жирных кислот у четырех представителей высших споровых растений Южного Тимана: *Lycopodium annotinum* L., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Woodsia glabella* R. Br., отличающихся по таксономическому положению, принадлежности к географическому элементу флоры и экологической группе. В спектре мембранных липидов обнаружены гликолипиды, фосфолипиды и бетаиновые липиды. Показана зависимость состава липидов растений от их отношения к водному фактору. Установлено, что листья голарктического арктоальпийского вида *W. glabella* характеризовались наиболее высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот, запасных и бетаиновых липидов.

Ключевые слова: жирные кислоты, запасные липиды, мембранные липиды, Lycopodiophyta, Polypodiophyta.

Ecological and biochemical properties of some typical representatives of cryptogamic plants of Southern Timan. – Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S., Tabalenkova G. N., Golovko T. K., and Zakhochiy I. G. – The lipid and fatty acid composition in four representatives of higher spore plants in Southern Timan (*Lycopodium annotinum* L.), *Diphasiastrum complanatum* L. Holub, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Woodsia glabella* R. Br.) was studied. The species differ by their taxonomic position, belonging to a geographical flora element, and by their ecological group. Glycolipids, phospholipids, and betaine lipids were found in the spectra of membrane lipids. The dependence of the plant lipid composition on their relation to water factor was shown. The leaves of the Arctic-Alpine species *W. glabella* were found to be characterized by the highest content of unsaturated fatty acids, reserve and betaine lipids.

Key words: membrane lipids, neutral lipids, fatty acids, Lycopodiophyta, Polypodiophyta.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования эколого-биохимических свойств дикорастущих видов природной флоры существенно расширяют представления о механизмах адаптации растений к условиям существования, соответствии их метаболизма климату (Пьянков, Мокронос, 1993; Головкин, 2005; Bazzaz, 1996). Важную роль в экологической пластичности растений играют липиды – основные компоненты мембран, обеспе-

чивающие структурно-функциональное соответствие клетки условиям среды (Harwood, 1998). Структурные и динамические характеристики липидного матрикса биологических мембран могут меняться под влиянием температуры, давления, доступности питательных веществ, pH и других факторов среды (Kuiper, 1985).

Липидная часть мембран растительных клеток содержит преимущественно полярные липиды (ПЛ), прежде всего гликолипиды (ГЛ) и фосфолипиды (ФЛ), а также стерины (Болдырев и др., 1990; Mazliak, 1977). В составе мембранных структур многих видов криптогамных растений (водоросли, хвощи, плауны, папоротники) обнаружены липиды бетаинового типа (БЛ), одним из которых является 1,2-диацилглицерил-3-O-4'-(N,N,N-триметил) гомосерин (ДГТС) (Sato, 1992; Eichenberger, 1993; Dembitsky, 1996; Rozentsvet et al., 2000).

В отличие от мембранных ПЛ, нейтральные липиды (НЛ) более доступны как источники необходимой для метаболизма энергии и структурных элементов – глицерина, жирных кислот (ЖК), стерина и других (Somerville et al., 2000).

Целью настоящей работы было выявить качественный и количественный состав липидов и ЖК у представителей плауновидных (Lycopodiophyta) и папоротникообразных (Polypodiophyta) растений, произрастающих на Южном Тимане, в связи с адаптацией к условиям обитания. Как известно, адаптивные реакции живых организмов направлены в первую очередь на сохранение оптимальных форм взаимодействия организма со средой обитания (Озернюк, 1992).

Южным Тиманом принято называть южную часть Тиманского кряжа, являющегося важной орографической структурой Северо-Востока Европейской части России. Южный Тиман входит в атлантико-арктическую область умеренного климатического пояса. Среднегодовая температура воздуха составляет 1.5°C, средняя температура июля равняется +15°C, продолжительность безморозного периода – 76 дней.

Район исследований относится к зоне среднетаёжных лесов (Леса Республики Коми, 1999). На многочисленных известняковых обнажениях совместно произрастают тундровые, горно-тундровые, южно-бореальные и лесостепные виды (Юдин, 1954; Биологическое разнообразие, 2006). Однако сведения о составе липидов растений данного региона и особенно видов, обитающих в атлантико-арктической области северных широт, немногочисленны. Такие данные необходимы для выявления закономерностей формирования липидного комплекса биологических мембран растений в зависимости от систематического положения вида, их приуроченности к географо-ботанической зоне и адаптации к условиям местообитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Побеги *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub (плаун сплюснутый), *Lycopodium annotinum* L. (плаун годичный), листья папоротников *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (голокучник Линнея) и *Woodsia glabella* R. Br. (вудсия голая) отбирали в утренние часы (8 – 10 ч) в первой половине июля 2007 г. на территории ботанического заказника «Сойвинский» (близ пос. Нижняя Омра) (Мартыненко, Груздев, 2008).

Образцы каждого вида (2 – 3 г сырой массы) фиксировали кипящим изопропиловым спиртом. Липиды экстрагировали по методу Блайя и Дайера (Bligh, Dyer,

1959) и идентифицировали с использованием специфических реагентов на отдельные функциональные группы (Кейтс, 1975). Разделение ФЛ проводили методом двумерной тонкослойной хроматографии (ТСХ) на стеклянных пластинках 6×6 см с закрепленным слоем силикагеля с использованием систем растворителей: первое направление – хлороформ : метанол : бензол : аммиак (130 : 60 : 20 : 12); второе направление – хлороформ : метанол : бензол : ацетон : уксусная кислота (140 : 60 : 20 : 10 : 8). Проявляли ФЛ 10%-ной H₂SO₄ в метаноле с последующим нагреванием при температуре 180°C в течение 15 мин. Количество ФЛ определяли по методу Васьяковского и Латышева (Vaskovsky, Latyshev, 1975).

Разделение ГЛ проводили методом одномерной ТСХ на пластинках 10×10 см с использованием системы растворителей – ацетон : бензол : вода (91 : 30 : 8). Проявляли ГЛ 5%-ным раствором 12MoO₃ × H₃PO₄ в этаноле с последующим нагреванием при температуре 120°C в течение 10 мин. Количество ГЛ определяли на денситометре «Sorbfil» (Россия). Для построения калибровочных кривых использовали стандарт моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) («Larodan», Швеция).

НЛ разделяли одномерной ТСХ на пластинках с металлической основой 10×10 см («Сорбполимер», Россия) с последовательным применением систем растворителей – толуол : гексан : муравьиная кислота (70 : 30 : 0.5) и гексан : диэтиловый эфир : муравьиная кислота (60 : 40 : 1) (Кейтс, 1975). Количество НЛ определяли на денситометре «Sorbfil» (Россия), в качестве стандарта для построения калибровочных кривых использовали трипальмитат («Sigma», США).

Содержание ДГТС анализировали на спектрофотометре «Specol-11» (Чехия). Калибровочные кривые строили по предварительно выделенному и очищенному ДГТС в диапазоне 1 – 10 мкг (Rozentsvet et al., 2000).

Для анализа ЖК использовали их метиловые эфиры, которые получали кипячением с 5%-ным раствором HCl в метаноле. Полученные эфиры очищали препаративной ТСХ и анализировали на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» (Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм («RESTEK», США). Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C. Скорость тока газа-носителя (гелий) – 20 мл/мин.

Для оценки достоверности различий между разными группами видов использовали критерии Стьюдента при доверительном интервале $P \leq 0.05$. Значения в таблицах и рисунках представляют средние арифметические 3 – 5 биологических и 3 аналитических повторностей и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно современным представлениям, исследуемые виды растений в систематическом плане относятся к двум отделам Lycopodiophyta и Polypodiophyta (табл. 1). Оба вида Lycopodiophyta представляют один порядок Lycopodiales и одно семейство Lycopodiaceae, а Polypodiophyta представляют один порядок – Aspidiales и два разных семейства – Athyriaceae *G. dryopteris* и Woodsiaceae *W. glabella*. Оба вида плаунов и папоротник *G. dryopteris* являются типичными представителями растительности таёжной лесной зоны голарктического бореального пояса. Папо-

ротник *W. glabella*, встречающийся на известковых скалах гор умеренной зоны северного полушария, является голарктическим арктоальпийским элементом флоры таёжно-тундровой зоны. По экологическому режиму, обусловленному характером увлажнения, все виды, за исключением *D. complanatum*, являются мезофитами.

Таблица 1

Систематическое, географическое и экологическое положение исследованных растений

Систематическое положение	Зоны произрастания	Географический элемент	Экологическая группа
Lycopodiophyta Lycopodiopsida Lycopodiales Lycopodiaceae <i>Lycopodium annotinum</i>	Таёжная	Голарктический бореальный	Мезофит
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	Таёжная	Бореальный голарктический вид	Ксеромезофит
Polypodiophyta Polypodiopsida Aspidiales Athyraceae <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Таёжная	Голарктический бореальный	Мезофит
Woodsiaceae <i>Woodsia glabella</i>	Таёжно-тундровая	Голарктический арктоальпийский	Мезофит

Содержание суммарных липидов (СЛ) в сырой массе побегов плаунов и листьев папоротников варьировало от 14.9 до 28.7 мг/г. При этом побеги *L. annotinum* содержали в 1.5 раза больше СЛ, чем побеги *D. complanatum*. У

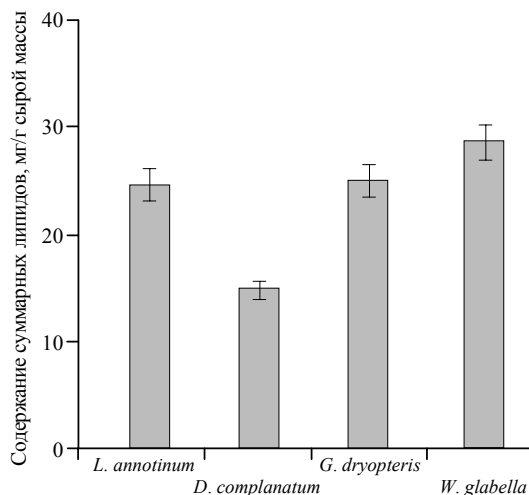


Рис. 1. Содержание суммарных липидов в растениях Южного Тимана

листьев папоротников достоверных различий по этому показателю выявлено не было (рис. 1). Анализ полученных данных показал, что различия в содержании СЛ между исследованными растениями не связаны с их принадлежностью к экологической группе, к систематическому или географическому положению вида. Наиболее низкое содержание СЛ отмечено у ксеромезофита *D. complanatum*. Ранее нами было показано, что у плауна *D. complanatum* произрастающего в зоне широколиственных лесов (Одинцовский район Московской области), содержание СЛ состав-

ляло около 40 мг/г сырой массы (Розенцвет и др., 2002 а). У плауна *L. annotinum*, обитающего в зоне смешанных лесов (Белорецкий район Республики Башкортостан), оно превышало 70 мг/г сырой массы. По-видимому, содержание СЛ не является биохимическим показателем, отражающим систематическое положение таксона, так как зависит от условий произрастания.

Липиды, выделенные из нативных растительных тканей, обычно разделяют на ПЛ и НЛ. Их химическое строение, локализация внутри клетки и функциональное значение различны (Somerville et al., 2000). Полярные липиды обеспечивают специфическое жидкокристаллическое состояние мембран за счет строго определенного состава. В исследованных растениях Южного Тимана ПЛ представлены тремя группами, среди которых доминируют ГЛ, за ними следуют ФЛ и БЛ (рис. 2). Липиды плаунов из смешанных и широколиственных лесов умеренной зоны не отличались от липидов одноименных видов растений, обитающих в подзоне средней тайги на Южном Тимане, по соотношению основных групп ПЛ, а именно ГЛ > ФЛ > ДГТС (Розенцвет и др., 2002 б). Не выявлено также отличий в соотношении этих групп липидов для родственных видов папоротников из других географических районов (Rozentsvet et al., 2000).

Относительное содержание ГЛ в составе липидов у плаунов выше, чем у папоротников, у которых наблюдается явное преимущество в содержании ФЛ и ДГТС.

Отличительным признаком криптогамных растений является наличие БЛ, в частности ДГТС (Eichenberger, 1993; Dembitsky, 1996; Rozentsvet et al., 2000). Считают, что они являются эволюционно более древними типами липидов. Под воздействием различных видов стресса – осмотического, водного, при дефиците фосфора и т.д. – количество БЛ может увеличиваться (Киселева и др., 2008; Benning et al., 1995). Повышение содержания ДГТС в составе мембранных липидов рассматривают как один из древних механизмов биохимической адаптации растений с участием липидных молекул (Sato, Furuya, 1983; Künzler, Eichenberger, 1997; Makewicz et al., 1997).

Исследованные виды растений Южного Тимана способны синтезировать ДГТС подобно филогенетически родственным видам, обитающим в других географических и климатических зонах (Rozentsvet, 2004). Плауны, относящиеся к одному семейству, не отличались между собой количественным содержанием ДГТС 9.9 – 11.2% от суммы липидов (см. рис. 2). Филогенетическое родство папоротников ограничивается уровнем порядка, поэтому и различия в содержании БЛ

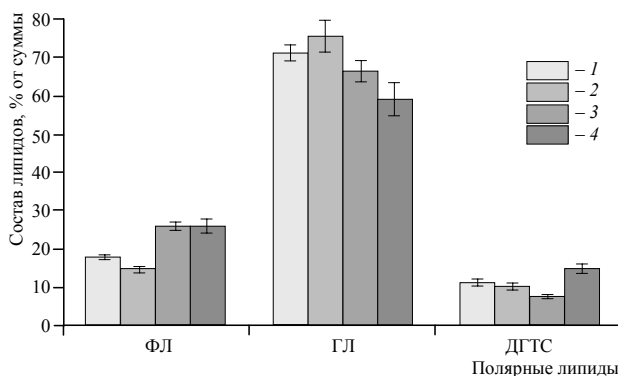


Рис. 2. Состав полярных липидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

более существенны (7.6). Так, в листьях *W. glabella* количество ДГТС было наибольшим – 15%. Можно предположить, что повышенное содержание ДГТС является признаком, способствующим адаптации этого арктоальпийского вида к суровым условиям обитания.

Как уже отмечалось, структурно-функциональное значение липидов различно. ГЛ и фосфатидилглицерин (ФГ) входят в состав липидов мембран тилакоидов хлоропластов (Siegenthaler, Trémolières, 1998). Эти липидные компоненты играют важную роль в фотосинтезе растений, регулируя взаимодействие отдельных комплексов фотосистем (Hölzl, Dörman, 2007). Анализ ГЛ – главных липидов хлоропластов, не выявил существенных различий между видами по относительному содержанию индивидуальных ГЛ (рис. 3). У всех растений доминировали МГДГ, на их долю приходилось 55 – 60% от суммы ГЛ. Содержание дигалактозилдиацилглицерина (ДГДГ) было на уровне 34 – 39%. Наиболее низким (5.6 – 9.6%) было

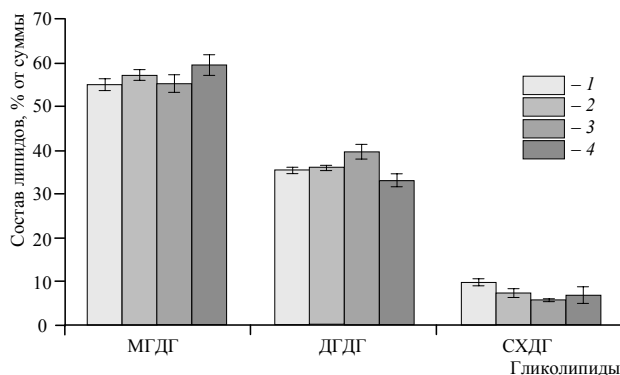


Рис. 3. Состав гликолипидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

содержание сульфохинозилдиацилглицерина (СХДГ). ФЛ являются структурным элементом клеточных мембран, которые отделяют клетку от внешней среды и разделяют ее на отдельные компартменты (Mazliak, 1977). Более 80% ФЛ составляли фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), ФГ и фосфатидилинозит (ФИ). Были обнаружены минорные компоненты – фосфатидная кислота и дифосфатидилглицерин. На рис. 4 показано, что у всех видов растений доля ФХ составляла 41.9 – 46.8% от суммы ФЛ. Во фракции *L. annotinum* отмечено самое низкое содержание ФЭ – 5.7%. Несмотря на различия в составе ФЛ, у всех видов прослеживается общая закономерность в их соотношении: преобладает ФХ, за ним следуют ФГ или ФЭ, а затем ФИ.

В составе НЛ были идентифицированы триацилглицерин (ТАГ), эфиры стероидов (ЭС), свободные стеринны (СС), свободные жирные кислоты СЖК), воски (В), спирты (СП) и углеводороды (У) (рис. 5). Данные состава НЛ *W. glabella* показывают, что содержание ТАГ в листьях папоротника намного выше (в 3 раза), чем у *D. complanatum* и *Lycopodiophyta*.

Согласно данным, приведённым в табл. 1, папоротник *W. glabella* является представителем арктоальпийской группы растений, тогда как другие исследованные виды относятся к бореальной группе. Учитывая распространение *W. glabella*, можно предположить, что повышенное содержание ТАГ – основного источника запасаемой энергии и характерное для данного вида повышенное содержание БЛ, способствуют его продвижению в северные широты и высокогорья.

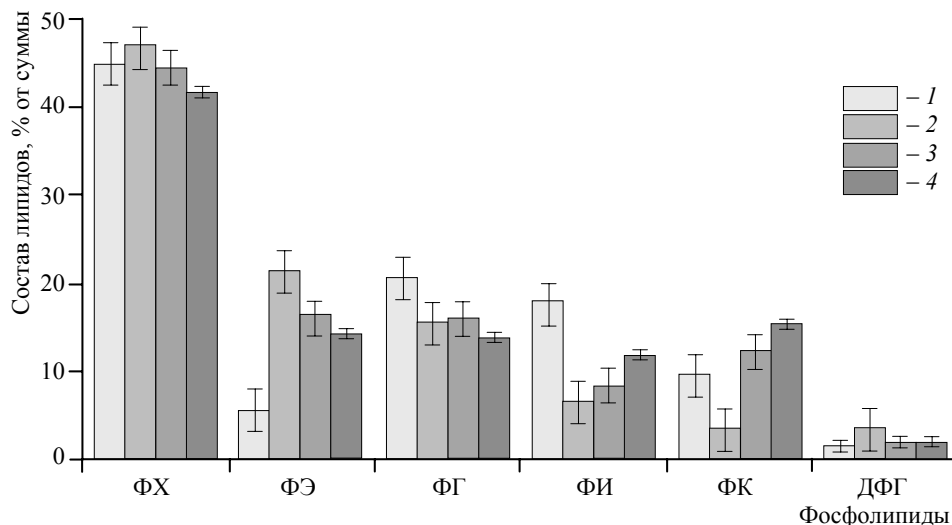


Рис. 4. Состав гликолипидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

Функциональные свойства и состояние мембран во многом зависят от состава ЖК в липидном бислое. Количество ненасыщенных жирных кислот (ННЖК) существенно влияет на проницаемость мембран и активность многих мембраносвязанных ферментов (Болдырев и др., 1990; Loll et al., 2007). Из табл. 2 видно, что основную группу ЖК составляют кислоты с длиной цепи 16 – 18 атомов углерода, но довольно значителен (4.9 – 12.3%) вклад кислот с длиной цепи более 20 атомов углерода. ННЖК представлены мононенасыщенными (С18:1), диеновыми (С18:2; 20:2) и полиненасыщенными ЖК (ПНЖК). Среди последних преобладает линоленовая (С18:3) и арахидоновая (С20:4) ЖК, что типично для этой группы растений (Heigh, 1969; Jamieson, Reid, 1975). Среди насыщенных ЖК у всех видов преобладала пальмитиновая кислота (С16:0). Наибольшее количество ННЖК, свыше 80% от суммы ЖК, отмечено у *W. glabella*. У других видов этот показатель значительно ниже (59 – 67%). Основной вклад в ненасыщенность липидов *W. glabella* вносят моноеновые и диеновые кислоты. Ненасыщенность липидов *D. complanatum* и *G. dryopteris* образуется, главным образом, за счет триеновой кислоты (С18:3n3). Считается, что высокая степень ненасыщенности ЖК определяет возможности организмов приспосабливаться к низким температурам за счет менее плотной упаковки молекул в бислое мембран. Поскольку *W. glabella* имеет наибольшее количество ненасыщенных ЖК, то можно полагать, что этот вид обладает наибольшими адаптационными возможностями по отношению к данному фактору.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный в данной работе фактический материал впервые характеризует состав липидов и жирных кислот у представителей четырех видов высших споро-

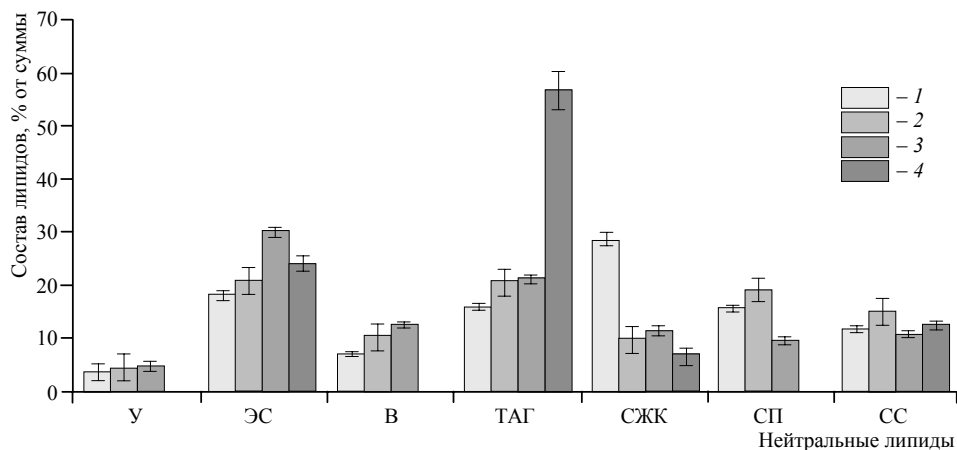


Рис. 5. Состав нейтральных липидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

Таблица 2

Содержание жирных кислот исследованных растений, % от суммы

Кислоты	<i>L. annotinum</i>	<i>D. complanatum</i>	<i>G. dryopteris</i>	<i>W. glabella</i>
< 12	11.4±2.4	0.8±0.1	0.0±0.0	0.0±0.0
14:0	2.0±0.7	1.4±0.1	0.7±0.0	0.3±0.0
15:0	0.9±0.1	1.6±0.0	0.3±0.0	0.2±0.0
16:0	25.8±0.2	26.9±0.5	30.4±1.6	13.5±0.6
16:1	1.6±0.1	1.1±0.0	0.6±0.2	0.3±0.0
18:0	2.1±1.3	2.6±0.0	3.7±0.1	1.5±0.8
18:1 n 9 t	2.0±0.4	6.3±0.3	1.6±0.6	0.3±0.0
18:1 n 9	9.2±1.7	11.8±2.1	10.3±0.6	30.9±1.6
18:2 n 6	11.1±0.2	16.1±1.3	10.6±0.9	28.9±1.5
20:0	1.0±0.1	0.3±0.1	2.7±0.0	1.4±0.7
18:3 n 6	0.1±0.0	0.5±0.1	0.4±0.1	0.8±0.3
18:3 n 3	14.7±0.6	23.0±0.2	25.7±2.8	13.6±0.1
20:2	0.4±0.1	0.3±0.0	0.2±0.0	0.2±0.1
22:0	2.3±0.2	0.4±0.1	2.6±0.1	1.4±0.0
20:3 n 6	0.0±0.0	0.5±0.0	0.4±0.0	0.3±0.1
20:4	0.4±0.1	1.3±0.2	2.8±0.1	2.4±0.6
20:3 n 3	0.2±0.1	0.2±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
23:0	0.5±0.0	0.2±0.0	0.2±0.0	0.1±0.0
20:5	2.0±0.1	1.2±0.1	3.4±0.2	1.1±0.1
X	10.5±0.5	2.6±0.0	2.5±0.3	3.1±0.8
НК	34.6±3.4	33.4±2.1	40.6±3.0	18.4±1.2
МНЖК	12.8±2.2	19.2±2.1	12.5±0.6	31.5±2.2
Диеновые	11.3±1.0	16.4±2.2	10.8±1.2	29.1±3.2
ПННЖК	28.9±2.6	43.1±1.9	43.5±1.1	47.3±2.1

Примечание. t – двойные связи находятся в *транс*-конфигурации; n – положение двойной связи; X – суммарные неидентифицированные кислоты.

вых растений Южного Тимана, отличающихся по таксономическому положению, принадлежности к географической и экологической группе. Выявлены отличия в количественном содержании и качественном составе липидов и ЖК. В спектре мембранных липидов обнаружены ГЛ, ФЛ и БЛ. Установлено, что для липидного комплекса листьев арктоальпийского вида папоротника *W. glabella* характерны высокая доля запасных липидов – ТАГ и мембранных липидов – 1,2-диацилглицеро-3-О-4'- (N,N,N-триметил) гомосеринов, а также высокая ННЖК. Обосновано предположение, что эти особенности отражают географическое и экологическое положение вида, способствуют продвижению в высокие широты и горные условия.

Авторы выражают признательность Л. В. Тетерюк за помощь в определении видов и Л. М. Тарановой за помощь в проведении анализов.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00436) и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4. Охраняемые природные комплексы Тимана / под ред. С. В. Дегтевой. Сыктывкар : Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2006. Ч. 1. 272 с.

Болдырев А. А., Котелевцев С. В., Ланио М., Альварес К., Перес П. Введение в мембранологию. М. : Изд-во МГУ, 1990. 208 с.

Головко Т. К. Актуальные вопросы экофизиологии растений // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества) : материалы конф. Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2005. Ч. I. С. 88 – 91.

Кейтс М. Техника липидологии. М. : Мир, 1975. 323 с.

Киселева М. А., Котлова Е. Р. Влияние длительного фосфорного голодания на мембранные липиды свободноживущей и симбиотических видов *Pseudococcomyxa* // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 1. С. 88 – 96.

Леса Республики Коми / под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М. : Издат.-продюсер. центр «Дизайн. Информация. Картография», 1999. 332 с.

Мартыненко В. А., Груздев Б. И. Сосудистые растения Республики Коми / под ред. С. В. Дегтевой. Сыктывкар : Изд-во Изд-во Коми науч. центра УрО РАН, 2008. 136 с.

Озернюк Н. Д. Механизмы адаптаций. М. : Наука, 1992. 272 с.

Пьянков В. И., Мокроносов А. Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 4. С. 515 – 531.

Розенцвиг О. А., Козлов В. Г., Спирихин Л. В. Липиды некоторых видов Lycopodiophyta // Химия природных соединений. 2002 а. № 4. С. 251 – 255.

Розенцвиг О. А., Филин В. Р., Саксонов С. В., Мещеряков В. В. Сезонная динамика полярных липидов в листьях папоротников *Dryopteris filix-mas* и *Matteuccia struthiopteris* // Биохимия. 2002 б. Т. 67, № 9. С. 1215 – 1221.

Юдин Ю. П. Растительность // Производительные силы Коми АССР. Т. III. Ч. I. Растительный мир / под ред. Н. Е. Кабанова. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. С. 16 – 42.

Bazzaz F. Plants in Changing Environments : Linking Physiological, Population and Community Ecology. Cambridge : Cambridge University Press, 1996. 312 p.

Benning C., Huang Z., Gage D. Accumulation of a novel glycolipids and a betaine lipid in cells of *Rhodobacter sphaeroides* grown under phosphate limitation // Arch. Biochem. and Biophys. 1995. Vol. 317. P. 103 – 111.

- Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37, № 10. P. 911 – 917.
- Dembitsky V. M. Betaine ether linked glycerolipids : chemistry and biology // Progr. Lipid. Res. 1996. Vol. 35, № 1. P. 1 – 51.
- Eichenberger W. Betaine lipids in lower plants. Distribution of DGTS, DGTA and phospholipids, and the intracellular localization and site of biosynthesis of DGTS // Plant Physiol. Biochem. 1993. Vol. 31, № 2. P. 213 – 221.
- Harwood J. L. What's so special about plant lipids // Plant lipid biosynthesis. Fundamentals and agricultural application / ed. J. L. Harwood. Cambridge : Cambridge University Press, 1998. P. 305 – 363.
- Heigh W. Fatty acid composition and biosynthesis in ferns // Biochim. Biophys. Acta. 1969. Vol. 176. P. 647 – 630.
- Hölzl G., Dörman P. Structure and function of glycerolipids in plants and bacteria // Progr. Lipid Res. 2007. Vol. 46. P. 225 – 243.
- Jamieson G. R., Reid E. H. The fatty acid composition of fern lipids // Phytochemistry. 1975. Vol. 14. P. 2229 – 2232.
- Kuiper P. J. C. Environmental changes and lipid metabolism in higher plants // Plant Physiol. 1985. Vol. 64. P. 118 – 122.
- Künzler K., Eichenberger W. Betaine lipids and zwitterionic phospholipids in plants and fungi // Phytochemistry. 1997. Vol. 46, № 5. P. 883 – 892.
- Loll B., Kern J., Saenger W., Zouni A., Biessadka J. Lipids in photosystem II: Interactions with protein and cofactors // Biochim. Biophys. Acta. 2007. № 1767. P. 509 – 519.
- Makewicz A., Gribi C., Eichenberger W. Lipids of *Ectocarpus fasciculatus* (Phaeophytaceae). Incorporation [^{14}C] oleata and the role of TAG and MGDG in lipid metabolism // Plant Cell Physiol. 1997. Vol. 38. P. 952 – 960.
- Mazliak P. Glyco- and Phospholipids of Biomembranes in Higher Plants // Lipids and Lipid Polymers in Higher Plants / eds. M. Tevini, H. K. Lichtenthaler. Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer-Verlag, 1977. P. 48 – 72.
- Rozentsvet O. A. Comparative examination of distribution of phospholipids and a betaine lipid DGTS in tropical fern species // Biochem. System. and Ecol. 2004. Vol. 36, № 3. P. 303 – 311.
- Rozentsvet O. A., Saksonov S. V., Dembitsky V. M. Occurrence of diacylglycerol-trimethyl-homoserines and major phospholipids in some plants // Phytochemistry. 2000. Vol. 53. P. 1 – 7.
- Sato N. Betaine lipids // Bot. Mag. Tokyo. 1992. Vol. 105, № 1077. P. 185 – 197.
- Sato N., Furuya M. Isolation and identification of diacylglycerol-O-4'-(N,N,N-trimethyl)-homoserine from the fern *Adiantum capillus-veneris* L. // Plant and Cell Physiol. 1983. Vol. 24, № 6. P. 1113 – 1120.
- Siegenthaler P. A., Trémolières A. Role of acyl lipids in the function of photosynthetic membranes in higher plants // Lipids in photosynthesis : structure, function and genetics. Advances in photosynthesis and respiration / eds. P. A. Siegenthaler, N. Murata. Dordrecht : Springer, 1998. Vol. 6. P. 79 – 98.
- Somerville Ch., Browse J., Jaworski J. G., Ohlrogge J. B. Lipids // Biochemistry and molecular biology of plants / eds. B. B. Buchanan, W. Gruissem, R. L. Jones / Amer. Society of Plant Physiologists. Rockville, 2000. P. 456 – 527.
- Vaskovsky V. E., Latyshev N. A. Modified Jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms // J. Chromatogr. 1975. Vol. 115, № 1. P. 246 – 249.

УДК 597.08.591.5

ПЛОДОВИТОСТЬ СИНЦА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Ю. А. Северов, Р. Р. Сайфуллин

*Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет
Россия, 420021, Казань, М. Межлаука, 1
E-mail: objekt_sveta@mail.ru*

Поступила в редакцию 28. 03.10 г.

Плодовитость синца Куйбышевского водохранилища. – Северов Ю. А., Сайфуллин Р. Р. – На основе собранного в Мешинском заливе в 2009 г. материала проанализированы показатели плодовитости синца Куйбышевского водохранилища. В сравнении с литературными данными предыдущих лет исследований отмечено значительное снижение индивидуальной абсолютной плодовитости, зафиксированное в 80-х гг. прошлого столетия. Сегодня наблюдается стабилизация данного показателя на уровне наблюдаемого в условиях Средней Волги. Ухудшение условий обитания негативно сказалось на всех биологических показателях синца, а вследствие этого замечено снижение относительной плодовитости уже при меньшей массе и размерах тела, чем в прежние годы. Но представленные данные все же свидетельствуют о достаточно высокой воспроизводительной способности популяции синца сегодня.

Ключевые слова: *Abramis ballerus*, Куйбышевское водохранилище, Мешинский залив, индивидуальная абсолютная плодовитость, воспроизводительная способность, популяция, условия обитания.

Fecundity of Blue Bream *Abramis ballerus* in the Kuybyshev reservoir. – Severov Y. A. and Saifullin R. R. – The fecundity parameters of Blue Bream in the Kuybyshev Reservoir were analyzed on the basis of our material collected in the Meshensky Bay in 2009. In comparison with the literature data of previous years, a considerable decrease in the absolute fecundity is noted. Nowadays, this index is stabilized at the level observed in the Middle Volga conditions. The worsened environmental conditions have affected all biological indices of Blue Bream, and, as a consequence, a fecundity reduction is noted with a less weight and body size than in former years. However, our data give evidence of a rather high reproductive potential of the Blue Bream population now.

Keywords: *Abramis ballerus*, Kuybyshev reservoir, Meshinsky Bay, individual absolute fecundity, reproductive potential, population, environmental conditions.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из основных показателей возможностей воспроизводства вида является его плодовитость. У рыб плодовитость, наряду с возрастной структурой, ростом и возрастом полового созревания зачастую является одним из важнейших факторов для сохранения и увеличения численности популяции. В представленной работе поставлена задача: оценить показатели плодовитости синца (*Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758)) на современном этапе становления Куйбышевского водохранилища и проследить ее изменения в зависимости от различных биологических показателей и условий существования, а также сравнить с данными предыдущих лет исследований по данному вопросу в Куйбышевском и других водохранилищах.

Синец на сегодняшний день является одним из основных потребителей зоопланктона и типичным фитофилом Куйбышевского водохранилища. Имея небольшое значение в рыбном хозяйстве Средней Волги, синец, после образования водохранилища, а именно с 80-х гг. прошлого века занимает одно из ведущих положений в промысле среди мелкочастиковых видов рыб. На сегодняшний день это один из основных промысловых видов Куйбышевского водохранилища, его ежегодный вылов колеблется в пределах 500 – 600 тонн, что дает второе – третье место (после леща и густеры) в рыбном промысле всего водохранилища. Рост уловов синца во многом обусловлен изменением среды обитания. Найдя в водохранилище богатую кормовую базу, а также большие нагульные площади, синец занял практически свободную экологическую нишу, обеспеченную огромными запасами своего основного корма – зоопланктона, количество которого в условиях водохранилища резко возросло. Рост уловов связан и с постепенным приспособлением синца к условиям размножения в весенний период (Кузнецов, 2002).

Новые условия обитания вызвали изменения в биологии синца. В водохранилище повысились рост и упитанность, уменьшились сроки полового созревания. Изменились и показатели плодовитости синца, которая, как отмечают некоторые исследователи, в водохранилище стала значительно превышать таковую в реках. Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость синца в Средней Волге по данным А. В. Лукина и А. Л. Штейнфельд (1949) составляла 10800 икринок. Первые и наиболее полные данные по плодовитости синца и ее динамике после образования водохранилища можно найти в Трудах Татарского отделения «ГосНИОРХ» (Егерева, Махотин, 1960), в работах С. С. Гайниева (1961) и Г. М. Смирнова (1966). В дальнейшем плодовитость синца Куйбышевского водохранилища исследовалась В. А. Кузнецовым (1990, 2002).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы литературные данные, касающиеся плодовитости синца Куйбышевского водохранилища в различные периоды его существования. Представленный материал собран в преднерестовый период 2009 г. в верхней части Куйбышевского водохранилища – в низовьях Мешинского залива по общепринятой методике (Правдин, 1966). Рыба отлавливалась ставными сетями с ячейей 36 – 60 мм с экспозицией 12 часов. Возраст определялся по спилам первых лучей спинного плавника и чешуе (Чугунова, 1959). Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) определялась весовым методом по навеске в 1 г у рыб на IV стадии зрелости (Правдин, 1966). Относительная плодовитость (ОП) вычислялась по отношению к общей массе тела. Относительная популяционная плодовитость (ОПП) рассчитывалась по методу Г. В. Никольского (Никольский, 1965), с поправками В. А. Кузнецова (Кузнецов, 1988), а продолжительность вегетационного периода – по методу Г. Г. Винберга в пересчете на дни с температурой воды 20°C (Винберг, 1956).

Диаметр икринок вычислялся под биноклем на основании промеров 10 икринок каждой особи. Статистическая обработка материала шла в программе Microsoft Office Excel по руководству Г. В. Лакина (Лакин, 1990). Обозначения: $M \pm m$ – среднеарифметическая и ее ошибка; Lim – вариация признака; C_v – коэффициент вариации. Достоверными считались различия на уровне значимости $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Показатели плодовитости синца изменяются в зависимости от условий обитания, а также от линейных размеров самок, их веса и возраста (Юровицкий, 1958; Смирнов, 1966; Хашем, 1969; Фесенко, 1974; Володин, 1982; Кузнецов, 1990), что прослеживается и на нашем материале.

Различные показатели плодовитости проанализированы у 78 самок синца, имеющие следующие размерно-возрастные показатели. Размерный состав колебался от 21 до 32 см, массово представлены особи длиной 23 – 27 см, средний показатель линейных размеров самок синца 26.0 ± 0.36 см. Анализ весового состава показал, что доминировали рыбы весом 150 – 350 г, в то время как особи весом более 400 г и менее 150 г представлены лишь 9 экземплярами. Средняя масса составила 270.0 ± 11.83 г. Что касается возраста исследованных самок синца, то самыми многочисленными являются особи в возрасте 5 – 7 лет, относящиеся к поколениям 2004, 2003 и 2002 годов рождения соответственно, а весь материал представлен 6 возрастными группами в возрасте от 4 до 9 лет (5.8 ± 0.13 лет). Следует отметить, что в научных и промысловых уловах встречаются самки возрастом до 15 лет, но с 8 – 9 летнего возраста, вследствие интенсивного промыслового изъятия, акцентированного, прежде всего, на отлов крупных, быстрорастущих особей, рыбы более старшего возраста встречаются достаточно редко. Наибольшее значение на сегодняшний день в естественном воспроизводстве синца имеют особи 6 и 7 лет – доминирующие генерации данной популяции, но которые в свою очередь и наиболее массово используются промыслом, что в целом негативно сказывается на состоянии основной части нерестового стада синца.

Половая зрелость синца наступает в возрасте 4 года, лишь у единичных самцов – в 3, массовое созревание синца, как самок, так и самцов, наблюдается у 5-годовиков, встречается лишь небольшое количество неполовозрелых особей этого возраста (Северов и др., 2009). Но следует отметить, что в популяции синца обнаруживаются неполовозрелые особи (самки и самцы) даже в возрасте 6 и 7 лет, составляющие в некоторые годы до 20 % от всего числа обследованных рыб.

Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость синца исследованного района в 2009 г. составила 30036.9 ± 1.33 тыс. шт., с колебаниями от 4192.5 до 53363.0 тыс. шт. Значения относительной плодовитости синца колебались от 27.9 до 152.3 шт./г, при среднем значении 95.7 ± 2.78 шт./г. Масса гонад самок находилась в пределах от 9.0 до 73.0 г, со средним значением 31.6 ± 1.77 г ($C_v = 49.49\%$). Прирост массы гонад на 50 г массы тела составляет 9.8 ± 0.70 г, что подтверждается и предыдущими наблюдениями (Кузнецов, 1990). Масса гонад самок синца имеет тесную корреляционную связь с возрастом рыб ($r = 0.86 \pm 0.01$), с массой тела ($r = 0.96 \pm 0.02$), с длиной тела ($r = 0.95 \pm 0.01$). Диаметр икринок у разновозрастных самок колебался от 0.6 до 1.83 мм при $M \pm m - 1.24 \pm 0.03$ мм ($C_v = 16.76\%$).

Сравнивая показатели ИАП с аналогичными сведениями, полученными ранее В. А. Кузнецовым в 1985 г. (Кузнецов, 1990), можно отметить, что сегодня у синца отмечены большие значения этого показателя. По данным этого автора, ИАП синца Куйбышевского водохранилища в 1985 г. составляла 26.15 ± 1.30 тыс. шт. Большие значения ИАП синца в 2009 г. можно объяснить его более высокими биологи-

ческими показателями, влияющий на развитие новой генерации икры предшествующий вегетационный период с температурами воды 20°C в эти годы разнился незначительно (1984 г. – 136.3 дня; 2008 г. – 129.8 дня). Продукция зоопланктона в сравненные годы составила в 1984 г. 1.17 г/м³, в 2008 г. 1.04 г/м³.

В 1985 г. длина тела синца составила 25.8±0.2 см, масса тела – 209.4±6.0 г, масса гонад – 27.4±1.6 г. Средний возраст синца 1985 г. (5.7±0.07 лет) практически совпадает с нашими данными. Но средний показатель ОП синца в 1985 г. был более значителен – 121.8±4.6 шт./г. Выше были и воспроизводительные способности синца 80-х гг. прошлого столетия (см. ниже), в основном из-за ежегодного роста его запасов, так как целый ряд лет (1979, 1983, 1985, 1987) были весьма благоприятны для его размножения и обусловили появление многочисленных генераций, определивших рост уловов.

С возрастом значения индивидуальной абсолютной плодовитости синца закономерно увеличиваются (табл. 1).

Таблица 1

Зависимость показателей плодовитости синца Куйбышевского водохранилища
от возраста самок в 2009 году

Возраст	Показатель						n
	ИАП, тыс. шт.		ОП, шт./г		Масса гонад, г		
	<i>M</i> ± <i>m/lim</i>	<i>Cv</i> , %	<i>M</i> ± <i>m/lim</i>	<i>Cv</i> , %	<i>M</i> ± <i>m/lim</i>	<i>Cv</i> , %	
4	10546.9±0.26 9012–12914	9.46	65.7±2.49 50.0–83.3	13.70	11.5±0.59 9.0–18.3	19.25	13
5	19349.9±2.04 4192–34289	39.95	87.9±3.87 59.4–115.4	17.61	23.9±2.13 13.0–46.4	35.63	17
6	29327.8±1.86 16010–49020	32.97	104.6± 4.75 63.7–162.3	23.18	34.2±2.19 17.4–62.4	32.74	26
7	32245.6±1.75 15288–43604	22.12	100.9± 3.94 67.9–132.9	15.63	42.7±2.21 24.5–58.5	20.71	16
8	43040.1±4.8 34020–53363	22.62	115.2± 8.02 101.3–131.1	13.93	54.2±6.35 45.0–73.0	23.45	4
9	45711.5±0.50 45060–46363	1.55	98.15±9.05 89.1–107.2	13.03	65.5±5.50 60.0–71.0	11.87	2

Коэффициент корреляции показателей «возраст – индивидуальная абсолютная плодовитость» имеет весьма высокие значения ($r = 0.98 \pm 0.02$). Наименьшими средними показателями ИАП – 10546.9±0.26 тыс. шт. – обладают впервые созревающие 4-годовалые самки, что обусловлено в первую очередь небольшими размерами яичников молодых рыб. Наибольшую индивидуальную абсолютную плодовитость – 45711.5±0.50 тыс. икринок – имеют самые взрослые 9-летние самки.

Ежегодный прирост индивидуальной абсолютной плодовитости синца наиболее выражен у рыб 5 и 6 лет и составляет к 5 годам – 8803.0 тыс. шт., к 6 годам жизни – 9977.9 тыс. шт. К 7-летнему возрасту прирост абсолютной плодовитости синца снижается до 2917.8 тыс. икринок. К 9 годам прирост ИАП синца составляет только 2671.4 тыс. икринок, что связано в основном со снижением темпов линейно-весового роста.

Значения относительной плодовитости, относительно возраста синца также меняются. Наибольшая относительная плодовитость (ОП) наблюдается у самок в

ПЛОДОВИТОСТЬ СИНЦА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

возрасте 6 – 8 лет. Максимальные показатели ОП – 115.2 ± 8.02 икринок, приходящиеся на 1 г массы тела, отмечены у 8-летних самок. Между данными показателями (возраст – ОП) корреляционная связь умеренна $r = 0.49 \pm 0.01$. По достижению 9-летнего возраста у самок синца значения относительной плодовитости начинают снижаться, достигая среднего показателя 98.1 ± 9.05 шт./г. У впервые созревающих самок средние значения ОП наименьшие и составляют 65.7 ± 2.49 шт./г с колебаниями 50 – 83 икринки.

Анализируя имеющиеся данные по плодовитости одновозрастных особей синца за историю существования Куйбышевского водохранилища, можно отметить, что значения ИАП существенно колебались (табл. 2). Как отмечалось выше, синец в условиях Средней Волги по одним данным имел среднюю ИАП 10.8 тыс. икринок, при варьировании от 4.4 тыс. шт. до 25.5 тыс. шт. (Лукин, Штейнфельд, 1949), по другим – 13.5 тыс. шт., с колебаниями от 7.5 тыс. шт. до – 21.3 тыс. шт. (Смирнов, 1966). После образования водохранилища показатели ИАП резко возросли, достигнув среднего значения 31.3 тыс. шт. (Смирнов, 1966), что обусловлено в первую очередь улучшением условий обитания синца и появлением нескольких многочисленных генераций. Как отмечает В. А. Кузнецов, к 1990-м гг., по мере увеличения численности популяции синца в Куйбышевском водохранилище, росли и средние значения ИАП (Кузнецов, 2002). В дальнейшем, с ухудшением условий обитания, наблюдается снижение темпов его линейного и весового роста, а вместе с этим и снижение показателей ИАП.

Таблица 2

Средняя абсолютная плодовитость синца Куйбышевского водохранилища в разные годы в зависимости от возраста, тыс. икринок

Исследователь, год	Возраст, лет								
	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Смирнов, 1958	–	10.4	20.9	35.2	41.2	46.9	45.8	66.6	66.9
Смирнов, 1960	4.7	14.2	21.1	37.2	35.2	–	52.2	–	–
Кузнецов, 1985	–	–	19.8	30.2	–	–	–	–	–
Наши данные, 2009	–	10.5	19.3	29.3	32.2	43.0	45.7	–	–

Индивидуальная абсолютная плодовитость синца довольно тесно связана с длиной его тела. Коэффициент корреляции между ИАП и длиной тела r составил 0.89 ± 0.01 . Можно отметить, что на сегодняшний день ИАП самок синца длиной тела 26 – 30 см по нашим данным имеет наибольшие значения за всю историю существования Куйбышевского водохранилища (табл. 3).

К тому же самки данной размерной группы на сегодняшний день являются особями двух доминирующих генераций исследованной популяции, которые имеют наибольшее значение в естественном воспроизводстве синца, а также весьма высокие показатели упитанности и линейно-весового роста. Среди самок одинаковой длины наибольшие значения ИАП отмечены у рыб с большей массой тела, что вполне закономерно и отмечено для синца раннего периода существования Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ (Смирнов, 1966; Хашем, 1969).

Показатели относительной плодовитости синца с увеличением линейных размеров тела повышаются, и по достижению 28 см у синца наблюдается максималь-

ное значение ОП – 119.0 ± 9.08 икринок, приходящихся на 1 г массы рыбы. Затем, с дальнейшим увеличением размеров тела, отмечается снижение ОП – при длине 29 см ее значения достигают 103.8 ± 4.63 , при длине 30 см – 104.6 ± 2.55 . У единственной самки с длиной тела 32 см показатель ОП составил лишь 89.1 шт./г. Максимальный прирост ОП отмечен у рыб длиной 23 – 24 см. По-видимому, в настоящее время именно при этих размерах у самок синца Куйбышевского водохранилища наблюдается максимальное развитие генеративной функции половой железы. Значение коэффициента корреляции r между сравненными показателями составляет 0.50 ± 0.05 .

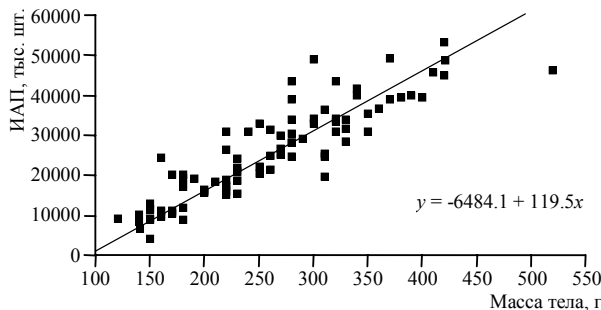
Таблица 3

Средняя абсолютная плодовитость синца Куйбышевского водохранилища в разные годы в зависимости от длины тела, тыс. икринок

Год наблюдения	Длина тела, см								n
	18–20	20–22	22–24	24–26	26–28	28–30	30–32	32–34	
1951*	7.5	9.2	17.8	21.4	–	–	–	–	8
1960*	–	–	12.6	15.0	19.5	32.1	38.7	52.2	45
1980**	–	–	–	14.8	19.6	28.3	51.2	65.4	10
1985**	–	9.8	21.4	22.8	31.4	39.0	–	–	50
1999**	7.4	10.1	13.5	24.0	30.7	36.5	44.2	–	47
2009***	–	9.7	14.9	23.0	32.6	39.9	47.3	–	78

Примечание. * – данные Г. М. Смирнова (1966); ** – данные В. А. Кузнецова (2002); *** – наши данные.

Как видно из рисунка, значения индивидуальной абсолютной плодовитости синца с увеличением массы тела повышаются и имеют связь в виде прямолинейной зависимости. Это подтверждается достаточно высоким значением коэффициента корреляции между сравненными показателями ($r = 0.89 \pm 0.01$). Уравнение, предложенное М. Т. Живковым (Живков, 1983), $y = a + bx$, где коэффициент a – «стартовая плодовитость», b – «скорость нарастания плодовитости», описывает данные показатели синца Куйбышевского водохранилища и имеет вид $y = -6484.1 + 119.5x$. Самки массой тела 100 – 150 г имеют наименьшие средние значения ИАП – 11619.4 ± 2.28 тыс. шт., с колебаниями от 8.3 до 18.7 тыс. шт. ($C_v = 41.23\%$). Максимальные приросты ИАП наблюдаются у самок массой от 250 до 300 г. У самок данной весовой группы прирост ИАП составляет около 9 тыс. икринок на 50 г/массы. Средние показатели ИАП рыб массой от 250 до 300 г равны 29181.2 ± 1.39 ($C_v = 20.23\%$). Максимальные средние показатели ИАП – 45912.4 ± 2.87 тыс. шт., наблюдаются у самок синца с наибольшей мас-



Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости синца Куйбышевского водохранилища от массы тела

сы. Максимальные средние показатели ИАП – 45912.4 ± 2.87 тыс. шт., наблюдаются у самок синца с наибольшей мас-

ПЛОДОВИТОСТЬ СИНЦА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

сой – 400 – 450 г. У единственной самки с максимальной массой 520 г ИАП составила 46363 тыс. шт.

Значения ОП с увеличением массы также растут, но с набором синцом массы 250 г наблюдается тенденция снижения показателей ОП. Данное наблюдение отмечено и для самок синца Рыбинского водохранилища, но в 60-х гг. прошлого столетия в этом водоёме данный показатель начинал снижаться у рыб массой 400 г (Хашем, 1969).

Наибольший прирост ОП в нашем материале отмечен у рыб массой от 200 до 300 г. Следует отметить, что значения ОП у рыб одной весовой группы весьма колеблются. Так, например, у особей массой 150 – 200 г ($n = 23$), эти значения находились в пределах от 27.9 до 153.0 шт./г. Наиболее плодовитыми среди рыб одинаковой массы оказались более упитанные самки.

Величина относительной популяционной плодовитости (ОПП) синца Куйбышевского водохранилища, рассчитанная по вышеописанному методу, по нашим данным составляет 25.0 тыс. шт.

В 1960 г. значение ОПП синца составляло 13.7 тыс. шт., в 1980 г. – 28 тыс. шт., в 1985 г. – 29 тыс. шт., в 1999 г. – 18.8 тыс. шт. (Кузнецов, 2002). Это позволяет сделать вывод, что показатели ОПП синца Куйбышевского водохранилища в настоящее время, по сравнению с уровнем 1999 г. весьма повысились и имеют большую величину, что говорит о возросшей воспроизводительной способности синца, в относительной мере – об увеличении его численности и достаточно удовлетворительном состоянии популяции этого вида.

ВЫВОДЫ

1. Средняя абсолютная плодовитость синца Куйбышевского водохранилища на сегодняшний день равняется 30036.9 ± 1.33 тыс.шт., с колебаниями от 4192.5 до 53363.0 тыс. шт. Значения относительной плодовитости синца колеблются от 27.9 до 152.3 шт./г, при среднем значении 95.7 ± 2.78 шт./г.

2. Показатели относительной плодовитости синца Куйбышевского водохранилища начинают снижаться по достижению им 9-летнего возраста, длины тела 28 см и массы тела 250 г. Максимальные значения ОП отмечены у 8-летних самок синца – 115.2 шт./г.

3. На сегодняшний день у синца в связи с ухудшением условий обитания, падением темпов линейно-весового роста отмечено снижение средних показателей плодовитости, по сравнению с таковыми в 80-х гг. прошлого столетия, когда у популяции синца были зарегистрированы наилучшие биологические показатели в наиболее оптимальных условиях обитания в Куйбышевском водохранилище.

Тем не менее, средние биологические показатели и значения плодовитости синца в современных условиях Куйбышевского водохранилища стали превышать таковые показатели конца 1990-х и начала 2000-х годов. Сегодня средние значения показателей плодовитости синца стали сравнимы с таковыми синца из Средней Волги и начального периода функционирования Куйбышевского водохранилища.

4. Достаточно высокое значение относительной популяционной плодовитости синца Куйбышевского водохранилища в настоящее время (25 тыс. шт.), увеличившееся по сравнению с показателями 1999 г. в определенной мере свидетельст-

ует о возросшей воспроизводительной способности популяции этого вида в данном водоёме и в некоторой мере об увеличении его численности.

5. Существенное влияние на нерестовое стадо синца Куйбышевского водохранилища оказывает промысловый лов. Сегодня на Куйбышевском водохранилище промысловыми организациями используются только ставные сети, которые в первую очередь отлавливают крупных, быстрорастущих особей, как правило, самок, оказывая негативное влияние на качественную структуру стада синца. Вследствие этого рыбы старше 9 лет в уловах достаточно редки, а именно старшевозрастные самки синца имеют наиболее важное значение в его естественном воспроизводстве в Куйбышевском водохранилище.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск : Изд-во Белорус. ун-та, 1956. 250 с.
- Володин В. М. Плодовитость массовых видов рыб Рыбинского водохранилища. Плодовитость синца *Abramis ballerus* (L., 1758) // Биология внутр. вод. 1982. № 53. С. 32 – 36.
- Гайниев С. С. Наблюдения над размножением некоторых промысловых рыб в Центральном плесе Куйбышевского водохранилища // Учён. зап. Ульян. пед. ин-та. 1961. Вып. 6. С. 62 – 69.
- Егерева И. В., Махотин Ю. М. Наблюдение над ростом и возрастом полового созревания синца в Куйбышевском водохранилище (1958 – 1959 гг.) // Тр. Татарского отд-ния ГосНИОРХ. 1960. Вып. 9. С. 270 – 280.
- Живков М. Т. К вопросу об относительной плодовитости рыб // Гидробиология. 1983. № 19. С. 70 – 85.
- Кузнецов В. А. Плодовитость и качество икры рыб. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 1988. 27 с.
- Кузнецов В. А. Изменчивость плодовитости и качества икры синца Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 4. С. 615 – 620.
- Кузнецов В. А. Изменение биологических показателей и численности синца *Abramis ballerus* (Cyprinidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища в процессе его формирования // Биология внутр. вод. 2002. № 2. С. 75 – 82.
- Лакин Г. В. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лукин А. В., Штейнфельд А. Л. Плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги // Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук. 1949. Вып. 1. С. 86 – 106.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М. : Наука, 1965. 382 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищ. пром-ть, 1966. 367 с.
- Северов Ю. А., Сайфуллин Р. Р., Шакирова Ф. М. Половая структура и возраст полового созревания синца центральной части Куйбышевского водохранилища // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований : тр. Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Казань : Изд-во Татар. гос. гуманитар.-пед. ун-та, 2009. Т. 3. С. 282 – 285.
- Смирнов Г. М. Синец Куйбышевского водохранилища // Учён. зап. Казан. гос. ун-та. 1966. Т. 127, кн. 7. С. 103 – 131.
- Фесенко Г. М. О плодовитости цимлянского синца // Тр. Волгогр. отд-ния ГосНИОРХ. 1974. Т. 8. С. 116 – 125.
- Хашем М. Т. Половое созревание и плодовитость синца *Abramis ballerus* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 3. С. 489 – 496.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
- Юровицкий Ю. Г. О факторах, определяющих численность синца в Рыбинском водохранилище // Зоол. журн. 1958. Т. 38, вып. 12. С. 1861 – 1865.

УДК 591.69:597.55

**ПАРАЗИТОФАУНА РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* DYBOWSKI, 1877
(OSTEICHTHYES: ODONTOBUTIDAE)
В НЕКОТОРЫХ ВОДОЁМАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

С. Г. Соколов, Е. Н. Протасова, А. Н. Решетников

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: sokolovsg@mail.ru

Поступила в редакцию 05.12.10 г.

Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) в некоторых водоёмах Европейской части России. – Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н. – Ротан – аборигенный вид бассейна р. Амур и некоторых других бассейнов дальневосточного региона Евразии. В течение XX в. этот вид широко распространился в водоёмах Европы и Сибири. О паразитофауне ротана на территории Европы имеются лишь отрывочные сведения. Мы провели паразитологическое обследование ротанов из 13 водоёмов Европейской части России. Выявлен 31 вид и неопределённая до вида форма паразитов. Двадцать видов и форм впервые зарегистрированы у ротана на территории Европы. Специфические паразиты ротана *Gyrodactylus perccotti* и *Nippotaenia mogurndae* впервые отмечены в бассейне р. Волга. Приведены описания *G. perccotti*, метацеркарий *Opisthioglyphe ranae* и мероцеркоид *Ophiotaenia europaea*, а также метацеркарий, адолескарий и личинок нематод с невыясненной видовой принадлежностью. Таксономическое разнообразие обнаруженных паразитов подтверждает, что вселенец-ротан включился в нативные паразитарные системы европейских пресноводных водоёмов.

Ключевые слова: ротан, *Perccottus glenii*, фауна паразитов, Европа.

Parasite fauna of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) in some waterbodies of European Russia. – Sokolov S. G., Protasova E. N., and Reshetnikov A. N. – The fish rotan is native to the Amur river basin and some other basins in the Far East of Eurasia. This species has been widely distributed in the waterbodies of Europe and Siberia. There are only fragmentary data about the parasite fauna of rotan in Europe. A parasitological study of rotans from 13 waterbodies of European Russia was made. 31 parasite species and unidentified forms were recorded. 20 species and forms were first recorded in European rotan. Some specific parasites of rotan (*Gyrodactylus perccotti* and *Nippotaenia mogurndae*) have been first found for the Volga river basin. Descriptions of *G. perccotti*, the merocercoid of *Ophiotaenia europaea*, the metacercaria of *Opisthioglyphe ranae*, and several unidentified forms of parasites are presented. The taxonomic diversity of the registered parasites confirms the introduced rotan having joined the native parasite systems in European freshwater waterbodies.

Key words: *Perccottus glenii*, parasite fauna, Europe.

ВВЕДЕНИЕ

Ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (сем. Odontobutidae) – аборигенный вид бассейна р. Амур и некоторых сопредельных водных систем. В XX в. этот вид был завезен в водоёмы различных регионов бывшего СССР (Еловенко, 1981; Решетников, 2001). В настоящее время он интенсивно расселяется по водоёмам Восточной Европы и Сибири (Решетников, 2009). Вселение ротана в малые изолированные во-

доёмы Европейской части континента сопровождается существенным угнетением популяций нативных гидробионтов: некоторых видов макробеспозвоночных, рыб и амфибий (Мантейфель, Решетников, 2001; Reshetnikov, Manteifel, 1997; Reshetnikov, 2003). Данные о паразитофауне ротана в водоёмах Европы немногочисленны (Шигин, 1980, 1986; Соколов и др., 2008, 2011; Košuthová et al., 2004, 2008, 2009; Hanzelová et al., 2007; Nikolic et al., 2007; Ondračková et al., 2007; Moravec, 2008; Oros, Hanzelová, 2009; Mierzejewska et al., 2010).

Цель настоящего исследования – расширение знаний о видовом составе паразитов ротана в европейских водоёмах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран методом полного паразитологического вскрытия ротанов из водоёмов, расположенных на территории Саратовской, Брянской, Воронежской и Ярославской областей России.

Работы в Саратовской области проведены в период с 5 по 9 сентября 2008 г. Рыб отлавливали в оз. Сазанка и водоёмах с условными названиями «Расловка» и «Рыбхоз». Озеро Сазанка находится в черте г. Энгельс в Анисовской пойме на левом берегу р. Волга. Весной оно ежегодно сообщается с другими водоёмами поймы и руслом Волги. «Расловка» является правобережным заливом Волгоградского водохранилища (р. Волга), расположенным в черте пос. Расловка (Саратовский район). Точка отлова ротанов отделена от русла Волги обширным мелководьем шириной 4 км. «Рыбхоз» – это рыбоводный пруд, устроенный в левобережной части поймы Волги в районе пос. Шумейка (Энгельсский район). Водоём изолирован от русла Волги. Всего обследовано: 51 ротан с телом длиной 24 – 78 мм (здесь и ниже приводится абсолютная длина L) из «Расловки», 37 экз. (56 – 176 мм) из оз. Сазанка и 12 экз. (50 – 195 мм) из «Рыбхоза».

В Брянской области рыб отлавливали в озере с условным названием «Несвоевка» в окрестностях дер. Несвоевка Новозыбковского района (бассейн р. Днепр) в октябре 2009 г. Обследовано 12 ротанов с телом длиной 142 – 182 мм.

Работы в Воронежской области проведены в период с 7 по 21 сентября 2009 г. Рыб отлавливали в 8 водоёмах: оз. Михальчик, оз. Ульяновское, оз. Осиновское, оз. Большое шурячье, оз. Терниха, оз. Ольховое, оз. Глушица запорная и оз. Глушица подстепная. Все они представляют собой старицы р. Хопёр (бассейн р. Дон), расположенные на его левом берегу на территории Хопёрского государственного природного заповедника. Водоёмы изолированы от основного русла реки большую часть года. Всего обследовано: 3 ротана (74 – 81 мм) из оз. Михальчик, 17 экз. (51 – 193 мм) из оз. Ульяновское, 1 экз. (66 мм) из оз. Осиновское, 2 экз. (73 – 77 мм) из оз. Большое шурячье, 2 экз. (104 – 131 мм) из оз. Терниха, 5 экз. (85 – 146 мм) из оз. Ольховое, 6 экз. (80 – 100 мм) из оз. Глушица запорная и 37 экз. (54 – 200 мм) из Глушица подстепная. Выборка ротана из оз. Глушица подстепная, для которой выполнен полный подсчет числа метацеркарий *Prohemistomidae* gen. sp. в каждой рыбе, равна 32 экз.

В Ярославской области рыб отлавливали в р. Нерль в окрестностях дер. Копнино Переславского района (бассейн р. Волга) в июле и сентябре 2008 г. Обследовано 6 ротанов длиной 42 – 160 мм.

Фиксацию и последующую обработку паразитов проводили с использованием общепринятых методов (Гусев, 1983; Быховская-Павловская, 1985; Шигин, 1986).

В работе использована макросистема нематод, разработанная P. De Ley, M. Blaxter (2004) и классификация типов личинок цестод, предложенная L. Chervy (2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В целом у ротана из 13 обследованных водоёмов обнаружен 31 вид и неопределенная до вида форма паразитов, принадлежащий к 1 классу инфузорий (Oligohymenophorea), 5 классам гельминтов (Monogenea, Cestoda, Trematoda, Chromadoreae, Enoptera), 1 классу моллюсков (Bivalvia) и 1 классу членистоногих (Branchiura) (табл. 1 – 3). Подробнее рассмотрим только гельминтов, по которым имеет-ся ряд замечаний.

Таблица 1

Видовой состав паразитов ротана в некоторых водоёмах Европейской части России, классы: Oligohymenophorea, Monogenea и Cestoda

Вид паразита	Водоём	Встречаемость, % (± статистическая ошибка)	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия (± статистическая ошибка)
<i>Trichodina</i> sp.	«Расловка»	49.0±7.0	–	–
	оз. Сазанка	21.6±6.8	–	–
	«Рыбхоз»	у 1 из 12 рыб	–	–
<i>Gyrodactylus perccotti</i>	«Расловка»	5.9±3.3	1–2	0.08±0.05
	оз.Сазанка	10.8±5.1	1	0.11±0.05
	«Рыбхоз»	у 4 из 12 рыб	1–2	–
<i>Gyrodactylus</i> sp.	«Расловка»	2.0±1.9	2	0.04±0.04
<i>Nippotaenia mogurndae</i>	оз. Сазанка	78.4±6.8	1–17	3.43±0.59
	«Рыбхоз»	у 10 из 12 рыб	1–15	–
<i>Ophiotaenia europaea</i> , nr	«Расловка»	19.6±5.6	1–2	0.24±0.07
	оз. Михальчик	у 1 из 3 рыб	1	–
	оз. Ульяновское	5.9±5.7	2	0.12±0.12
	оз. Терниха	у 2 из 2 рыб	1	–
	оз. Ольховое	у 4 из 5 рыб	1–5	–
	оз. Глушица запорная	у 5 из 6 рыб	1–6	–
	оз. Глушица подтепная	51.4±8.2	1–11	1.51±0.41

Примечание. nr – мероцеркоид.

Моногенеи представлены одним видом – *Gyrodactylus perccotti* Ergens et Yuhhimenko, 1973 и формой (*Gyrodactylus* sp.) с неясной видовой принадлежностью (см. табл. 1).

Gyrodactylus perccotti (описание по 6 экз.) – рис. 1, 1. Локализация: плавники. Длина срединных крючьев 0.073 – 0.080 мм, их острия 0.029 – 0.032 мм, основной части 0.055 – 0.057 мм, внутреннего отростка 0.029 – 0.032 мм; длина краевого крючка 0.031 – 0.035 мм и собственно крючка краевых крючьев 0.009 – 0.011 мм. Размер брюшной соединительной пластинки 0.008 – 0.010 × 0.022 – 0.023 мм, длина ее бороды 0.016 – 0.022 мм. Это первые сведения о морфологии данного паразита из европейского части ареала.

***Gyrodactylus* sp.** Видовая идентификация *Gyrodactylus* sp. была невозможна из-за плохой сохранности материала. От *G. perccotti* данный паразит отличается меньшей длиной срединных крючьев (0.068 – 0.069 мм) и собственно крючков краевых крючьев (0.008 мм). Локализация: плавники.

Цестоды представлены двумя видами – *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Miyata, 1940 и инкапсулированными мероцеркоидами *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (см. табл. 1). Приводим описание мероцеркоидов *O. europaea*, впервые обнаруженных у костных рыб (Osteichthyes) в естественных условиях.

Ophiotaenia europaea (описание по 11 экз.) – рис. 1, 2, 3. Локализация: стенка и мезентерий кишечника. Тело округлой, овальной или грушевидной формы; его размер 0.19 – 0.36 × 0.16 – 0.26 мм. Сколекс инвагинированный, с четырьмя субмедиан-

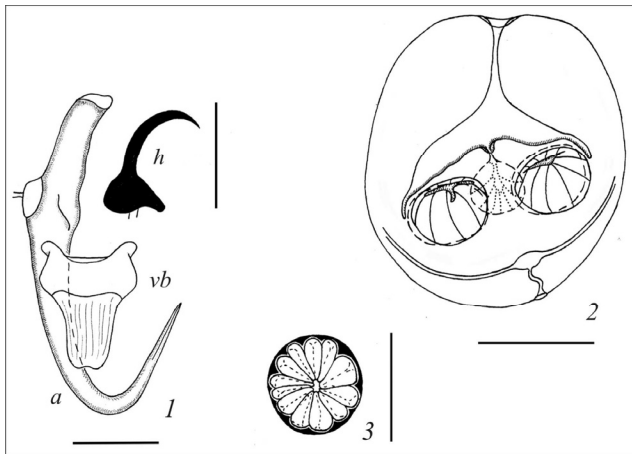


Рис. 1. *Gyrodactylus perccotti* и *Ophiotaenia europaea* из рота-на: 1 – хитиновые органы *G. perccotti* (*h* – собственно крючок краевого крючка; *a* – срединный крючок; *vb* – брюшная соединительная пластинка); 2, 3 – мероцеркоид *O. europaea* (2 – общий вид, 3 – апикальный железистый орган, поперечный оптический срез). Масштаб, мм: *a*, *vb* – 0.02; *h* – 0.01; 2 – 0.1, 3 – 0.05

ными присосками и овоидным апикальным железистым органом. Апикальный орган с центральным каналом, окруженным радиально ориентированными железами каплевидной формы, лежащими несколькими вертикальными рядами. Размер апикального органа 0.033 – 0.049 × 0.031 – 0.059 мм; ширина сколекса 0.143 – 0.177 мм, ширина присосок 0.055 – 0.080 мм. Поверхность сколекса, включая присоски и их полости, с шипиками. Церкомер отсутствует. Инвагинационная пора хорошо заметная. Экскреторная

пора на заднем конце тела. Экскреторный пузырь и парные каналы экскреторной системы имеются.

Трематоды представлены 17 видами и неопределенными до вида формами (см. табл. 2). Ряд трематод (*Echinochasmidae* gen. sp., *Plagiorchida* gen. sp., *Echinostomatidae* gen. sp. и *Trematoda* gen. sp. II) не удалось детально изучить из-за плохой сохранности материала. Метацеркарии *Diplostomum* sp. объединяют незрелых особей. Вероятно, вышеуказанные формы трематод являются сборными и включают несколько видов. Приводим описание трематод с невыясненной видовой принадлежностью и трематод, впервые отмеченных у костных рыб в природных условиях (*Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791)). Все эти паразиты, за исключе-

нием *Paramphistomoidea* gen. sp., представлены инцистированными метацеркариями. Единственная обнаруженная особь *Paramphistomoidea* gen. sp. находилась на «адолескарном» уровне развития, не имела цисты и найдена при компрессорном просмотривании головы ротана.

Таблица 2

Видовой состав паразитов ротана в некоторых водоёмах Европейской части России, класс Trematoda

Вид паразита	Водоём	Встречаемость, % (± статистическая ошибка)	Интенсив- ность инвазии, экз.	Индекс обилия (± статистиче- ская ошибка)
<i>Paramphistomoidea</i> gen. sp., ads	«Расловка»	2.0±1.9	1	0.02±0.02
<i>Echinochasmatidae</i> gen. sp., mtc.	«Расловка»	11.8±4.5	1–6	0.24±0.13
<i>Isthmiophora</i> sp., mtc.	«Рыбхоз»	у 1 из 12 рыб	1	–
	оз. Сазанка	54.1±8.2	1–20	2.76±0.83
	«Рыбхоз»	у 1 из 12 рыб	7	–
	оз. Терниха	у 2 из 2 рыб	6–20	–
	оз. Ольховое	у 4 из 5 рыб	1–20	–
	оз. Глушица подстепная	91.9±4.5	1–98	28.86±3.97
<i>Echinostoma</i> cf. <i>chloropodis</i> , mtc.	«Расловка»	2.0±1.9	1	0.02±0.02
<i>Echinostoma</i> sp., mtc.	«Несвоевка»	у 4 из 12 рыб	1–6	–
<i>Echinostomatidae</i> gen. sp., mtc.	оз. Глушица запорная	у 1 из 6 рыб	1	–
	«Несвоевка»	у 6 из 12 рыб	1–3	–
<i>Opisthioglyphe ranae</i> , mtc.	«Расловка»	2.0±1.9	1	0.02±0.02
	оз. Глушица подстепная	10.8±5.1	1–4	0.22±0.12
	оз. Терниха	у 1 из 2 рыб	1	–
<i>Plagiorchiida</i> gen. sp., mtc.	«Расловка»	17.6±5.3	1–2	0.20±0.06
	р. Нерль	у 2 из 6 рыб	1–3	–
<i>Trematoda</i> gen. sp. I, mtc.	«Расловка»	49.0±7.0	1–5	0.78±0.15
<i>Trematoda</i> gen. sp. II, mtc.	оз. Глушица подстепная	2.7±2.7	1	0.03±0.03
<i>Cyathocotylidae</i> gen. sp., mtc.	оз. Глушица запорная	у 3 из 6 рыб	1–3	–
<i>Prohemistomidae</i> gen. sp., mtc.	оз. Терниха	у 2 из 2 рыб	1–14	–
	оз. Ольховое	у 2 из 5 рыб	2–3	–
	оз. Глушица запорная	у 5 из 6 рыб	1–10	–
	оз. Глушица подстепная	97.3±2.7	1–217	29.81±7.50
<i>Diplostomum chromatophorum</i> , mtc.	«Расловка»	2.0±1.9	1	0.02±0.02
<i>Diplostomum</i> sp., mtc.	«Расловка»	2.0±1.9	1	0.02±0.02
	оз. Сазанка	5.4±3.7	2	0.11±0.07
<i>Sphaerostomum globiporum</i>	«Расловка»	15.7±5.1	1–2	0.20±0.07
<i>Azygia lucii</i>	оз. Глушица подстепная	8.1±4.5	1–2	0.11±0.06

Примечание. mtc – метацеркария, adc – адолескария.

***Paramphistomoidea* gen. sp.** (описание по 1 экз.) – рис. 2, 1. Тело овальной формы, с двумя глазными пятнами, 0.24 × 0.15 мм. Фаринкс терминальный, 0.055 × 0.065 мм, со слабовыраженными дивертикулами. Присоска большая, 0.117 × 0.110 мм, смещена к заднему концу тела, но не доходит до его края. Пищевод с неотчетливо обособленным задним бульбусом. Кишечник сильно расширен, его ветви оканчи-

ваются позади уровня середины брюшной присоски. Экскреторное отверстие на спинной стороне тела. Латеральные экскреторные каналы тянутся вперед до уровня ротовой присоски. Половой зачаток плотно сжат и сдвинут расширившимся кишечником к бульбусу пищевода.

***Isthmiophora* sp.** (описание по 6 экз.) – рис. 2, 2. Метациркарии в сферических цистах. Локализация: слизистая ротовой полости, жаберная дуга и жаберная

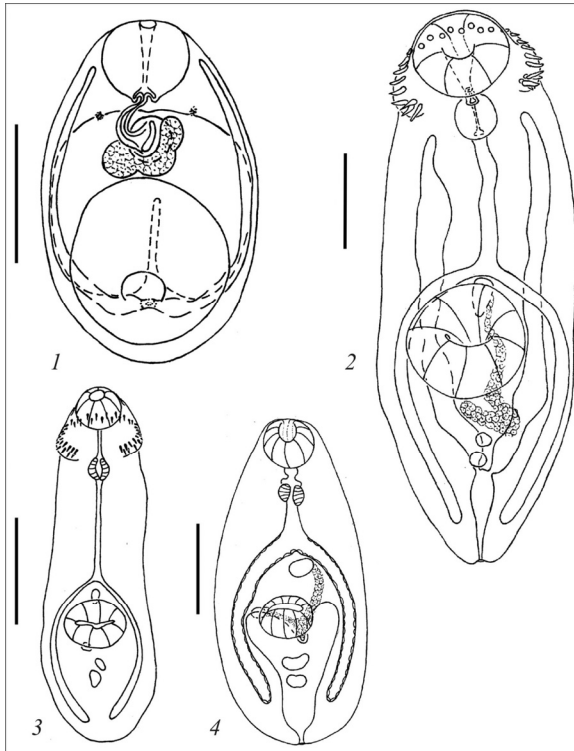


Рис. 2. Трематоды ротана: 1 – *Paramphistomoidea* gen. sp.; 2 – *Isthmiophora* sp.; 3 – *Echinostoma* sp.; 4 – *Opisthioglyphe ranae*. Масштаб, мм: 1, 3, 4 – 0.1, 2 – 0.05

крышка. Размер тела 0.24 – 0.28 × 0.09 – 0.11 мм. Покровы тела с шипиками. Ширина адорального диска 0.074 – 0.090 мм. Адоральный диск с 27 шипами. Угловых шипов по 4 с каждой стороны, лежат парами друг над другом. Дорсальные шипы располагаются двумя (оральным и аборальным) непрерывающимися рядами. Размер латеральных шипов 0.008 – 0.009 × 0.002 – 0.003 мм. Ротовая присоска 0.043 – 0.049 × 0.049 – 0.057 мм, брюшная присоска 0.052 – 0.063 × 0.059 – 0.068 мм, фаринкс 0.023 × 0.022 – 0.025 мм. Префаринкс короткий. Длина пищевода равна или почти равна длине брюшной присоски. Расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски 0.15 – 0.17 мм (58.9 – 63.3% длины тела). Сифоны экскреторной системы достигают уровня фаринкса. Зачатки семенников и бursы цирруса занимают медианное положение. Обособленный зачаток яичника обнаружить не удалось.

Echinostoma* cf. *chloropodis (описание по 1 экз.). Метациркария в сферической цисте. Локализация: слизистая ротовой полости. Длина тела 0.28 мм. Покровы тела с шипиками. Ширина адорального диска 0.080 мм. Адоральный диск с 47 шипами. Угловых шипов по 4 с каждой стороны, лежат парами друг над другом. Дорсальные шипы располагаются двумя (оральным и аборальным) непрерывающимися рядами. Размер латеральных шипов 0.008 – 0.009 × 0.003 мм. Ротовая присоска 0.042 × 0.042 мм, брюшная присоска 0.065 × 0.065 мм, фаринкс 0.022 × 0.022 мм.

Длина префаринкса равна половине длины фаринкса. Длина пищевода сопоставима с длиной брюшной присоски. Расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски 0.18 мм (64% длины тела). Сифоны экскреторной системы и большая часть экскреторного пузыря не видны. Половой зачаток был поврежден.

***Echinostoma* sp.** (описание по 2 экз.) – рис. 2, 3. Метацицеркарии в сферических цистах. Локализация: почки. Размер тела $0.33 - 0.34 \times 0.10 - 0.11$ мм. Ширина адорального диска 68 – 84 мкм. Адоральный диск с 47 шипами. Угловых шипов по 4 с каждой стороны, лежат парами друг над другом. Дорсальные шипы располагаются двумя (оральным и аборальным) непрерывающимися рядами. Размер латеральных шипов $0.008 - 0.010 \times 0.002$ мм. Ротовая присоска $0.039 - 0.046 \times 0.037 - 0.042$ мм, брюшная присоска $0.047 - 0.051 \times 0.051 - 0.058$ мм, фаринкс $0.020 - 0.022 \times 0.018 - 0.019$ мм. Длина префаринкса 0.028 – 0.033 мм. Длина пищевода 0.088 мм, превышает таковую брюшной присоски в 1.7 – 1.9 раза. Расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски 0.23 мм (67.7 – 69.1% длины тела). Сифоны экскреторной системы и экскреторный пузырь не видны. Зачатки семенников и бursy цирруса занимают медианное положение. Зачаток яичника расположен впереди и несколько правее зачатков семенников.

Opisthioglyphe ranae (описание по 2 экз.) – рис. 2, 4. Метацицеркарии в овальных цистах. Локализация: жаберная дуга и жаберная крышка. Размер тела $0.32 - 0.37 \times 0.14 - 0.17$ мм. Покровы передней половины тела с шипиками. Ротовая присоска $0.055 - 0.061 \times 0.061 - 0.067$ мм, фаринкс $0.020 - 0.023 \times 0.029 - 0.031$ мм, брюшная присоска $0.049 - 0.053 \times 0.057 - 0.063$ мм. Расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски 0.18 – 0.22 мм (57.6 – 59.8% длины тела). Префаринкс 0.020 мм, пищевод 0.035 – 0.043 мм (в 1.5 – 2.2 раза длиннее фаринкса). Кишечные ветви заходят за уровень середины экскреторного пузыря. Экскреторный пузырь Y-образный, с темным содержимым, его латеральные ветви достигают уровня брюшной присоски. Зачаток бursy цирруса лежит за развилкой кишечника, медианно или субмедианно. Зачатки семенников расположены позади брюшной присоски, медианно, один за другим. Зачаток яичника расположен впереди зачатков семенников, у переднего края правой ветви экскреторного пузыря.

Prohemistomidae gen. sp. (описание по 4 экз.) – рис. 3, 1, 2. Метацицеркарии в сферических цистах. Локализация: мускулатура, стенка кишечника и печень. Форма тела изменчивая – от удлинненно-овоидной до овоидной или грушевидной. Размер тела $0.23 - 0.28 \times 0.17 - 0.20$ мм. Вентральная впадина отсутствует. Ротовая присоска $0.037 - 0.043 \times 0.034 - 0.043$ мм, фаринкс $0.020 - 0.022 \times 0.018 - 0.023$ мм, брюшная присоска $0.017 - 0.018 \times 0.020$ мм. Орган Брандеса $0.049 - 0.063 \times 0.055 - 0.061$ мм. Расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски 0.12 – 0.16 мм (52.5 – 57.9% длины тела). В задней половине тела просматриваются каналы вторичной экскреторной системы. Слабо оформленные зачатки гонад лежат дорсально или дорсо-постериально от органа Брандеса.

Cyathocotylidae gen. sp. (описание по 1 экз.) – рис. 3, 3. Метацицеркария в сферической цисте. Локализация: хвостовой плавник. Тело почти дисковидной фор-

мы, его размер 0.14×0.12 мм. Ротовая присоска 0.033×0.033 мм. Брюшная присоска у передней границы органа Брандеса, ее размер 0.012×0.015 мм. Ширина фаринкса 0.020 мм. Вентральная впадина отсутствует. Орган Брандеса относи-

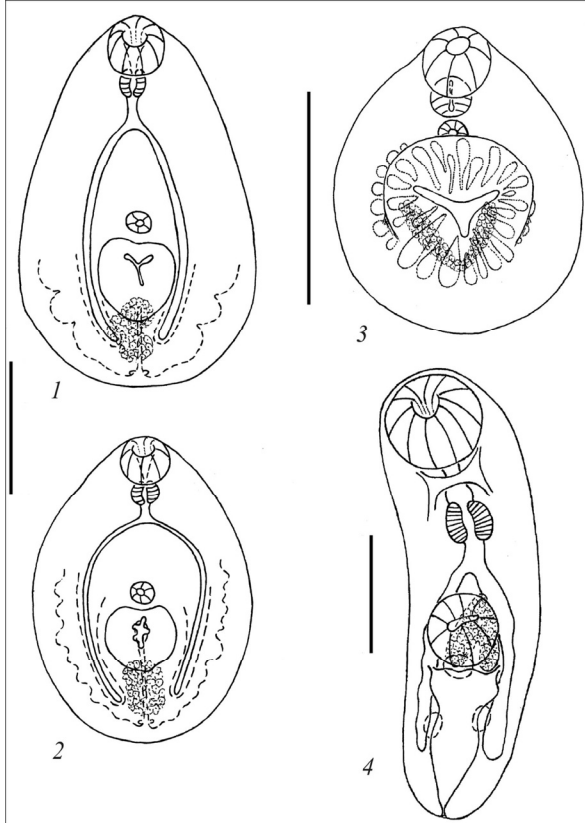


Рис. 3. Трематоды ротана: 1, 2 – *Prohemistomidae* gen. sp.; 3 – *Cyathocotylidae* gen. sp.; 4 – *Trematoda* gen. sp. I.

Масштаб, мм: 1 – 3 – 0.1; 4 – 0.05

немного позади него. Экскреторный пузырь с темным содержимым. Зачатки семенников лежат у боковых сторон экскреторного пузыря, диагонально. Зачаток яичника занимает медианное или субмедианное положение у переднего края экскреторного пузыря.

Нематоды представлены 8 видами и неопределенными до вида формами (см. табл. 3). Все они за исключением *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) находятся на личиночной фазе развития. Приводим описание личинок III возраста *Chromadore* gen. sp. I и *Acuariidae* gen. sp. Детальное изучение *Chromadore* gen. sp. II оказалось невозможным из-за плохой сохранности материала.

тельно крупный, выступает над поверхностью тела; его размер 0.072×0.078 мм. Половой зачаток лежит дорсально от органа Брандеса на уровне его задней половины.

Trematoda gen. sp. I

(описание по 5 экз.) – рис. 3, 4. Метациркории в овальных цистах. Локализация: жаберная дуга и мышечная ткань головы. Размер тела $0.17 - 0.19 \times 0.05 - 0.07$ мм. Покровы передней половины тела с шипиками. Ротовая присоска $0.033 - 0.039 \times 0.031 - 0.042$ мм, фаринкс $0.014 - 0.020 \times 0.020$ мм, брюшная присоска $0.029 - 0.031 \times 0.029 - 0.035$ мм. Расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски $0.10 - 0.11$ мм ($58.1 - 60.3\%$ длины тела). Префаринкс длинный, сопоставим с длиной фаринкса. Длина пищевода равна или меньше длины фаринкса. Кишечные ветви оканчиваются на уровне середины экскреторного пузыря, либо

Таблица 3

Видовой состав паразитов ротана в некоторых водоёмах Европейской части России,
классы: Chromadorea, Enoplea, Bivalvia и Branchiura

Вид паразита	Водоём	Встречаемость, % (± статистическая ошибка)	Интенсив- ность инва- зии, экз.	Индекс обилия (± статистическая ошибка)
Chromadorea gen. sp. I, juv.	«Расловка»	2.0±1.9	1	0.02±0.02
	оз. Сазанка	5.4±3.7	2–4	0.16±0.12
Chromadorea gen. sp. II, juv.	оз. Большое шурячье	у 1 из 2 рыб	2	–
Acuariidae gen. sp., juv.	оз. Сазанка	2.7±2.7	1	0.03±0.03
Raphidascaris acus, juv.	«Расловка»	2.0±1.9	1	0.02±0.02
<i>Spiroxys contortus</i> , juv.	р. Нерль	у 1 из 6 рыб	1	–
	оз. Михальчик	у 2 из 3 рыб	1–2	–
	оз. Ульяновское	82.4±9.2	1–11	3.29±0.81
	оз. Осиновское	у 1 из 1 рыбы	3	–
	оз. Большое шурячье	у 2 из 2 рыб	8–11	–
	оз. Терниха	у 2 из 2 рыб	7–18	–
	оз. Ольховое	у 4 из 5 рыб	1–13	–
	оз. Глушица запорная	у 6 из 6 рыб	3–16	–
	оз. Глушица подстепная	94.6±3.7	1–113	19.16±3.65
<i>Camallanus</i> sp., juv.	р. Нерль	у 1 из 6 рыб	1	–
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	р. Нерль	у 2 из 6 рыб	1–10	–
<i>Eustrongylides mergorum</i> sensu Fagerholm, 1982, juv.	р. Нерль	у 1 из 6 рыб	1	–
	оз. Осиновское	у 1 из 1 рыбы	1	–
<i>Anodonta</i> sp., juv.	«Несвоевка»	у 12 из 12 рыб	1–8	–
<i>Argulus</i> sp.	оз. Сазанка	2.7±2.7	1	0.03±0.03

Примечание. juv. – личинка.

Chromadorea gen. sp. I (описание по 3 экз., размеры по 1 особи) – рис. 4. Локализация: печень и стенка кишечника. Длина тела 0.35 мм, наибольшая ширина 0.02

мм. Кутикула гладкая. Боковые крылья слабо развитые. Головной конец конусовидный с 4 субмедианными головными папиллами. Ротовое отверстие треугольное, субтерминальное, сдвинуто на дорсальную сторону. Стома слабо развитая, широкая, треугольная в поперечном сечении, с тонкими стенками. Пищевод разделен на передний мышечный и задний железистый отделы. Передний конец мышечного отдела пищевода образует бульбус. Бульбус с тремя зубцами, по одному на каждом из его секторов. Длина железистого отдела пищевода

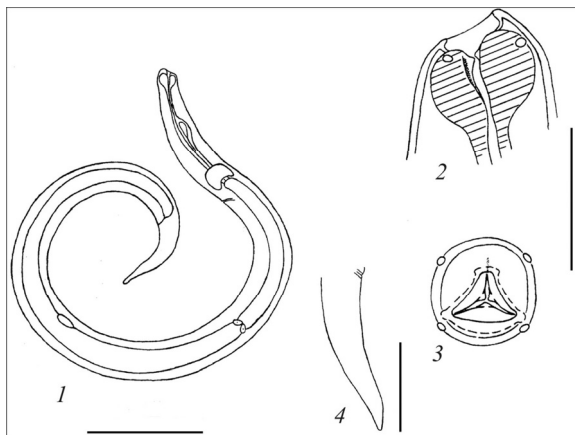


Рис. 4. Личинка *Chromadorea* gen. sp. I из ротана: 1 – общий вид; 2 – головной конец, латеральный вид; 3 – головной конец, апикальный вид; 4 – хвост. Масштаб, мм: 1 – 0.05; 2, 3 – 0.01; 4 – 0.02

0.078 мм, мышечного (без бульбуса) 0.049 мм, размер бульбуса 0.005×0.007 мм. Проток дорсальной пищеводной железы с ясно выраженным расширением в средней части мышечного отдела пищевода. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0.052 мм, до экскреторного отверстия 0.064 мм. Хвост с притупленной вершиной, его длина 0.035 мм.

***Acuariidae* gen. sp.** (описание по 1 экз.). Локализация: стенка кишечника. Личинка с двумя латеральными псевдолябиями треугольной формы и четырьмя головными папиллами в их основании, с вестибулумом и пищеводом, разделенным на мышечный и железистый отделы. Длина тела 0.80 мм, наибольшая ширина 0.04 мм. Нервное кольцо охватывает переднюю часть мышечного отдела пищевода. Половой зачаток чуть позади заднего края железистого отдела пищевода. Длина вестибулума 0.043 мм, мышечного отдела пищевода 0.105 мм, железистого – 0.325 мм. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0.057 мм, до экскреторной поры – 0.066 мм. Хвост с округлой вершиной, изогнут на дорсальную сторону, его длина 0.026 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Надсемейственная принадлежность трематоды *Paramphistomoidea* gen. sp. определена по положению экскреторного отверстия и присоски, а также строению пищевода и фаринкса. В Европейской части России отмечено только два вида надсем. *Paramphistomoidea*, имеющих задний пищеводный бульбус – *Diplodiscus subclavatus* (Goeze, 1782) (*Diplodiscidae*) и *Amurotrema dombrowskajae* Achmerow, 1959 (*Cladorchiidae*). Однако от адолескарий этих видов (Гвоздев и др., 1986; Grabda-Kazubska, 1980) описанная особь отличается положением присоски, протяженностью ветвей кишечника и меньшими размерами тела и органов.

Метацеркария *Isthmiophora* sp. по количеству шипов на адоральном диске и соотношению длин пищевода и брюшной присоски сходна с *Isthmiophora melis* (Schränk, 1788). По данным L. Vojtkova, J. Vojtek (1975), В. Е. Сударикова с соавторами (2002) и В. В. Беспрозванных (2001), метацеркарии этого вида (у авторов *Euparyphium melis*) развиваются в рыбах и земноводных. К сожалению, ряд морфологических характеристик метацеркарии *I. melis*, в частности, размерные признаки тела и органов, не указаны в литературе (Судариков и др., 2002). В этой связи мы не можем провести детального сравнения описанных нами экземпляров с этим видом. Тем не менее, учитывая сходство этих паразитов по габитусу, мы относим обнаруженных нами метацеркарий к роду *Isthmiophora* Lühe, 1909. Описанной выше метацеркарии *Isthmiophora* sp. идентична метацеркария *Echinostomatidae* gen. sp., обнаруженная нами у ротана из Таракановского пруда в Московской области (Соколов и др., 2008).

Нами описаны две метацеркарии с 47 шипами на адоральном диске, расположенными в двойном не прерванном ряду, в числе которых четыре угловых шипа с каждой стороны – *Echinostoma* cf. *chloropodis* и *Echinostoma* sp. На территории Европы такое число и схема расположения шипов характерны только для трематод рода *Echinostoma* Rudolphi, 1809 (Искова, 1985; Kostadinova, Jones, 2005; Kanev et al., 2009). Нам известно описание метацеркарии только одного вида эхиностом с

47 шипами – *E. chloropodis* (Zeder, 1800). Метацеркарии этого вида паразитируют в брюхоногих моллюсках (Стенько, 1978 и др.). *Echinostoma* cf. *chloropodis* по большинству морфологических признаков сходна с метацеркарией *E. chloropodis*. Однако латеральные шипы адорального диска у описанной нами формы несколько короче таковых *E. chloropodis* (Стенько, 1978). *Echinostoma* sp. наиболее четко отличается от *E. chloropodis* и *Echinostoma* cf. *chloropodis* размером брюшной присоски и соотношением длин брюшной присоски и пищевода.

Prohemistomidae gen. sp. с удлинено-овоидным телом, имеющим максимальный из приведенных в описании размер (см. рис. 3, 1), очень схожи с *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914 (Vojtek, 1974). Однако орган Брандеса у *P. ovatus* крупнее, чем у обсуждаемых метацеркарий (Vojtek, 1974 и др.). Другие, отмеченные нами особи Prohemistomidae gen. sp. (см. рис. 3, 2) в меньшей степени сходны с *P. ovatus* как по размерным, так и по качественным (форма тела) признакам. В настоящее время вопрос о видовой принадлежности всех собранных нами экземпляров Prohemistomidae gen. sp. не разрешим. Они могут представлять собой или гостальную экоформу одного вида (в частности, *P. ovatus*) или комплекс из нескольких видов Prohemistomidae.

Малые размеры тела, отсутствие вентральной впадины и относительно крупный орган Брандеса отличают Cyathocotylidae gen. sp. от циаотокотилидных метацеркарий, известных из гидробионтов Восточной Европы (Судариков и др., 2002).

Trematoda gen. sp. I. отличается от метацеркарий, отмеченных у гидробионтов Европейской части России (Судариков и др., 2002), малыми размерами тела, расположением зачатков семенников и соотношением длин префаринкса, фаринкса и пищевода.

Наличие приротового бульбуса пищевода с тремя зубцами в сочетании с формой ротового отверстия и его расположением создают специфичный облик личинки Chromadoreia gen. sp. I, отличающий ее от нематод, регистрируемых в рыбах Европы (Moravec, 1994 и др.). Asuariidae gen. sp. отличается от акуариидных личинок, описанных от европейских рыб, размерами тела и органов (Moravec, 1994).

Таким образом, у ротана нами зарегистрировано 9 оригинальных форм паразитических организмов, по тем или иным признакам отличающихся от видов, известных для рыб и иных гидробионтов Европы. Для уточнения их систематического положения необходимы эксперименты по выращиванию половозрелых особей.

Метацеркарии *O. ranae* и личинки цестоды *O. europaea* впервые обнаружены у костных рыб в естественных условиях. Видовую принадлежность *O. ranae* подтверждают характерные для этого вида форма и протяженность экскреторного пузыря, соотношение длин фаринкса и пищевода, расположение зачатков яичника, семенников и бурсы цирруса и другие признаки. По литературным данным метацеркарии *O. ranae* чаще всего встречаются у водных моллюсков и личинок земноводных (Добровольский, 1965; Grabda-Kazubska, 1968/1969). E. Brumpt (1944/1945) в экспериментальных условиях наблюдал единственный случай формирования цисты с метацеркарией этого вида у рыбы *Gambusia* sp. На принадлежность, исследованных нами личинок цестод к роду *Ophiotaenia* La Rue, 1911 sensu Rego, 1994 указывают: инвагинированный сколекс, поверхность которого покрыта ши-

пиками, 4 субмедианные присоски и апикальный железистый орган. Для территории Восточной Европы достоверно известны только 2 представителя этого рода – *O. europaea* и *O. carpathica* (Sharpilo, Kornjushin et Lisitsina, 1979) (Шарпило, 1976; Sharpilo et al., 1979 и др.). Окончательным хозяином для *O. europaea* являются змеи, главным образом обыкновенный (*Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)) и водяной (*N. tessellata* Laurenti, 1768) ужи, а для *O. carpathica* – тритоны (*Triturus* spp.). Жизненные циклы с той или иной полнотой изучены у обоих видов офиотений. Согласно экспериментальным данным, развитие *O. europaea* осуществляется при обязательном участии земноводных и/или рыб, играющих роль дополнительного хозяина (Шарпило, Монченко, 1971; Biserkov, Genov, 1988; Biserkov, Kostadinova, 1997 и др.). К. Molnar, É. Murai (1978) у сеголетков карпа обнаружили спонтанное заражение цестодами, которые, по мнению V. Biserkov, T. Genov (1988) морфологически сходны с личинками *O. europaea*. Однако не вызывающие сомнений находки личинок *O. europaea* у спонтанно зараженных рыб не описаны. Промежуточным хозяином этого паразита являются веслоногие ракообразные. Личинки *O. europaea* из промежуточного и дополнительного хозяев однотипны по морфологии, но имеют разную биологическую специфику – первые не инвазионны для окончательного хозяина (Шарпило, Монченко, 1971; Biserkov, Genov, 1988; Biserkov, Kostadinova, 1997). По данным В. А. Чумак (1989), в жизненном цикле *O. carpathica* участвуют только промежуточный и окончательный хозяин. В роли промежуточного хозяина выступают веслоногие ракообразные. Личинки *O. carpathica* и *O. europaea* отличаются главным образом по размеру апикального органа. У личинки *O. carpathica* он существенно крупнее, чем у личинок *O. europaea*, как из промежуточного, так и из дополнительного хозяина (Чумак, 1989; Biserkov, Genov, 1988; Biserkov, Kostadinova, 1997). Исследованные нами паразиты по размеру апикального органа наиболее сходны с *O. europaea*. Учитывая особенности жизненных циклов обоих видов офиотений, отмеченных нами личинок относим к виду *O. europaea*. Многочисленные регистрации *O. europaea* у ротана (см. табл. 1) указывают на включение этого вида, а соответственно, и костных рыб как систематической группы хозяев, в паразитарную систему рассматриваемой цестоды. Однако роль ротана как функционального компонента данной системы остается неясной. Для ее определения необходимо изучение трофических связей обыкновенного и водяного ужей – окончательных хозяев этого паразита.

Gyrodactylus percotti специфичен для ротана (Эргенс, 1985), а *N. mogurndae* – как для ротана, так и близкородственных с ним видов рыб (Дубинина, 1971; Yamaguti, Miyata, 1940). Оба вида имеют дальневосточное происхождение. В дальневосточном регионе у ротана зарегистрировано не менее 10 специфичных видов паразитов (Шульман, 1962; Дубинина, 1971; Эргенс, Юхименко, 1973; Vismanis, Yunchis, 1994 и др.). Из их числа на настоящий момент только два вышеуказанных вида обнаружены в водоёмах Европы (Košťuthová et al., 2004, 2008; Hanzelová et al., 2007; Hanzelová, Oros, 2008; Ondračková et al., 2007; Mierzejewska et al., 2010; наши данные). Все остальные отмеченные нами виды (см. табл. 1 – 3) связаны с местными видами рыб и/или других позвоночных и, очевидно, перешли на ротана уже в водоёмах-реципиентах.

До настоящего момента список паразитов, зарегистрированных у ротана на территории Европы, включал 20 видов и неопределенных до вида форм (с учетом единичных находок случайных для него паразитов) – *Trichodina nigra* Lom, 1960, *T. mutabilis* Kazubski et Migala, 1968, *T. acuta* Lom, 1961, *T. pediculus* Ehrenberg, 1838, *T. reticulata* Hirschmann et Partsch, 1955, *Trichodina* sp., *Trichodinella epizootica* (Raabe, 1950) *Gyrodactylus sprostonae* Ling, 1962, *G. longiradix* Malmberg, 1957, *G. gurlleyi* Price, 1937 *G. perccotti*, *N. mogurndae*, *Diplostomum chromatophorum* (Brown, 1931), *Asymphylogladora* sp., *Orientocreadium siluri* (Bychowsky et Dubinina, 1954), *Archigetes limnodrili* (Yamaguti, 1934) (= *Paraglaridacris gobii* (Szidat, 1938)), *Eustrongylides* sp., *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, *Anodonta* sp. и неидентифицированные кокцидии (Шигин, 1986; Соколов и др., 2008, 2011; Юришинец, 2010; Košuthová et al., 2004, 2009; Ondračková et al., 2007; Moravec, 2008; Oros, Hanzelová, 2009 и др.). Наша публикация добавляет к нему еще 20 видов и неопределенных до вида форм (без учета *Trichodina* sp., *Gyrodactylus* sp., *Diplostomum* sp., *Plagiiorchiida* gen. sp., *Echinostomatidae* gen. sp., *Trematoda* gen. sp. II и *Chromadore* gen. sp. II). Полученные данные показывают, что вселенец-ротан широко используется в европейских водных экосистемах в качестве хозяина паразитов (см. табл. 1 – 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Европейской части России у ротана обнаружен 31 вид и неопределенная до вида по тем или иным причинам форма паразитов. Из них 20 видов и форм впервые зарегистрированы у ротана на территории Европы. Специфичные паразиты ротана *Gyrodactylus perccotti* и *Nippotaenia mogurndae* впервые отмечены в бассейне р. Волга. Таксономическое разнообразие обнаруженных паразитов подтверждает, что вселенец-ротан включился в нативные паразитарные системы европейских пресноводных водоёмов.

Авторы искренне благодарны М. Л. Опарину (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН), Н. А. Карпову, В. В. и А. А. Давыденко (Хопёрский заповедник), В. А. Шашуловскому и Ю. А. Малининой (Саратовское отделение ГосНИОРХ) за активную помощь в организации полевых работ, а также М. Б. Шедько и Е. М. Саенко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) за помощь в определении глохидиев.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (проект 5.2.1) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00679-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беспрозванных В. В. Строение и жизненные циклы трематод *Euparyphium melis* и *E. aturenensis* sp.n. (Echinostomatidae) в Приморском крае // Зоол. журн. 2001. Т. 80. С. 5 – 11.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 121 с.
- Гвоздев Е. В., Агапова А. И., Белякова Ю. В. Цикл развития трематоды *Amurotrema dombrowskajae* (Trematoda, Diplostomidae) // Паразитология. 1986. Т. 20. С. 288 – 293.
- Гусев А. В. Методика сбора и обработки материалов по моногенейм, паразитирующим у рыб. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 47 с.

- Добровольский А. А. Некоторые новые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* Frölich, 1791 (Plagiorchiidae) // *Helminthologia*. 1965. Vol. 6. P. 205 – 221.
- Дубинина М. Н. Ленточные черви рыб бассейна Амура // *Паразитол. сб.* 1971. Т. 25. С. 77 – 119.
- Еловенко В. Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоемы Европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // *Зоол. журн.* 1981. Т. 60. С. 1517 – 1522.
- Искова Н. И. Фауна Украины. Т. 34. Трематоды. Вып. 4. Эхиностомататы. Киев : Наук. думка, 1985. 200 с.
- Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // *Журн. общ. биол.* 2001. Т. 62. С. 150 – 156.
- Решетников А. Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоёмах Подмосковья // *Журн. общ. биол.* 2001. Т. 62. С. 352 – 361.
- Решетников А. Н. Современный ареал рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в Евразии // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2009. Т. 1. С. 17 – 27.
- Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н., Воронаева Е. Л. Взаимодействие интродуцированного ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) с местными видами рыб : паразитологический аспект проблемы // *Поволж. экол. журн.* 2011. № 2. С. 203 – 211.
- Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н., Пельгунов А. Н., Воронаева Е. Л. Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоёмах Московской области // *Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию со дня рождения акад. К. И. Скрябина*. М. : Изд-во РАСХН, 2008. С. 365 – 367.
- Стенько Р. П. Особенности жизненного цикла *Echinostoma chloropodis* (Trematoda, Echinostomatidae) // *Зоол. журн.* 1978. Т. 57. С. 338 – 343.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В., Ломакин В. В., Стенько, Р. П., Юрлова Н. И. Метациркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М. : Наука, 2002. Т. 1. 298 с.
- Чумак В. А. Жизненный цикл цестоды *Batrachotaenia carpathica* (Proteocephaloidea, Ophiotaeniidae) // *Паразитология*. 1989. Т. 23. С. 78 – 82.
- Шарпило В. П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев : Наук. думка, 1976. 287 с.
- Шарпило В. П., Монченко В. И. О жизненном цикле офиотении европейской - *Ophiotaenia euiroaea* Odening, 1963 (Cestoda : Ophiotaeniidae) // *Вестн. зоологии*. 1971. № 6. С. 90 – 92.
- Шигин А. А. Трематоды рода *Diplostomum* в биоценозах форелевого хозяйства «Сходня» // *Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР*. М. : Наука, 1980. Т. 30. Гельминты водных и наземных биоценозов. С. 140 – 202.
- Шигин А. А. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метациркарии. М. : Наука, 1986. 253 с.
- Шульман С. С. Простейшие // *Определитель паразитов пресноводных рыб СССР*. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. С. 7 – 151.
- Эргенс Р. Отряд Gyrodactylea // *Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР*. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. Т. 2. С. 269 – 346.
- Эргенс Р., Юхименко С. С. Два новых вида рода *Gyrodactylus* Nordmann (Monogenea) с *Perccottus glenii* // *Паразитология*. 1973 Т. 7. С. 186 – 188.
- Юришинец В. И. Симбионты некоторых чужеродных видов пресноводных рыб и моллюсков водоемов Дуная и Днестра // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2010. № 1. С. 37 – 43.

- Biserkov V., Genov T. On the life-cycle of *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda : Ophiotaeniidae) // Хелминтология. 1988. Vol. 25. P. 7 – 14.
- Biserkov V., Kostadinova A. Development of the plerocercoid I of *Ophiotaenia europaea* in reptiles // Intern. J. Parasitol. 1997. Vol. 27. P. 1513 – 1516.
- Brumpt E. Recherches biologiques diverses concernant le cycle évolutif du trématode *Opisthioglyphe ranae* (Plagiorchiidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1944/1945. Vol. 20. P. 209 – 243.
- Chervy L. The terminology of larval cestodes or metacestodes // System. Parasitol. 2002. Vol. 52. P. 1 – 33.
- De Ley P., Blaxter M. A new system for Nematoda : combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa // Nematology Monographs and Perspectives / eds. R. Cook, D. Hunt. Brill ; Leiden, 2004. Vol. 2. P. 633 – 653.
- Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life cycle of *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda : Plagiorchiidae) // Acta Parasit. Polon. 1968/1969. Vol. 16. P. 249 – 269.
- Grabda-Kazubska B. Observations on the life cycle of *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda, Diplodiscidae) // Acta Parasit. Polon. 1980. Vol. 28. P. 261 – 271.
- Hanzelová V., Dudinňák V., Oros M. Seasonality and maturation of alien invasive tapeworm *Amurotaenia perccotti* (Cestoda, Nippotaeniidea) in Slovakia // Parasitologia. 2007. Vol. 49, suppl. 2. P. 341.
- Hanzelová V., Oros M. Alien fish tapeworm *Amurotaenia perccotti*, a parasite of Chinese sleeper (*Perccottus glenii*) in Slovakia : seasonality and maturation // Managing Alien Species for Sustainable Development of Aquaculture and Fisheries : book of abstracts of Intern. conf. / University of Florence. Florence, 2008. P. 82.
- Kanev I., Fried B., Radev V. Collar spine models in the genus *Echinostoma* (Trematoda : Echinostomatidae) // Parasitol. Res. 2009. Vol. 105. P. 921 – 927.
- Kostadinova A., Jones A. Superfamily Echinostomatoidea Looss, 1899 // Keys to the Trematoda / eds. A. Jones, R. A. Bray, D. I. Gibson. Cambridge : CAB International Press, 2005. Vol. 2. P. 5 – 64.
- Košuthová L., Koščo J., Letková V., Košuth P., Manko P. New records of endoparasitic helminthes in alien invasive fishes from the Carpathian region // Biologia. 2009. Vol. 64. P. 776 – 780.
- Košuthová L., Koščo J., Miklisová D., Letková V., Košuth P., Manko P. New data on an exotic *Nippotaenia mogurndae* (Cestoda), newly introduced in Europe // Helmithologia. 2008. Vol. 45. P. 81 – 85.
- Košuthová L., Letková V., Koščo J., Košuth P. First record of *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti and Miyata, 1940 (Cestoda: Nippotaeniidea), a parasite of *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 from Europe // Helmithologia. 2004. Vol. 41. P. 55 – 57.
- Mierzejewska K., Martyniak A., Kakareko T., Hliwa P. First record of *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti and Miyata, 1940 (Cestoda, Nippotaeniidae), a parasite introduced with Chinese sleeper to Poland // Parasitol. Res. 2010. Vol. 106. P. 451 – 456.
- Molnár K., Murai É. Proteocephalidae skolexek előfordulása pontynak mint paratenikus gazdának a hasüregében // Parasitol. Hungar. 1978. Vol. 11. P. 143 – 144 (In Hungarian).
- Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Praha : Academia, 1994. 474 p.
- Moravec F. Misidentification of nematodes from the Chinese sleeper in Europe // Bul. Europ. Ass. Fish Pathol. 2008. Vol. 28. P. 86 – 87.
- Nikolic V., Zimonovic P., Karan Znidarsic T. First record in Europe of a nematode parasite in Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes : Odontobutidae) // Bul. Europ. Ass. Fish Pathol. 2007. Vol. 27. P. 36 – 38.

Ondračková M., Dávidová M., Blažek R., Koubková B., Lamková K., Przybylski M. Paraziti nepuvodniho hlavackovce amurskeho *Perccottus glenii* (Odontobutidae) v povodi reky Visly, Polsko // Zoological Days : book of abstracts. Brno, Czech Republic, 2007. P. 106.

Oros M., Hanzelová V. Re-establishment of the fish parasite fauna in the Tisa River system (Slovakia) after a catastrophic pollution even // Parasitol. Res. 2009. Vol. 104. P. 1497 – 1506.

Reshetnikov A. N. The introduced fish, rotan (*Perccottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish) // Hydrobiologia. 2003. Vol. 510. P. 83 – 90.

Reshetnikov A. N., Manteifel Y. B. Newt-fish interactions in Moscow Province : a new predatory fish colonizer, *Perccottus glenii*, transforms matapopulations of newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus* // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 1997. Vol. 2. P. 1 – 12.

Sharpilo V. P., Kornjushin V. V., Lisitsina O. I. *Batrachotaenia carpathica* sp.n. (Cestoda: Ophiotaeniidae) – a new species of proteocephalid cestodes from amphibians of Europe // Helminthologia. 1979. Vol. 16. P. 259 – 263.

Vismanis K., Yunchis O. Two new fish nematode species of the genus *Philometroides* (Nematoda, Philometridae) found in Lake Khanka and the River Amur, Russia // Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B. 1994. № 5/6. P. 113 – 116.

Vojtek J. Metacerkarie z ryb Československa // Folia fac. sci. nat. Univ. Purkynianae Breunensis. 1974. Vol. 15. P. 13 – 51 (In Czech).

Vojtkova L., Vojtek J. Motolice obojživelníků ČSSR. II. Larvální stadia. III. Trematodofauna jednotlivých druhů hostitelů. Folia fac. sci. nat. Univ. Purkynianae Breunensis. 1975. Vol. 16. P. 1 – 86 (In Czech).

Yamaguti S., Miyata I. *Nippotaenia mogurndae* n. sp. (Cestoda) from a Japanese freshwater fish, *Mogurnda obscura* (Temm. et Schleg.) // Jap. J. Med. Sci. Sect. VI. Bacteriology and Parasitology. 1940. Vol. 1. P. 213 – 214.

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЛЕСОПОЛОС В САРАТОВСКОМ ПРАВОБЕРЕЖЬЕ

А. А. Цветкова

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

Поступила в редакцию 02.09.11 г.

Мелкие млекопитающие лесополос в саратовском Правобережье. – Цветкова А. А. – Показано, что структура населения мелких млекопитающих лесополос в степной зоне Правобережья Саратовской области формируется из современной местной фауны и имеет с ней сходные параметры. Основу сообществ грызунов составляют лесная, желтогорлая, полевая мыши, рыжая полёвка, лесная соя. Доминирующим видом в лесополосах всех типов является лесная мышь, желтогорлая мышь достигает высокой численности в полевых лесополосах при наличии дуба в древостое. Наиболее высокие показатели видового разнообразия ($H = 1.117$) отмечены в лесополосе вдоль железных дорог. Разнообразие сообществ мелких млекопитающих лесополос связано с типом и породным составом древостоя, но полной корреляции между этими параметрами не выявлено.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, сообщество, численность, видовое разнообразие, лесополосы, степная зона.

Small mammals of forest belts in the Saratov Right-Volga-bank region. – Tsvetkova A. A. – The population structure of small mammals in forest belts in the steppe zone of the Saratov Right-Volga-bank region is shown to be formed from the modern local fauna and to have close parameters. *Sylvemus uralensis*, *Sylvemus flavicollis*, *Apodemus agrarius*, *Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*, *Dryomys nitedula* constitute the basis of the rodent communities. *S. uralensis* is the predominant species in forest belts of all types while *S. flavicollis* reaches a high abundance in forest shelter-belts when oak is present. The highest indices of specific diversity ($H = 1.117$) were observed in forest belts along railroads. The diversity of small mammal communities in forest belts is related to the type and pedigree composition of trees, though no full correlation between these parameters has been revealed.

Key words: small mammals, community, abundance, species diversity, forest belt, steppe zone.

ВВЕДЕНИЕ

Правобережье Саратовской области входит в степную зону и практически полностью преобразовано сельскохозяйственной деятельностью. В степных и лесостепных районах для защиты сельскохозяйственных угодий, водоёмов, дорог были созданы искусственные насаждения – лесополосы разного типа и породного состава.

История лесоразведения и создания лесополос имеет глубокие корни. Великим ученым-почвоведом В. В. Докучаевым в 80 – 90-х гг. XIX в. был разработан сельскохозяйственный план формирования степного ландшафта путем массового полосного лесоразведения – создания сплошной сети лесополос различных рангов, структуры и определенной ориентации, разделяющей территорию на прямоугольные участки и оконтуривающей балки и овраги (Докучаев, 1953). Серьезная кампания по его выполнению была проведена в 1948 – 1953 гг. в виде «Сталинского плана преобразования природы».

Полезащитные лесополосы в Саратовской области играют важнейшую роль в поддержании благоприятного климата и водного баланса региона, в области три государственные лесополосы, множество приовражных и полеззащитных лесополос, насаждения на песках. Известно, что мелкие млекопитающие широко используют лесополосы для временного и постоянного обитания, расселения и расширения ареала (Громов, Ербаева, 1955; Тупикова и др., 1956; Щепотьев, 1957; Давидович, 1964; Кубанцев, 1998; Шляхтин др., 2001; Беляченко, Сонин, 2002; Опарин и др., 2005; Цветкова и др., 2008; Дуванова, 2009; Сенотрусова, 2002, 2009 и др.).

В работе проводится сравнительный анализ состава и организации сообществ мелких млекопитающих в природных и подвергнутых антропогенному воздействию местообитаниях, в искусственно созданных защитных лесных насаждениях в степной зоне Правобережья Саратовской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для проведения комплексного анализа использовали многолетние материалы (2003 – 2011 гг.) по учету численности мышевидных грызунов в Правобережье Саратовской области. Работы проводили на Приволжской возвышенности на участке типичной ковыльно-типчаковой степи в нижнем течении р. Чардым, в окрестностях пос. Славянка, в луговой степи около с. Воскресенское Воскресенского района, а также в степной зоне в пределах Окско-Донской равнины недалеко от с. Тростянка Балашовского района. Всего отработано 22735 ловушко-суток (л-с), отловлено 3025 грызунов 15 видов и 3 вида насекомоядных. Отлов животных и камеральную обработку проводили по стандартным методикам (Новиков, 1953; Карасева, Телицына, 1996). Работу проводили в природных степных, лесных, пойменных и околородных местообитаниях, характерных для определенной местности, в антропогенных местообитаниях к которым относятся поля, залежи и лесополосы различного назначения и состава древостоя.

В качестве меры биологического разнообразия сообществ использовали общепринятые показатели: индекс разнообразия Шеннона (H), индексы доминирования Симпсона (D), индекс видового богатства Магарлефа (d), индекс сходства Жаккара (C) (Мэгарран, 1992; Уиттекер, 1980). Сходство сообществ мелких млекопитающих оценивали методом кластерного анализа (Дюран, Одел, 1977), мерой сходства между биоценотическими группировками мелких млекопитающих служило евклидово расстояние. Научные таксономические названия представителей отр. Грызунов (Rodentia) приводятся согласно систематической сводке И. Я. Павлинова (2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основу сообщества мелких млекопитающих в экосистемах степной зоны Правобережья составляют мезофильные виды лесного фаунистического комплекса – малая лесная мышь (*Sylvaeus uralensis* Pall., 1811), желтогорлая мышь (*Sylvaeus flavicollis* Melch., 1834), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall., 1771), рыжая *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb., 1780) и обыкновенная (*Microtus arvalis* Pall., 1778) полёвки, мышовка Штранда (*Sicista strandi* Formosov, 1931). Эти виды широко расселились в естественных местообитаниях, трансформированных степ-

ных биотопах (на сенокосах, на полях) и в искусственных насаждениях – лесополосах разного типа, возраста и породного состава. В разных районах доминируют в сообществах лесная, полевая, желтогорлая мыши, обыкновенная и рыжая полёвки, иногда в качестве содоминанта выступает домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758). Серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pall., 1773) – представитель степного фаунистического комплекса – имеет высокую численность только в агроландшафте, степная мышовка (*Sicista subtilis* Pall., 1773) и степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall., 1773) стали редкими видами. Для лесной и полевой мыши показана синхронность многолетней динамики численности, у других видов колебания численности находятся в противофазе. Виды-доминанты в годы высокой численности играют определяющую роль в пространственной структуре сообщества, соотношение видов и структура доминирования меняются ежегодно. Отмечено общее увеличение численности фоновых видов грызунов (Цветкова, 2008, 2010; Цветкова, Обидина, 2009).

Сравнительный анализ видового состава и организации сообществ проводили с помощью информационных индексов разнообразия (Мэгарран, 1992). Из данных, представленных в таблице, следует, что на исследуемых участках в природных местообитаниях, население мелких млекопитающих сходно по видовому составу, индекс сходства Жаккара равен 0.74. Во всех природных биотопах индекс Симпсона, чувствительный к изменению структуры доминирования, имеет близкие значения. Некоторое отличие и влияние на информационные характеристики сообщества грызунов оказывают присутствие или отсутствие малочисленных видов. Индекс Маргалефа (d), сочетающий видовое богатство и общее число особей, и индекс видового разнообразия Шеннона (H) в пойме р. Чардым выше, чем на других участках, что подтверждает наибольшее видовое разнообразие в этом районе, которое в основном объясняется присутствием в сообществе редких представителей степной фауны – степной мышовки, степной пеструшки (см. таблицу).

Показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих в различных районах

Показатели	Пос. Славянка		с. Тростянка			с. Воскресенское	
	Л–ЖД	ПР–А	Л–ПА	Л–ПД	ПР–А	Л–АД	ПР–А
Индекс Шеннона (H)	1.177	1.904	0.6123	0.9834	1.506	1.043	1.47
Индекс Симпсона (D)	0.5672	0.7997	0.258	0.5404	0.7013	0.5178	0.7005
Индекс Маргалефа (d)	1.369	1.927	1.032	0.6311	1.38	0.977	1.153
Количество видов	8	15	6	4	11	5	8
Число особей	166	1432	127	116	1402	60	182

Примечание. Лесополосы: Л–ЖД – железнодорожные с акацией, Л–ПА – полезащитные с акацией, Л–ПД – полезащитные с дубом, Л–АД – вдоль автомобильных дорог; природные и антропогенные местообитания (поля, залежи) – ПР–А.

В лесополосах Правобережья преобладают лесная, желтогорлая, полевая мыши, рыжая полёвка, лесная соня. Серый хомячок, обыкновенная полёвка и домовая мышь представлены в незначительном количестве и встречаются не во всех типах лесополос. По сравнению с природными местообитаниями население грызунов в лесополосах беднее, видовой состав меняется в зависимости от породного состава и месторасположения лесополос. Показатели информационных индексов разнообразия

разия лесополос ниже, чем в природных сообществах, что свойственно группам животных с простой структурой доминирования, когда в населении значительно преобладают один или два вида грызунов, а доля остальных относительно мала (см. таблицу). Однако положение доминанта – величина непостоянная и зависит от фазы и уровня численности фоновых видов естественных местообитаний. Наибольшую привязанность к лесополосам всех типов обнаруживает лесная мышь, на ее долю приходится от 61.8 до 86.8% от всех отловленных зверьков. Доля участия других видов в лесополосах различна и зависит от комплекса факторов.

Среди обследованных лесополос наименьшее видовое разнообразие по индексу Шеннона наблюдалось в полезащитных лесополосах около с. Тростянка, что является не только следствием меньшего числа видов мелких млекопитающих, но и сверхдоминированием лесной и желтогорлой мышей. Самые высокие показатели видового разнообразия Шеннона (H) и видового богатства Маргалефа (d) характерны для лесополос, расположенных вдоль железных дорог в пос. Славянка (см. таблицу). По данным И. А. Дувановой (2009), на территории Среднерусской возвышенности наибольшее число видов из восьми исследованных местообитаний обнаружено в полезащитных лесополосах, индекс доминирования Симпсона (D) выше, чем в природных местообитаниях – 2.19.

В лесополосе около пос. Славянка за годы наблюдений отмечено шесть видов грызунов и два вида насекомоядных, индекс сходства Жаккара с сообществами естественных местообитаний составляет 0.5 (рис. 1). В железнодорожных лесополосах доминируют лесная мышь и рыжая полёвка. В 2008 г. при высокой численности мышевидных грызунов в природных биотопах численность лесной мыши в лесополосе составила 16.0 экз./100 л-с, а рыжей полёвки – 12.0 экз./100 л-с. Лесная соя и полевая мышь являются фоновыми видами, желтогорлая мышь и серый хомячок

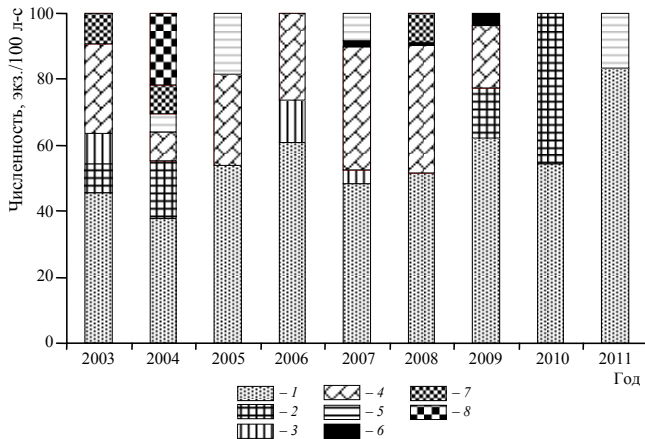


Рис. 1. Видовой состав, динамика численности мелких млекопитающих в лесополосах вдоль железных дорог: 1 – лесная мышь, 2 – полевая мышь, 3 – желтогорлая мышь, 4 – рыжая полёвка, 5 – лесная соя, 6 – серый хомячок, 7 – обыкновенная бурозубка, 8 – малая бурозубка

встречаются редко. Численность серого хомячка в 2007 – 2008 гг. была 0.5 экз./100 л-с.

Не отмечена в лесополосе обыкновенная полёвка, вид, который занимает третье место по обилию среди всех мелких млекопитающих в естественных биотопах этого района, домовые мыши также игнорируют лесополосы. По нашим данным (Цветкова и др., 2004), в лесополосах обитают два вида насекомоядных, наиболее высокая численность у малой бурозубки была в

январе 2004 г. – 5.3 экз./100 л-с. В работе Н. В. Щепотьева (1957) сказано, что в железнодорожных снегозащитных лесных полосах Нижнего Поволжья домовые и лесные мыши обитают повсеместно, полевые мыши обычны, желтогорлые мыши малочисленны, отмечена степная мышовка, лесная соня не зарегистрирована.

Лесополосы около пос. Славянка состоят из 3 – 5-рядных ленточных полос, породный состав древостоя представлен следующими видами – акация жёлтая, вяз, клён татарский, берест, терновник, берёза, первый ярус представлен негустым разнотравьем, съедобными грибами. Они имеют запущенный вид, сильную захламленность, много старых, поваленных деревьев, массу семенных кормов, все вместе взятое создает благоприятную обстановку для мышевидных грызунов, особенно рыжей полёвки.

Результаты отловов в лесополосах вдоль автомобильной трассы и в полезащитной полосе около с. Воскресенское показали, что видовое разнообразие грызунов в данном районе невысокое, самым массовым, доминирующим в разные годы видом, является лесная мышь, численность ее в среднем составляет 8.0 экз./100 л-с, а доля в общих уловах достигает 69.0%. Второе место по обилию принадлежит полевой мыши – 17.0%, далее следуют желтогорлая мышь, лесная соня и обыкновенная полёвка (рис. 2). Интересен тот факт, что в данном районе в естественных биотопах доминирующим видом является обыкновенная полёвка, доля в уловах в нагорных дубравах и в луговой степи в разные годы колеблется от 70.0 до 74.8%, лесная и полевая мышь имеют невысокую численность – 2.0 и 0.7 экз./100 л-с соответственно. Однако в лесополосах лидирует лесная мышь – 69.0 экз./100 л-с. Н. В. Щепотьев (1957) также отмечал незначительные встречи серых полёвок в лесополосах Правобережья. Полезащитные лесополосы и лесополосы вдоль автомобильной трассы зрелые, густые, местами подвергнуты пожарам, сходны по породному составу, имеют очень заброшенный вид. Лесополосы состоят из берёзы, вяза, ясеня, акаций, лоха, тополя, редких деревьев дуба с хорошо развитым кустарником и обильным растительным покровом, по внешнему ряду лесополос высажена смородина золотистая.

В Балашовском районе на пахотных землях, до распашки представляющих собой ковыльные степи, полезащитные лесополосы разного возраста и породного состава распространены очень широко и имеют большое значение для мелких млекопитающих как полноценные местообитания наряду со степными трансформированными участками. В лесополосах сформировалась смешанная фауна, характерная для пойменных лесов и открытых пространств, с низким видовым разнообразием и высоким уровнем численности фоновых видов грызунов. Доминирующим видом является малая лесная мышь, основу населения составляют мезофильные лесные виды – желтогорлая мышь, рыжая полёвка, полевая мышь, из

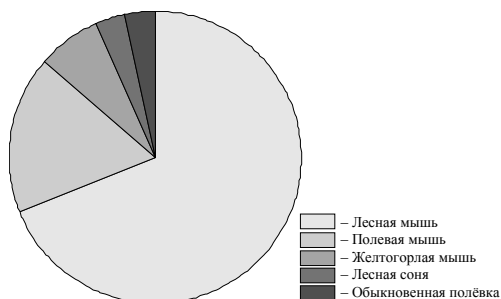


Рис. 2. Видовой состав мелких млекопитающих (доля в уловах, %) в дорожных и полезащитных лесополосах

степных видов в небольшом количестве присутствует серый хомячок, единожды поймана домовая мышь (рис. 3, 4). Степная пеструшка, по данным А. А. Силантьева (1894), в конце XIX в. отмеченная в этом районе как обычный вид, обитала в те

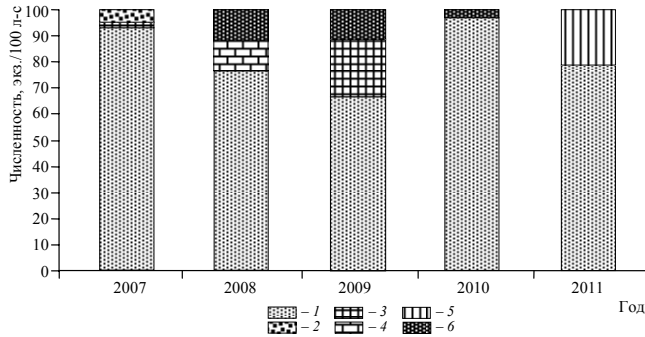


Рис. 3. Видовой состав и динамика численности мелких млекопитающих в полевых лесополосах с акацией, липой и плодовыми деревьями: 1 – лесная мышь, 2 – обыкновенная полевка, 3 – полевая мышь, 4 – домовая мышь, 5 – желтогорлая мышь, 6 – серый хомячок

(Сенотрусова, 2009).

Структура сообществ мелких млекопитающих в полевых лесополосах в большей степени, чем в других районах Правобережья, зависит от уровня численности доминирующих видов – желтогорлой мыши и рыжей полевки, обитающих в пойменных дубравах р. Хопёр, и лесной мыши, предпочитающей антропогенные биотопы.

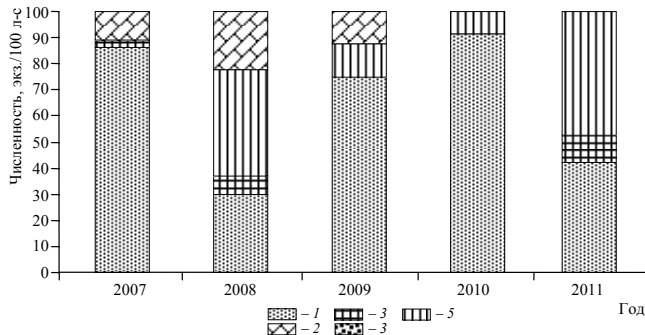


Рис. 4. Видовой состав и динамика численности мелких млекопитающих в полевых лесополосах, имеющих в породном составе дуб: 1 – лесная мышь, 2 – рыжая полевка, 3 – полевая мышь, 4 – обыкновенная полевка, 5 – желтогорлая мышь

экз./100 л-с, а рыжей полевки – 3.0 экз./100 л-с. В связи с этим меняется численный и видовой состав грызунов в лесополосах (см. рис 3, 4).

Соотношение видов и обилие грызунов зависят также от структуры, состояния и породного состава древостоя ленточных полевых лесополос. В лесополосах

годы в степи, при подъеме численности встречалась в усадьбах и садах. В период наших наблюдений степная пеструшка в природных и антропогенных местообитаниях не обнаружена. В других регионах, включающих степи и систему полевых лесополос с различными породами деревьев, в настоящее время степная пеструшка с большим успехом использует лесополосы для обитания

Динамика численности рыжей полевки и желтогорлой мыши в дубравах происходит асинхронно, пиковой численности они достигают в противофазе. Так, осенью 2008 г. была высокая численность рыжей полевки – 26.8 экз./100 л-с, а популяции желтогорлой мыши – 9.5 экз./100 л-с; в 2011 г. ситуация изменилась: средняя численность желтогорлой мыши составила 25.3

полосах, где основа древесной растительности акация, клёны, липа, боярышник, дикие плодовые деревья, низкорослые кустарники и разнообразная травянистая растительность, лесная мышь постоянно является самым массовым, а порой и единственным обитателем. В 2007 г. она достигала наибольшей численности – 39.0 экз./100 л-с. Обычны, но малочисленны обыкновенная полёвка, полевая мышь, серый хомячок, домовая мышь, желтогорлая мышь не типична, отмечена только в 2011 г. (см. рис. 3).

В лесополосах, где высажены дуб, клён, липы, тополь, берёза, осина, акация, много поваленных деревьев и большая захламленность, доминирующими видами выступают лесная и желтогорлая мышь, содоминантом является рыжая полёвка. Эти виды отличаются нестабильной численностью и вносят неравноценный вклад в сообщество грызунов лесных полос в разные годы. Определяющим фактором для поселения желтогорлой мыши в лесополосах является наличие зрелых дубовых насаждений, при оптимальных условиях обитания вид достигает численности 14.0 экз./100 л-с (см. рис. 4).

В основном желтогорлая мышь в Правобережье приурочена к настоящим лесным массивам, имеющим в своем составе дуб. В лесополосах около пос. Славянка и с. Воскресенское, практически лишенных дубовых насаждений, вид встречается в небольшом количестве. Численность желтогорлой мыши в лесополосах достигает высоких значений только при близком соседстве с дубравами, что и отмечено в данном случае в Прихопerrye. Известно, что желтогорлая мышь в настоящее время активно использует государственную лесополосу Чапаевск – Николаевск, которая имеет посадки дуба в своем составе древостоя, для дальнейшего расселения и распространения в степное Заволжье. Вместе с желтогорлой мышью по данной лесополосе расселяется и рыжая полёвка (Беляченко, Сонин, 2002; Опарин, Опарина, 2009).

Результаты кластерного анализа сообществ мелких млекопитающих приведены на рис. 5. Дендрограмма, построенная на основе показателей обилия, указывает, что лесополосы всех типов и назначений образовали две группы кластеров, объединенных сходным видовым составом и показателями доминирования, несмотря на их месторасположение. Внутри этих групп не обнаружено четкой и прямой связи видового состава с группировкой по растительным условиям. Следовательно, хотя разнообразие сообществ мелких млекопитающих и связано со спецификой растительных сообществ, но полной корреляции между ними не обнаружено. Промежуточное положение занимает сообще-

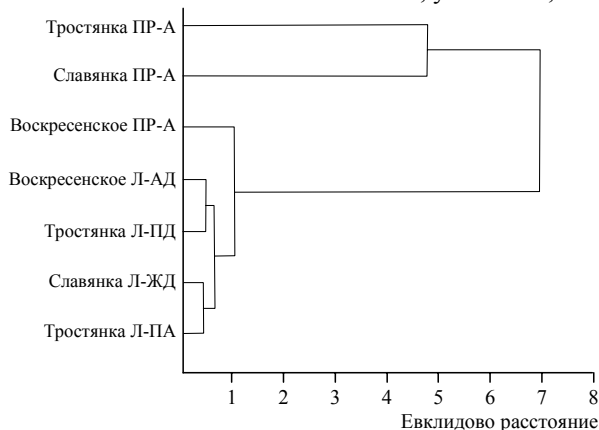


Рис. 5. Сходство сообществ мышевидных грызунов природных местообитаний и лесополос в различных районах саратовского Правобережья. Условные обозначения см. таблицу

ство грызунов природных биотопов около с. Воскресенское, вероятно, сказывается высокое обилие доминирующего вида – обыкновенной полёвки. В отдельный кластер объединяются природные сообщества грызунов, обитающих около пос. Славянка и с. Тростянка; для них характерно более высокое видовое разнообразие, средняя степень доминирования и небольшая доля присутствия редких степных и лесных видов грызунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В степных ландшафтах Правобережья, видоизмененных сельскохозяйственной деятельностью, в настоящее время основными фоновыми видами являются представители лесного фаунистического комплекса – лесная, полевая, желтогорлая мыши, рыжая и обыкновенная полёвки, типичные степные виды малочисленны. Различные степные районы Правобережья имеют сходные параметры организации сообществ мелких млекопитающих. Сходство заключается в близких значениях видового состава, численного соотношения видов, структуры доминирования. Некоторое отличие и влияние на информационные характеристики сообщества грызунов оказывают присутствие или наличие малочисленных видов.

Структура населения мелких млекопитающих лесополос Правобережья формируется из современной местной фауны, складывается в основном из видов лесного фаунистического комплекса, обилие зверьков и набор доминирующих видов отличаются в зависимости от экологических условий местообитания и породного состава древостоя защитных лесополос. Показатели информационных индексов разнообразия лесополос ниже, чем в природных сообществах. Наибольшее видовое разнообразие мелких млекопитающих отмечено в лесополосах вдоль железных дорог, высокая численность населения характерна для полезащитных полос, расположенных среди сельскохозяйственных земель. В лесополосах преобладают лесная, желтогорлая, полевая мыши, рыжая полёвка, лесная соя. Лесная мышь является доминирующим видом в лесополосах всех типов. Доля участия других видов в лесополосах различна и зависит от комплекса факторов. Желтогорлая мышь достигает высокой численности в полезащитных лесополосах при наличии зрелых дубовых насаждений, которые создают привычные условия обитания, характерные для пойменных дубрав. Видовой и численный состав мелких млекопитающих в лесополосах зависит от динамики численности доминирующих видов природных местообитаний. Фазы многолетних колебаний численности фоновых видов не совпадают, в связи с чем ежегодно изменяется структура доминирования сообщества лесополос. Разнообразие сообществ мелких млекопитающих лесополос связано с типом и породным составом древостоя, но полной корреляции между этими параметрами не отмечено.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляченко А. В., Сонин К. А. Распространение желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis samariensis* Ognev, 1922) в долине р. Большой Иргиз и прииргизских районах саратовского Левобережья // Поволж. экол. журн. 2002. № 2. С. 154 – 157.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные и грызуны) / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1995. 522 с.

- Давидович В. Ф.* Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1366 – 1372.
- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М. : Мир, 1988. 184 с.
- Докучаев В. В.* Наши степи прежде и теперь. 2-е изд. М. : Сельхозгиз, 1953. 84 с.
- Дуванова И. А.* Экология мелких млекопитающих известнякового Севера среднерусской возвышенности : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2009. 23с.
- Дюран Б., Одел П.* Кластерный анализ. М. : Статистика, 1977. 128 с.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях : учеты численности и мечение. М. : Наука, 1996. 228 с.
- Кубанцев Б. С.* Многолетняя динамика распределения и численности позвоночных животных в степных экосистемах северных районов Нижнего Поволжья // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России. Волгоград : Изд-во Волгогр. гос. ун-та, 1998. С. 134 – 136.
- Мэггарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир. 1992. 166 с.
- Новиков Г. А.* Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М. : Наука, 1953. 502 с.
- Павлинов И. Я.* Систематика современных млекопитающих. М. : Изд-во МГУ, 2003. 297 с.
- Опарин М. Л., Опарина О. С.* Роль антропогенных и природных факторов в изменении распространения мезофильных грызунов в степях Волго-Уральского междуречья // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 4. С.435 – 451.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Усов А. С., Студский А. А.* Многолетняя динамика населения млекопитающих степного Заволжья в условиях изменения антропогенных нагрузок и цикличности климата // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 4. С. 40 – 50.
- Сенотрусова М. М.* Формирование фаунистических комплексов мелких млекопитающих в лесополосах Северной Хакасии // Териологические исследования / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2002. С. 91 – 97.
- Сенотрусова М. М.* Мелкие млекопитающие лесополос степных ландшафтов Хакасии : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 25 с.
- Силантьев А. А.* Фауна Падов // Пады. Имение В. А. Нарышкина : естественно-исторический очерк. СПб. : Типография Е. Евдокимова, 1894. С. 235 – 390.
- Тупикова Н. В., Кучерук В. В., Лаврова М. Я.* Опыт мечения мышевидных грызунов в лесополосах и байрачном лесу // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61, вып. 2. С. 21 – 23.
- Уиттекер Р. Х.* Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 327 с.
- Цветкова А. А.* Численность и сезонные изменения в распределении мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 368 – 374.
- Цветкова А. А.* Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 423 – 437.
- Цветкова А. А., Обидина В. А.* Биотопическое распределение мышевидных грызунов в пойменных лесах и степях Прихоперья // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С.351 – 356.
- Цветкова А. А., Опарин М. Л., Опарина О. С.* Зимнее распространение и численность землероек в саратовском Поволжье // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана) : сб. тез. Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции РАН. М., 2004. С. 160 – 161.
- Цветкова А. А., Опарин М. Л., Опарина О. С.* Роль мелких млекопитающих в природных и антропогенных ландшафтах саратовского Правобережья // Экология. 2008. № 2. С. 134 – 140.
- Шляхтин Г. В., Белянин А. Н., Беляченко А. В., Завьялов Е. В., Мосейкин В. Н., Рябкин В. В., Семихатова С. Н., Сонин К. А., Табачишин В. Г., Щербинин И. В.* Обзор фауны млекопитающих Саратовской области // Изв. Сарат. ун-та. Сер. биол. 2001. Вып. спец. С. 378 – 481.
- Щепотьев Н. В.* Мышевидные грызуны железнодорожных снегозащитных лесных полос Нижнего Поволжья // Фауна и экология грызунов. М. : Изд-во МГУ, 1957. Вып. 5. С. 155 – 167.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [598.2+631.6](470.315)

ПОСТТЕХНОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ ВОСТОЧНОГО ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ. Ч. II. ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ХОДЕ ЗАРАСТАНИЯ ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬХОЗУГОДИЙ

В. Н. Мельников, О. Б. Хрулева

*Ивановский государственный университет
Россия, 153002, Иваново, просп. Ленина, 136
E-mail: ivanovobirds@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.09.09 г.

Посттехногенные сукцессии орнитокомплексов Восточного Верхневолжья. Ч. II. Динамика населения птиц в ходе зарастания заброшенных сельхозугодий. – Мельников В. Н., Хрулева О. Б. – рассмотрены закономерности динамики населения птиц в ходе зарастания заброшенных сельхозугодий в условиях Восточного Верхневолжья. На основе площадочных учетов, проведенных на участках, находящихся на разных этапах зарастания, проанализированы разные типы динамики отдельных видов и групп птиц в ходе демулационной сукцессии на выведенных из использования полях, отмечены некоторые закономерности хода сукцессионного процесса на заброшенных сельхозугодьях.

Ключевые слова: сукцессия, авифауна, население птиц, динамика, экологические факторы.

Post-technogenic successions of the ornithocomplexes of the Eastern Upper-Volga region. Part II. Bird population dynamics in the course of overgrowing of neglected arable lands. – Melnikov V. N. and Khrulyova O. B. – Regularities of the dynamics of bird populations on overgrown agricultural lands of the Eastern Upper-Volga region are considered. Different types of the dynamics of single species and bird groups in the process of dismutation succession on unused fields were analyzed on the basis of our bird census conducted on various kinds of overgrown agricultural lands. Some regularities of the succession process on such territories were noted.

Key words: ecological succession, avifauna, bird population, dynamics, environmental factors.

В орнитологической литературе огромное внимание уделяется влиянию антропогенной трансформации ландшафтов на фауну и население птиц. Однако в конце XX в. в России наблюдался длительный экономический кризис, который привел к глубокой депрессии ряда секторов экономики, в частности сельского хозяйства. В этих условиях значительные площади сельхозугодий выводятся из оборота, забрасываются и на таких залежах идут процессы восстановительной сукцессии. Для разных регионов в официальных данных называются цифры от 20 до 40% невозделываемых сельхозугодий. В реалии эти показатели, видимо, значительно выше. Естественно, что данные процессы стали объектом внимания орнитологов, и в последние годы появился ряд работ, посвященных изучению влияния депрессии сельского хозяйства на орнитокомплексы (Галушин и др., 2001; Коровин, 2001; Венгеров, 2005 и др.).

На территории Восточного Верхневолжья (бассейн Горьковского водохранилища и нижнего течения р. Клязьма (Мельников, 1999)) также наблюдается выве-

дение больших площадей сельхозугодий из оборота. На зарастающих заброшенных сельхозугодьях идут процессы восстановительной сукцессии. Изменение условий обитания на различных этапах сукцессии ведет к изменениям структуры населения птиц: видового состава, соотношения видов, смене доминантов. В результате для каждого этапа сукцессии формируется свой, специфичный орнитокомплекс.

Исходя из вышесказанного целью нашей работы стало изучение видового разнообразия, динамики численности и некоторых экологических особенностей птиц, обитающих в выведенных из эксплуатации агроценозах на различных этапах их сукцессии.

Для достижения этой цели необходимо было решить следующие задачи: выявить видовой состав гнездящихся птиц заброшенных сельхозугодий на разных стадиях их зарастания; оценить плотность населения выявленных видов на разных этапах сукцессии; определить уровень разнообразия и выравненности населения птиц в разных биотопах; провести сравнение населения птиц различных этапов сукцессии заброшенных зарастающих сельхозугодий.

В ходе работы использовался метод учета на площадках путем картирования гнездовых территорий (Гудина, 1999). Исследования проводились на территории Ивановской области на заброшенных сельхозугодьях, где были заложены учетные площадки на участках разной степени зарастания. Территория каждой площадки наносилась на карту, использованную для подготовки карт посещения и итоговых видовых карт.

Учеты проводились на участках заброшенных сельхозугодий разной степени зарастания: 1) начальный этап зарастания – травы с куртинами бурьяна (38 га); 2) участки заросшие бурьяном (20 га); 3) участки бурьяна с куртинами древесной поросли (21 га); 4) участки, зарастающие молодой древесной порослью (27 га).

Для оценки разнообразия населения птиц использовали индекс разнообразия Шеннона (H_s) и соответствующий показатель равномерности распределения (выравненности) (E_h):

$$H_s = -\sum P_i \ln P_i, \quad E_h = \frac{H_s}{\ln P_i},$$

где P_i – доминирование, выраженное в долях единицы (Бигон и др., 1989).

На обследованных площадках, заложенных на зарастающих сельхозугодьях, было выявлено 19 гнездящихся видов птиц: коростель *Crex crex*, погоныш *Porzana porzana*, болотная сова *Asio flammeus*, полевой жаворонок *Alauda arvensis*, лесной жаворонок *Lulula arborea*, лесной конёк *Anthus trivialis*, обыкновенный жулан *Lanius collurio*, луговой чекан *Saxicola rubetra*, варакушка *Luscinia svecica*, весничка *Phylloscopus trohilus*, зелёная пеночка *Phylloscopus trohiloides*, обыкновенный сверчок *Locustella naevia*, садовая камышевка *Acrocephalus dumetorum*, северная бормотушка *Hippolais caligata*, садовая славка *Sylvia borin*, серая славка *Sylvia communis*, обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella*, коноплянка *Acanthis cannabina*, чечевица *Carpodacus erythrinus*.

Для каждого этапа сукцессии характерен свой набор видов. На всех этапах сукцессии встречаются такие виды, как луговой чекан, серая славка и коростель, причем луговой чекан во всех случаях выходит в доминанты. Северная бормотушка до наших исследований регистрировалась на территории Ивановской области лишь однажды, во время сезонных миграций (Воронцов, 1967), а в настоящее время активно заселяет регион, поселяясь именно по зарастающим сельхозугодьям.

С увеличением степени зарастания сельхозугодий наблюдается увеличение видового богатства и значительный рост общей плотности населения птиц (рис. 1). Динамика численности видов в рассматриваемом сукцессионном ряду разнора-

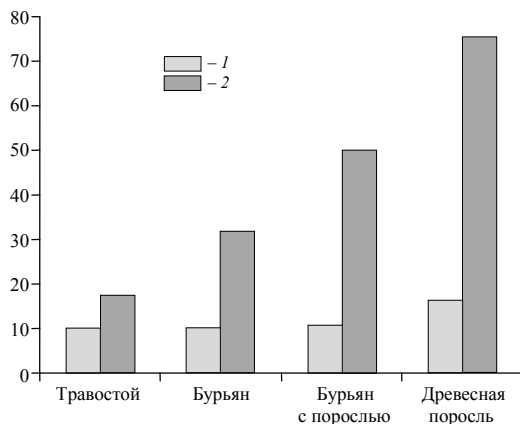


Рис. 1. Динамика видового богатства и общей плотности населения птиц в ходе зарастания заброшенных сельхозугодий: 1 – количество гнездящихся видов, 2 – общая плотность населения, пар/10 га

правлена (таблица). Численность лугового чекана и серой славки на начальных этапах сукцессии достаточно высока, при зарастании древесной порослью еще более увеличивается. Наблюдается рост численности и у садовой славки. Численность полевого жаворонка на поздних этапах, наоборот, значительно снижается. Чечевица и обыкновенная овсянка поселяются на ранних этапах зарастания и в молодой поросли, избегая зарослей бурьяна (см. таблицу). Погоньш и болотная сова поселяются только на заросших бурьяном участках. С появлением древесной поросли появляется весничка, а в ходе дальнейшего зарастания значительно увеличивает свою плотность и становится доминантам. К этому времени начинают гнездиться зелёная пеночка, обыкновенный сверчок, варакушка, садовая камышевка (см. таблицу).

Плотность населения (N_i , пар/10 га) и доминирование (P_i , %) птиц на разных этапах зарастания заброшенных сельхозугодий

Вид	Травостой		Бурьян		Бурьян с порослью		Древесная поросль	
	N_i	P_i , %	N_i	P_i , %	N_i	P_i , %	N_i	P_i , %
Коростель	1.56	9.02	2.24	7.14	1.43	2.86	2.26	2.99
Погоньш	–	–	1.49	4.75	–	–	–	–
Болотная сова	–	–	1.49	4.75	–	–	–	–
Полевой жаворонек	2.13	12.32	5.23	16.7	2.86	5.71	2.27	3.0
Лесной жаворонек	1.06	6.13	–	–	–	–	–	–
Лесной конёк	1.56	9.02	2.99	9.53	1.43	2.86	2.82	3.73
Обыкновенный жулан	1.56	9.02	2.99	9.53	1.43	2.86	1.14	1.51
Луговой чекан	3.13	18.1	5.23	16.7	7.14	14.27	11.43	15.14
Варакушка	–	–	–	–	–	–	1.11	1.47
Весничка	–	–	–	–	2.86	5.71	13.36	17.7
Зелёная пеночка	–	–	–	–	–	–	1.13	1.49
Обыкновенный сверчок	–	–	–	–	–	–	1.14	1.51
Садовая камышевка	–	–	–	–	–	–	1.11	1.47
Северная бормотушка	–	–	2.99	9.53	2.86	5.71	3.93	5.2
Садовая славка	1.06	6.13	4.48	14.29	4.29	8.57	6.69	9.8
Серая славка	1.56	9.02	2.24	7.14	18.6	37.16	2.9	27.7
Обыкновенная овсянка	2.11	12.2	–	–	2.86	5.71	2.27	3.0
Коноплянка	–	–	–	–	–	–	1.14	1.51
Чечевица	1.56	9.02	–	–	4.29	8.57	2.82	3.73

В ходе зарастания сельхозугодий показатели структуры населения птиц меняется следующим образом (рис. 2): индекс разнообразия на всех этапах остается относительно стабильным, что определяется разнонаправленностью динамики двух его основных составляющих – увеличивается видовое богатство, но идет появление новых доминантов и, следовательно, равномерность распределения снижается.

Прослеженный характер динамики орнитокомплексов зарастающих заброшенных сельхозугодий наблюдается на всей территории региона и в других районах Европейского центра России. Сходные результаты были получены в Новгородской и Московской областях (Мищенко, Суханова, 2006; Свиридова и др., 2006).

В ходе работы нами были отмечены некоторые закономерности сукцессионного процесса на заброшенных сельхозугодьях. Так, длительность существования отдельных стадий, особенно стадии бурьянистой растительности, в значительной степени зависит от пирогенного фактора. На таких территориях, как правило, в весенний период, регулярно проводят выжигание сухой растительной ветоши. Неежегодное проведение таких палов может сдерживать сукцессионный процесс на этом этапе. Другая тенденция – постепенное увеличение степени увлажнения заброшенных сельхозугодий. Даже на дренированных заброшенных полях наблюдается замыкание дренажных систем и увеличение увлажнения, появления зеленых мхов и другой влаголюбивой растительности, а на участках с близким залеганием грунтовых вод начинаются процессы заболачивания. На некоторых полях, которые в конце 80-х гг. прошлого века были сухие, и на них по полевым проселочным дорогам свободно проезжали легковые автомобили, сейчас даже в середине лета застаивается вода и есть участки, преодолимые только в болотных сапогах.

Стоит отметить, что заброшенные зарастающие сельхозугодья и подобные им биотопы в истории региона появлялись неоднократно в разные исторические периоды. Уже с начала II тысячелетия до н.э., с появлением фатьяновской культуры, на территории региона производится вырубание леса вокруг временных поселений людей для заготовки на зиму веточного корма скоту (Крайнов, 1972). Еще во II тысячелетии до н.э., с развитием дьяковской культуры, появляется подсечно-огневое земледелие, пришедшие позднее славянские племена принесли перелог (Крайнов, 1972). Эти способы хозяйствования в своей основе имели постоянный оборот угодий: с одной стороны, вырубка лесов и создание новых полей, с другой – забрасывание «выработанных» земель. В более поздние периоды и вплоть до XX в.

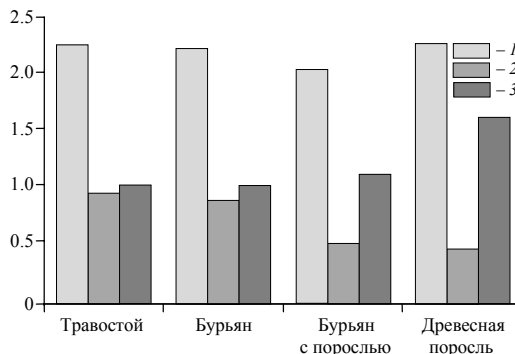


Рис. 2. Динамика уровня разнообразия (H_s), равномерности (E_h), видового богатства ($n/10$, n – количество видов) в ходе зарастания заброшенных сельхозугодий

всевозможные кризисы, войны приводили к спадам сельскохозяйственного производства и появлению большого количества залежных земель. Таким образом, появление большого количества заброшенных полей на разных этапах зарастания характерна для многих этапов истории нашего края, и современный кризис сельского хозяйства позволяет наблюдать процессы, вероятно, протекавшие в трансформируемых человеком экосистемах уже несколько тысячелетий.

ВЫВОДЫ

В ходе зарастания заброшенных сельхозугодий наблюдается рост видового богатства и общей плотности населения птиц.

Наиболее характерными видами птиц на зарастающих сельхозугодьях, подверженных сукцессии, являются: луговой чекан, обыкновенный жулан, серая славка, северная бормотушка.

Разные виды птиц в ходе сукцессии зарастающих сельхозугодий демонстрируют разную направленность динамики.

Уровень разнообразия орнитофауны остается стабильным при увеличении видового богатства и снижении выравненности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества : в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

Венгеров П. Д. Птицы и малоиспользуемые сельскохозяйственные земли Воронежской области. Воронеж : Изд-во «Кривичи», 2005. 152 с.

Воронцов Е. М. Птицы Горьковской области. Горький : Волго-Вятское кн. изд-во, 1967. 167 с.

Галушин В.М., Белик В. П., Зубакин В. А. Реакции птиц на современные социально-экономические преобразования в Северной Евразии // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков : труды Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань : Изд-во «Магариф», 2001. С. 429 - 449.

Гудина А. И. Методы учета гнездящихся птиц : картирование территорий. Запорожье : Дикое поле, 1999. 241 с.

Крайнов Д. А. Древнейшая история Волго-Окского междуречья. М. : Наука, 1972. 274 с.

Коровин В. А. Динамика населения птиц степного агроландшафта в связи с изменениями в характере землепользования // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков : тр. Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань : Изд-во «Магариф», 2001. С. 469 - 477.

Мельников В. Н. Соколообразные восточного Верхневолжья, пространственное распределение, динамика населения : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иваново, 1999. 17 с.

Мищенко А. Л., Суханова О. В. Современные тренды в населении птиц сельхозугодий лесной зоны Европейской России // Орнитологические исследования в Северной Евразии : тез. XII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2006. С. 365 - 366.

Свиридова Т. В., Волков С. В., Гринченко О. С. Влияние интенсивности хозяйственной деятельности на птиц агроландшафтов северного Подмосковья // Орнитологические исследования в Северной Евразии : тез. XII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2006. С. 472 - 474.

УДК 579.66:[620.193.8+504.054]

ДЕСТРУКЦИЯ МИКРОМИЦЕТАМИ КОМПОЗИЦИОННЫХ МАТЕРИАЛОВ НА ОСНОВЕ ПРИРОДНЫХ И СИНТЕТИЧЕСКИХ ПОЛИМЕРОВ

**В. Ф. Смирнов, А. Е. Мочалова, О. Н. Смирнова,
Е. А. Захарова, Д. В. Кряжев, Л. А. Смирнова**

*Научно-исследовательский институт химии
Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: fungo.cem@gmail.com*

Поступила в редакцию 12.10.09 г.

Деструкция микромицетами композиционных материалов на основе природных и синтетических полимеров. – Смирнов В. Ф., Мочалова А. Е., Смирнова О. Н., Захарова Е. А., Кряжев Д. В., Смирнова Л. А. – Исследовалась микробная стойкость (грибостойкость) различных новых полимерных композиций на основе природных и синтетических полимеров. Получено экспериментальное подтверждение предположения о том, что о грибостойкости полимерных композиций нельзя судить исходя из грибостойкости их составляющих. Авторами были разработаны новые полимерные композиции на основе синтетических и природных полимеров, различающиеся своей биостойкостью (грибостойкие и биоразлагаемые).

Ключевые слова: синтез полимеров, биоповреждения, микромицеты-деструкторы, микробиологическая стойкость.

Micromicetal destruction of composite materials on the basis of natural and synthetic polymers. – Smirnov V. Ph., Mochalova A. E., Smirnova O. N., Zaharova E. A., Kriazhev D. V., and Smirnova L. A. – The microbic resistance (mould resistance) of various new polymeric compositions on the basis of natural and synthetic polymers was studied. Experimental evidence of our assumption that the mould resistance of polymeric compositions cannot be judged on that of their components has been obtained. New polymeric compositions on the basis of synthetic and natural polymers with different the biostability (mould-resistant and biodecomposed ones) were developed.

Key words: synthesis of polymers, biodeterioration, micromycete destructors, microbiologic resistance.

Биостойкость и биоразлагаемость различных полимерных материалов является важной эколого-технологической проблемой (Легонькова, Сухарева, 2004). Существуют несколько аспектов этой проблемы. Один из них – устранение бытовых отходов и отходов промышленных производств (Пономарева и др., 2002). Известно, что важная роль в процессах деструкции материалов принадлежит микроорганизмам, а именно микроскопическим грибам. Мощност ферментных систем, их разнообразие и лабильность позволяют этой группе живых организмов использовать в качестве источников питания различные полимеры как природного, так и синтетического происхождения (Васнев, 1997). С другой стороны, двойное экологическое значение имеет биостойкость: сохранность материалов от негативных воздействий на них микроорганизмов (ресурсосбережение); улучшение качества

среды обитания человека, так как многие грибы – активные биодеграндаты – являются условно-патогенными организмами, способными вызывать серьезные заболевания человека (Антонов, 2007).

Именно поэтому в последнее время большое внимание уделяется получению полимерных композиций на основе природных (хитин, хитозан, крахмал, целлюлоза) и синтетических полимеров. Особое значение при создании гибридных полимерных композиций приобретает совместимость компонентов и разработка технологичных приемов синтеза (со)полимеров на основе природных полимеров и широкого спектра виниловых мономеров.

Преимуществом таких материалов является их регулируемая устойчивость к действию микроорганизмов, что позволяет получать композиции как биостойкие, так и, напротив, легко биоразлагаемые.

В связи с вышеизложенным целью настоящей работы являлось исследование микробной стойкости (грибостойкости) различных новых полимерных композиций на основе природных и синтетических полимеров.

В качестве объектов исследования были использованы следующие полимерные композиции и их отдельные компоненты.

Образец № 1. Привитой сополимер хитозана с метилакрилатом (Прив. сп. ХТЗ – МА). Образец № 2. Блок-сополимер хитозана с метилакрилатом (Блок-сп. ХТЗ – МА). Образец № 3. Привитой сополимер хитозана с акриламидом (Прив. сп. ХТЗ – АА). Образец № 4. Смесь привитого сополимера хитозан – акриламид с полиакриламидом (ПАА), взятых 1:1.7 по массе соответственно. Образец № 5. Привитой сополимер хитозана с акрилонитрилом (Прив. сп. ХТЗ – АН). Образец № 6. Блок-сополимер ацетата хитозана с метилакрилатом (Блок-сп. ХТЗ – МА солевая форма). Образец № 7. Композиция Поливинилхлорид : Хитозан (ПВХ : ХТЗ 1:0.1). Образец № 8. Композиция Поливинилхлорид : Хитозан (ПВХ:ХТЗ 1:0.2). Образец № 9. Композиция Поливинилхлорид : Крахмал (ПВХ:крахмал 1:0.5). Образец № 10. Композиция Поливинилхлорид : Опилки (ПВХ:опилки 1:0.2). Образец № 11. Композиция Поливинилхлорид : Опилки (ПВХ:опилки 1:0.5). Образец № 12. Композиция Поливинилхлорид : Этилметилцеллюлоза (ПВХ : этилметилцеллюлоза 1:0.2). Образец № 13. Композиция Поливинилхлорид : Оксиэтилцеллюлоза (ПВХ : оксиэтилцеллюлоза 1:0.2). Образец № 14. Смесь поливинилового спирта с крахмалом (ПВС-крахмал). Образец № 15. Хитозан. Образец № 16. Полиметилакрилат. Образец № 17. Полиамид. Образец № 18. Полиакрилонитрил. Образец № 19. Поливинилхлорид. Образец № 20. Крахмал. Образец № 21. Опилки (сосна). Образец № 22. Этилметилцеллюлоза. Образец № 23. Оксиэтилцеллюлоза. Образец № 24. Поливиниловый спирт.

Устойчивость к действию грибов определяли по ГОСТ 9.049-91, метод 1. Данный метод позволяет оценить природную грибостойкость материалов, т.е. возможность их использования микромицетами в качестве источников питания. Испытания проводили как к ассоциативной культуре грибов, так и к отдельным видам – активным деструкторам различных полимерных материалов. Сущность метода заключается в следующем: полимерную композицию помещали в чашки Петри и инокулировали суспензией спор грибов ($1 \cdot 10^6$ в мл), помещали в термостат и

выдерживали в течение 28 сут. при $28 \pm 2^\circ\text{C}$ и влажности $> 95\%$. Оценку грибостойкости производили в баллах (по шестибальной шкале) на основе визуальной оценки интенсивности роста грибов на испытуемых полимерах.

В табл. 1 представлены результаты испытаний по грибостойкости индивидуальных природных и синтетических полимеров, которые использовались нами в дальнейшем для получения различных композиционных материалов. Материал считается грибостойким, если степень роста на нем грибов не превышала 2 баллов. Анализ результатов показал, что полимеры обладали различной устойчивостью к действию грибов.

Наибольшей устойчивостью обладали полиметилакрилат и полиакрилонитрил. Легко утилизируемыми полимерами оказались хитозан, поливинилхлорид, поливиниловый спирт, крахмал, древесные опилки, этилцеллюлоза. Таким образом, среди исследованных материалов были как грибостойкие, так и негрибостойкие. Все это позволило нам предположить, что при использовании данных полимеров исходя из их естественной природной биостойкости можно получить как устойчивые, так и легко утилизируемые микроорганизмами полимерные композиции.

В табл. 2 представлены результаты исследований по устойчивости к действию микромицетов композиционных материалов на основе вышеуказанных природных и синтетических полимеров. В данной серии экспериментов оценка биостойкости полимеров осуществлялась не только к ассоциативной культуре микроорганизмов, но и к отдельным видам микромицетов – активных биодеградантов промышленных и строительных материалов.

В работе получено экспериментальное подтверждение предположения авторов (Соломатов и др., 2001) о том, что о грибостойкости полимерных композиций (сополимерных или механических) нельзя судить исходя из грибостойкости их составляющих. Анализ результатов данной серии (см. табл. 2) показывает, что в результате химических взаимодействий в композиционных материалах свойство грибостойкости может меняться в ту или другую сторону. В противоположность индивидуальным полимерам – ПВХ, этилметилцеллюлозе, хитозану, сосновым опилкам, крахмалу, оксиэтилцеллюлозе – все композиции на основе ПВХ, полученные по пластизольной технологии с включением других биодеградируемых компонентов, оказались плохим субстратом для грибов (см. табл. 2, образцы № 7 – 9 и № 11 – 14). Напротив, композиции на основе ХТЗ и МА (образцы № 1 и № 2) по отношению к большинству тест-культур являются легко биоутилизируемыми

Таблица 1
Устойчивость ряда полимеров к действию микромицетов
(ассоциативная культура)

Вид полимера	Оценка грибостойкости в баллах (метод 1)	Оценка грибостойкости по ГОСТ 9.049-91
Хитозан	5	Негрибостойкий
Полиметилакрилат	1	Грибостойкий
Полиамид	3	Негрибостойкий
Полиакрилонитрил	2	Грибостойкий
Поливинилхлорид	4	Негрибостойкий
Поливиниловый спирт	4	То же
Опилки (сосна)	5	«
Крахмал	5	«
Оксиэтилцеллюлоза	3	«
Этилметилцеллюлоза	4	«

(рост грибов оценивается в 3 – 5 баллов). В случае же блок-сополимера хитозана в солевой форме и метилакрилата (образец № 6) композиция проявляет хорошую устойчивость к действию микроскопических грибов. Легко утилизируемыми грибами композиции были: сополимер хитозана и акрилонитрила (образец № 5), смесь поливинилового спирта с крахмалом (образец № 10).

Таблица 2

Исследования устойчивости ряда полимерных композиций к действию микромицетов

№	Материал	Вид микромицета / Интенсивность развития плесневых грибов, балл										Активные биодеграндаты
		Метод 1 (ГОСТ 9.049-91)										
		<i>A. oryzae</i> BKM F-2096	<i>A. niger</i> BKM F-1119	<i>A. terreus</i> BKM F-1025	<i>Chaet. globosum</i> BKM F-109	<i>Paecil. variotii</i> BKM F-378	<i>Penic. funiculosus</i> BKM F-1115	<i>Penic. chrysogenum</i> BKM F-245	<i>Penic. cyclopium</i> F-245	<i>Trich. viride</i> F-1117	Ассоциация грибов	
1	Прив. сп. ХТЗ – МА	3	5	3	4	4	4	4	5	2	4	<i>A. niger</i> , <i>P. cyclopium</i>
2	Блок-сп.ХТЗ – МА	3	3	5	5	3	4	4	5	4	4	<i>A. terreus</i> <i>Chaet. globosum</i> , <i>P. cyclopium</i>
3	Прив. сп. ХТЗ – АА	2	2	2	2	1	3	1	1	1	2	<i>P. funiculosus</i>
4	Смесь прив. соп. ХТЗ-АА+ПАА	1	2	2	3	1	1	1	1	1	1	<i>A. terreus</i> , <i>Chaet. globosum</i>
5	Прив. сп. ХТЗ-АН	3	3	4	4	4	4	4	5	5	4	<i>P. cyclopium</i> , <i>Tr. viride</i>
6	Блок-сп. ХТЗ-МА солевая форма	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	<i>A. terreus</i> , <i>P. cyclopium</i>
7	ПВХ:ХТЗ 1:0.1	1	0	1	2	1	0	2	1	1	1	<i>Chaet. globosum</i> , <i>P. chrysogenum</i>
8	ПВХ:ХТЗ 1:0.2	2	1	3	1	0	0	0	1	1	1	<i>A. terreus</i>
9	ПВХ:крахмал 1:0.5	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	<i>A. terreus</i> , <i>Chaet. globosum</i>
10	Смесь ПВС 3% и крахмала 3%	4	2	5	4	4	4	4	5	4	5	<i>P. cyclopium</i> , <i>P. chrysogenum</i>
11	ПВХ: опилки 1:0.2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	<i>A. terreus</i> , <i>Tr. viride</i>
12	ПВХ: опилки 1:05	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	<i>A. terreus</i> , <i>Tr. viride</i>
13	ПВХ:этилметилцеллюлоза 1:02	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	<i>A. terreus</i>
14	ПВХ:оксигетилцеллюлоза 1:0.2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	<i>A. terreus</i>

Результаты проведенных экспериментов позволили нам выявить наиболее активные биодegradанты исследуемых полимерных композиций: такими грибами оказались *Aspergillus niger* van Tieghen, 1867, *A. terreus* Thom, 1918, *Penicillium cyclopium* Weistling, 1911, *P. chrysogenum* Thom, 1910, *Trichoderma viride* Pers. ex Fr., 1832.

Таким образом, нами были разработаны новые полимерные композиции на основе синтетических и природных полимеров, различающиеся своей биостойко-

ДЕСТРУКЦИЯ МИКРОМИЦЕТАМИ КОМПОЗИЦИОННЫХ МАТЕРИАЛОВ

стью (грибостойкие и биоразлагаемые). Показано, что микробиологическая стойкость гибридных композиций не зависит от биостойкости их полимерных составляющих. Это позволяет предположить, что биостойкость есть результат взаимодействия всех компонентов полимерной композиции. Для всех испытуемых материалов были определены микромицеты – активные деструкторы. Полученные полимерные материалы с регулируемой биостойкостью могут найти применение в медицине, ветеринарии, агропромышленных производствах, в технической и бытовой химии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы (2009 – 2010 годы)» (проект № 1056).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов В. Б. Влияние биоповреждений зданий на здоровье человека // Проблемы долговечности зданий и сооружений в современном строительстве : материалы Междунар. конф. СПб. : РИФ «Роза мира», 2007. С. 137 – 142.

Васнев В. А. Биоразлагаемые полимеры // Высокомолекулярные соединения. Сер. Б. 1997. Т. 39, № 12. С. 2073 – 2086.

Легонькова О. А., Сухарева Л. А. Тысяча и один полимер от биостойких до биоразлагаемых. М. : РадиоСофт, 2004. 272 с.

Пономарева В. Т., Лихачева Н. Н., Ткачик З. А. Использование пластмассовых отходов за рубежом // Пластические массы. 2002. № 5. С. 44 – 48.

Соломатов В. И., Ерофеев В. Т., Смирнов В. Ф., Семичева А. С., Морозов Е. А. Биологическое сопротивление материалов. Саранск : Изд-во Мордов. гос. ун-та, 2001. 195 с.

УДК 574.583(28):591

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА
ВОДОЁМОВ СИСТЕМЫ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ
(на примере Полистово-Ловатского болотного массива)**

А. В. Черевичко

*Псковское отделение Государственного научно-исследовательского института
озерного и речного рыбного хозяйства
Россия, 180007, Псков, Горького, 13
E-mail: acherevichko@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.09.09 г.

Закономерности формирования зоопланктона водоёмов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива). – Черевичко А. В. – Изучены состав и структура зоопланктона водоёмов Полистово-Ловатской болотной системы, имеющих одинаковое происхождение, образовавшихся путем заболачивания единого последующего озера и находящихся на разных стадиях экологической сукцессии. На основании полученных данных о видовом и количественном составе, а также литературных данных о спектрах питания видов выявлено, что в сукцессионном ряду водоёмов болотной системы «мезотрофное озеро → дистрофное озеро → верховое болото (вторичные водоёмы)» в зоопланктоне происходит уменьшение видового богатства, смена пастбищных трофических цепей на детритные, снижается варьирование показателей таксономической структуры, виды-эврибионты замещаются стенобионтами.

Ключевые слова: экологическая сукцессия, первичные озёра, вторичные водоёмы, зоопланктон, трофическая структура, коэффициент стенобионтности.

Zooplankton formation regularities in upper-bog reservoirs (with the Polistovo-Lovatskaya upper-bog system as an example). – Cherevichko A. V. – The zooplankton composition and structure were studied in the water bodies of the Polistovo-Lovatskaya bog system, which have the same origin (formed by swamping of a post-glacial lake) and are at different stages of ecological succession. On the basis of our data of the specific and quantitative composition of the communities under study, as well as on published data about the feeding spectra of species it has been revealed that the specific zooplankton diversity reduces, pasture trophic chains are replaced by detrital ones, the variations of the taxonomic structure indices decrease, and eurybionts are replaced by stenobionts in the succession series of water bodies in the «mesotrophic lake → dystrophic lake → upper bog (secondary water bodies)» system.

Key words: ecological succession, primary lakes, secondary water bodies, zooplankton, trophic structure, stenobiontic index.

Болотообразование наиболее развито в зоне избыточного увлажнения, где количество осадков преобладает над испарением. Северо-Запад и Север России, Карелия, Прибалтика, северные районы Белоруссии – это пояс наибольшей заболоченности и заторфованности, здесь распространены обширные массивы верховых болот (Денисенков, 2000).

Большое влияние на болотообразование и современное распространение болот оказало последнее Валдайское оледенение. После таяния ледника осталось много мелких водоёмов, которые послужили очагами последующего заболачивания. Болотообразование, в частности один из основных его типов – заторфовывание озёр – был подробно описан В. Н. Сукачевым (1972).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОЁМОВ

Одним из примеров заболачивания послеледникового озера является Полистово-Ловатская болотная система – крупнейшая система верховых болот северо-запада Европейской России, расположенная в центре Приильменской низменности в Бежаницком и Локнянском районах Псковской области (Полистовское болото) и в Поддорском и Холмском районах Новгородской области (Рдейское болото) (Богдановская-Гиенэф, 1969; Боч, 1999).

По И. А. Киселеву (1950), с точки зрения гидробиологии, все разнообразие областей обитания гидробионтов на верховом болоте можно классифицировать следующим образом: стоячие водоёмы и текучие воды.

Стоячие водоёмы, в свою очередь, подразделяются на первичные (озёра и озёрки, которые располагаются во впадинах, отражающих понижения дна бывшего крупного послеледникового озера) и вторичные (заполненные водой понижения моховой поверхности, которые сформировались в ходе развития торфяника).

На территории Полистово-Ловатского болотного массива находится 20 первичных озёр и множество мелких вторичных водоёмов. В наших исследованиях среди первичных водоёмов было выделено оз. Полисто, находящееся на границе болотного массива с суходолом и отличающееся от внутриболотных озёр своими гидрологическими и гидрохимическими характеристиками, а также трофическим статусом (озеро мезотрофное). Остальные озёра были объединены в одну группу – дистрофных озёр.

Одна из концепций сукцессии озерных экосистем предполагает, что озёра проходят последовательно разные стадии трофности, начиная с олиготрофной, через мезотрофную к эвтрофной (Thinemann, 1950). Дальнейшее заиление, обмеление, зарастание и заболачивание озёр при одновременном усилении гумификации органики приводит к дистрофии, затем озеро замещается болотом. Эта концепция получила название «старение озёр». Одним из возможных путей заболачивания озера является его дистрофикация на любой из стадий развития, что определяется рельефом местности, подстилающими породами, условиями водосбора и т.п. (Абросов, 1982).

Следовательно, водоёмы Полистово-Ловатской болотной системы можно рассматривать как имеющие одинаковое происхождение и находящиеся на разных этапах экологической сукцессии.

Структурная организация зоопланктона будет рассмотрена в ряду водоёмов: мезотрофное оз. Полисто, расположенное на границе болотного массива → дистрофные внутриболотные озёра → верховое болото (вторичные водоёмы).

Цель работы – определить особенности изменений зоопланктона в сукцессионном ряду водоёмов болотной системы.

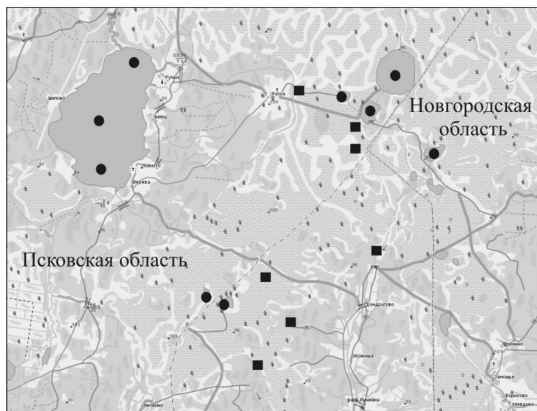
Материалом для настоящей работы послужили результаты исследований, проведенных в 2004 – 2008 гг. на территории Полистово-Ловатской болотной системы. Перечислим исследованные водоёмы (рисунок).

1. Мезотрофное оз. Полисто (ср. глубина 2 м, площадь 31.6 км²), полигумозный водоём с признаками дистрофикации и слабокислой реакцией среды (перманганатная окисляемость (ПО) 35 – 45 мг О/л, рН 6.8).

2. Дистрофные внутриболотные озёра (Долгое, Круглое, Островистое, Домша, Корниловка, Межницкое), небольшие (ср. глубина 1.5 – 2 м, площадь ~0.5 км²), полигумозные (ПО 55 – 65 мг О/л), ацидные (рН 4.8 – 5.3) водоёмы.

3. Вторичные водоёмы болотного массива (различные скопления воды в понижениях моховой поверхности) (гл. 0.5 – 1.0 м, pH 3.5 – 4.5, ПО 70 – 80 мг О/л).

Сбор проб проводили 1 – 2 раза в месяц в течение вегетационного сезона ($V - X$) стандартной количественной сетью Джеди (размер ячеек 64 мкм) в пелагиали озёр, протягивая сеть от дна к поверхности, в прибрежье и мелких вторичных водоёмах – мерными сосудами, с последующим фильтрованием 20 – 50 л воды через сеть. Пробы фиксировали 4%-ным формалином и обрабатывали в лаборатории стандартными гидробиологическими методами (Методические рекомендации, 1984).



Карто-схема расположения станций отбора проб:

● – первичные водоёмы, ■ – вторичные водоёмы

обилие таксономических и трофических групп (%). В основу анализа структуры сообществ положена относительная биомасса видов (доминантами считали виды, образующие не менее 5% общей биомассы). При выделении трофических групп учитывали состав пищи, размеры пищевых частиц и способы добывания пищи. Спектры питания организмов взяты из литературных источников (Монаков, 1998; Крючкова, 1989; Смирнов, 1971; Гутельмахер и др., 1988).

Для оценки экологического разнообразия экосистем как показателя их сукцессионного состояния определяли «коэффициент стенобионтности» биоценоза (Розанов, 1999, цит. по: Селиванова, 2000):

$$K_s = \frac{(\sum B_s)n_e}{(\sum B_e)n_s},$$

где B_s и B_e – биомассы отдельных видов стено- и эврибионтов, n_e и n_s – количество видов эври- и стенобионтов. В расчетах использовали среднюю за вегетационный период ($V - X$) биомассу видов эври- и стенобионтов.

В исследованных водоёмах отмечено 95 видов планктонных беспозвоночных, из которых 31 вид – коловратки, 16 – веслоногие и 48 – ветвистоусые ракообразные. Озеро Полисто отличается наибольшим видовым разнообразием зоопланктона (65 видов), что объясняется большой площадью водоёма, наличием различных биотопов (открытая пелагиаль и заросли), химическим составом воды (величина pH близка к нейтральной – 6.8), пригодным для обитания большинства пресноводных гидробионтов, а также более высокой трофностью по сравнению с внутренними озерами болотной системы. Отмечена смена доминантного комплекса в течение вегетационного периода. Весной доминировали коловратки с преобладанием

Kellicottia longispina (Kellicott, 1879), *Keratella quadrata* (Müller, 1786) и *Conochilus unicornis* Roussellet, 1892 (13% от общей биомассы) и ювенильные особи веслоногих ракообразных – представителей родов *Cyclops* и *Mesocyclops* (55% от общей биомассы). Летом по мере прогрева воды доминирующее положение занимали теплолюбивые ветвистоусые: представители родов *Daphnia*, *Bosmina*, а также *Limnospina frontosa* Sars, 1862 и *Diaphanosoma brachiurum* Lieven, 1848, на долю которых приходилось до 70% общей биомассы зоопланктона. Эта же группа ракообразных сохраняла свое доминирующее положение и осенью (до 75% общей биомассы).

В составе зоопланктона исследованных дистрофных внутриболотных озёр обнаружено 40 видов беспозвоночных. Основу разнообразия составляли в основном литорально-зарослевые и донные виды ветвистоусых ракообразных, встречающиеся в единичных экземплярах. Доминантный комплекс был постоянным в течение вегетационного периода и включал *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785), *Asplanchna priodonta* Grosse, 1850, *Bosmina obtusirostris* (Sars, 1862), *Polyphemus pediculus* Linne, 1778 и *Holopedium gibberum* Zaddach, 1848. Отмечены всплески в развитии отдельных доминантов (до 90% общей биомассы), как правило, *H. gibberum* в начале лета и *Asplanchna priodonta* в конце лета, что определяло количественную представленность зоопланктона в водоёмах.

В зоопланктоне вторичных водоёмов за период исследований было встречено минимальное число (29) видов зоопланктеров. В состав доминантов входили: *Acanthocyclops curvirostris* (O. F. Müller, 1776), *Streblocerus serricaudatus* Sars, 1862, *Scapholeberis microcephala* Lilljeborg, 1900, *Chydorus ovalis* Kurs, 1874, *Alonella exise* (Fischer, 1854), *Polyphemus pediculus*, *Diacyclops* sp. Определенной смены доминантов и увеличение роли отдельных видов в течение вегетационного периода установить не удалось.

Следовательно, в указанном сукцессионном ряду водоёмов отмечено уменьшение видового богатства зоопланктона и снижение роли сезонных флуктуаций таксономической структуры.

Известно, что облик сообщества определяется не столько входящими в него видами, столько жизненными (экологическими) формами. Соотношение экологических групп было связано с разнообразием биотопов в каждом типе водных объектов. Максимальное число и доля пелагических видов (38.5%) отмечена в оз. Полисто, где открытая пелагиаль занимает основную площадь водоёма. В первичных дистрофных озерах доля пелагических и донных видов была в два раза ниже, чем в мезотрофном озере. Во вторичных водоёмах эти две группы полностью отсутствовали, здесь обитают только зарослевые и эврибионтные виды, что соответствует наличию определенных экологических ниш и связано с отсутствием в этих водоёмах открытой пелагиали и грунтового дна. Определенную долю (10 – 20%) во всех типах водоёмов занимали эврибионтные виды. Основу видового богатства во всех исследованных водоёмах составляли литорально-зарослевые формы, населяющие побережье озёр, а также обитающее среди растительности вторичных водоёмов разных зон болотного массива (38.8 – 87.2%) (таблица).

Трофическая структура зоопланктона озёр отличается от таковой вторичных водоёмов, что во многом определяется пищевыми ресурсами и выражается в каче-

ственном составе и соотношении трофических групп. В озерах значительную роль в трофической структуре играли фитофаги (69 и 44%) и факультативные хищники (15 и 38%), что свидетельствует о преобладании здесь пастбищных трофических

Показатели зоопланктона в сукцессионном ряду водоёмов
Полистово-Ловатской болотной системы

Показатель	Мезотрофное оз.	Дистрофные оз.	Вторичные водоёмы
Видовой состав (число видов)	65	40	29
Cladocera	33	28	14
Copepoda	12	7	4
Rotatoria	20	5	11
Экологические группы видов, % от общего числа:			
пелагические	38.5	17.5	0
донные	20.0	12.5	0
эврибионтные	10.7	20.0	17.3
литорально-зарослевые	38.8	50.0	82.7
Трофические группы, % В:			
фитофаги	69	46	0
детритофаги	14	12	90
факультативные хищники	15	38	6
облигатные хищники	2	4	4
Коэффициент стенобионтности	0.5	2.2	2.5–4.3

цепей. Во вторичных водоёмах верхового болота «мирный» зоопланктон представлен только детритофагами (90%), здесь складываются исключительно детритные трофические цепи. Наличие преимущественно детритных трофических цепей и преобладающая роль детрита в круговороте веществ свидетельствуют о более поздней сукцессионной стадии экосистемы (Одум, 1975).

Известно, что основной вариационный признак сукцессии – поиск кратчайшего пути к климаксу (Маргалеф, 1992; Clements, 1916). Очевидно, конкуренция между видами, сменяющими друг друга или свои позиции в ходе сукцессии, приводит к закономерному замещению видов-эврибионтов стенобионтами. Принимая это свойство сукцессии за основу, С. И. Розанов (1999) предложил способ оценки экологического разнообразия экосистем как показателя их сукцессионного состояния через определение «коэффициента стенобионтности» биоценоза.

В современной литературе достаточно сведений об индикаторной значимости видов зоопланктона как показателя ацидофикации и гумификации водной среды. Списки видов-индикаторов составлены на основе фаунистических исследований, в том числе и в прикладных целях. В наших исследованиях все водные объекты являлись полигуменными с реакцией среды от слабокислой (оз. Полисто – pH 6.8) до кислой (вторичные болотные водоёмы – pH до 3.5). Общими видами для всех типов водных объектов были *Polyphemus pediculus*, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785), *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller, 1785), *Bosmina obtusirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Acroperus harpae* (Baird, 1837). Следует отметить, что ряд исследователей (Андроникова, 1992; Fraу, 1980) относят эти виды к видам-индикаторам водоёмов с низкими значениями pH (< 5). По данным других исследований (Филимонова, 1965; Пидгайко, 1984 и др.), проведенных на озерах Карелии, все эти виды обитали в водоёмах с широким диапазоном pH (3 – 9) и широким диапазоном гумификации. В нашем случае вышеуказанные виды, а также и другие широко распространенных виды (*Diaphanosoma brachyurum*, *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820), *Asplanchna priodonta*, *Philodina* sp.) были признаны эврибионтными.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОЁМОВ

В наших исследованиях видами, встреченными только в полигумозных водоёмах с $\text{pH} < 5$, были кладоцеры – *Scapholeberis microcephala*, *Acantholeberis curvirostris*, *Streblocerus serricaudatus* и копеподы – *Diacyclops nanus* (Sars, 1863), *D. languidus* (Sars, 1863), *D. languidoides* (Lilljeborg, 1900). Это позволяет признать названные виды ацидофильными, а также предпочитающими водоёмы с высокой степенью гумификации. К таковым они были отнесены и рядом авторов (Пидгайко, 1984; Филимонова, 1965; Fray, 1980). Кроме того, массовыми эти виды были во вторичных водоёмах со сплошным покровом из сфагновых мхов, что позволяет их определить, как сфагнофильные. Данные виды, а также *Holopedium gibberum*, доминирующий в пелагиали внутриболотных дистрофных озёр, были отнесены к стенобионтным. Анализ расчета коэффициента стенобионтности по средней за вегетационный период ($V - X$) биомассе вышеуказанных видов эври- и стенобионтов показал, что максимальных значений (2.5 – 4.3) он достигал во вторичных водоёмах болотного массива, затем в этом ряду шли внутриболотные дистрофные озёра (2.2), минимальные значения отмечены для мезотрофного оз. Полисто (0.5).

Основными показателями, характеризующими изменения зоопланктона в сукцессионном ряду водоёмов «мезотрофное озеро → дистрофное озеро → верховое болото (вторичные водоёмы)», можно считать: уменьшение видового богатства и представленности экологических форм, смену пастбищных трофических цепей на детритные, снижение роли сезонных флуктуаций таксономической структуры и увеличение стенобионтности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 144 с.
- Андроникова И. Н. Основные итоги исследования ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоемов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб. : Гидрометеоиздат, 1992. С. 81 – 99.
- Богдановская-Гиензф И. Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 187 с.
- Боч М. С. Полистовско-Ловатское болото // Водно-болотные угодья России. М. : Wetlands International, 1999. Т. 2. С. 40 – 42.
- Гутельмахер Б. Л., Садчиков А. П., Филиппова Т. Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М. : ВИНТИ, 1988. Т. 6. 156 с.
- Денисенков В. П. Основы болотоведения : учеб. пособие. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2000. 224 с.
- Киселев И. А. Жизнь в болотах и болотные отложения // Жизнь пресных вод : в 4 т. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. С. 623 – 682.
- Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М. : Наука, 1989. 124 с.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М. : Мир, 1992. 214 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л. : ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.

- Одум Ю. Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.
- Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М. : Наука, 1984. 207 с.
- Розанов С. И. Показатели биоразнообразия в оценке сукцессионного состояния экосистем // Успехи совр. биологии. 1999. № 4. С. 404 – 410.
- Селиванова О. Н. Проблема сохранения биоразнообразия и поиск индикаторов интегрального состояния экосистем // Сохранение Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. I науч. конф. Петропавловск-Камчатский : Изд-во Госкомкамчатэкологии, 2000. С. 86 – 88.
- Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Нов. сер. № 101. Ракообразные. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Т. 1, вып. 2. 531 с.
- Сукачев В. Н. Болота и их образование, развитие и свойства // Сукачев В. Н. Избр. тр. : в 3 т. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 2. С. 97 – 188.
- Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озер Карелии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. С. 132 – 148.
- Clements F. E. Plant succession : an analysis of the development of vegetation. Washington : Carnegie Institution of Washington, 1916. № 242. P. 7 – 26.
- Fray G. Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas // Freshwater Biol. 1980. Vol. 10, № 1. P. 76 – 84.
- Thinemann A. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt European // Die Binnengewässer. 1950. Bd. 18. S. 1 – 809.

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ ГЛЕБА ИВАНОВИЧА ХУДЯКОВА

(20 ноября 1928 – 13 июня 2011)

Не стало Глеба Ивановича Худякова, Учителя многих отечественных геоморфологов и геоэкологов, доктора геолого-минералогических наук, профессора, члена-корреспондента РАН. Профессор кафедры геоморфологии и геоэкологии географического факультета Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, Глеб Иванович Худяков родился в г. Саратове. После окончания в 1946 г. средней школы № 19 учился на геологическом факультете Саратовского государственного университета (СГУ), который закончил в 1951 году. После завершения учебы в университете, в этом же году, поступил в аспирантуру на кафедру общей геологии геологического факультета СГУ и сразу же отправился в экспедицию – тематическую геолого-геоморфологическую партию. Там он работал над составлением геоморфологической карты и карты четвертичных отложений саратовского Заволжья. В 1957 г. на основе своих съемочных и тематических работ по Саратовской, Уральской и Оренбургской областям на кафедре общей геологии СГУ Г. И. Худяков защитил кандидатскую диссертацию на тему «Геоморфология и новейшая тектоника бассейна среднего течения р. Урал».



С 1958 по 1961 г. Г. И. Худяков работал на должности старшего научного сотрудника в Сибирском научно-исследовательском институте геологии, геофизики и минерального сырья (г. Новосибирск). Здесь им была составлена морфоструктурная схема Западно-Сибирской плиты и положено начало создания структурно-геологических карт по отдельным локальным поднятиям территории, что способствовало открытию здесь множества погребенных структур, перспективных на нефть и газ.

В 1961 г. Г. И. Худяков был назначен заведующим лабораторией геоморфологии и морфотектоники Геологического института ДВНЦ АН СССР (г. Владивосток), а в 1978 г. становится заместителем директора института по науке. В 1974 г. он защищает докторскую диссертацию на тему «Принципиальные основы морфотектонических исследований». В 1979 г. Глеб Иванович был назначен директором Тихоокеанского института географии ДВНЦ АН СССР, которым руководил до 1991 года. В 1980 г. ему присвоено звание профессора, а в 1987 г. он избирается членом-корреспондентом АН СССР. В это время под руководством Г. И. Худякова производятся исследования по структурной и экзогенной геоморфологии, четвер-

тичной геологии, палеогеографии кайнозоя, морфотектонике, охватывающие огромные территории Дальневосточного региона.

Г. И. Худяков – основатель признанной в стране дальневосточной школы структурной геоморфологии. 30-летний «дальневосточный период» занимает, несомненно, главное место в жизни Глеба Ивановича – именно с этим временем связаны его наиболее крупные научные достижения. В частности, разработана концепция геолого-геоморфологической конформности, утверждающая существование глубоких пространственно-генетических связей геоморфологической «формы» и ее геологического содержания. На примере Дальнего Востока представлена концепция географического синтеза; определена главнейшая роль впадин – основных геодинамических систем растущей Земли, стимулирующих активизацию разноранговых поднятий, начиная от материков и вплоть до локальных горстовых структур; выявлена роль гранитных интрузий в формировании горных хребтов; открыт эффект интеграции материковых геоморфологических структур в разнорядковые сегментарные плиты; выдвинуты принципы кумулятивной деструкции, соотношений разновозрастных площадей аккумуляции и денудации, оптимального развития дифференцированной геоморфоструктурной системы, гипсометрической корреляции рельефа.

Г. И. Худяковым совместно с А. М. Паничевым и В. И. Богатовым была открыта крупнейшая цеолитоносная провинция. Теоретическое и практическое значение этого открытия огромно, особенно для медицины, сельского хозяйства, промышленности сорбентов и др.

Главным итогом своих научных работ на Дальнем Востоке Глеб Иванович считал монографию «История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Юг Дальнего Востока», которая вошла в 15-томную монографическую серию «История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока».

В 1991 г., после возвращения в г. Саратов, Г. И. Худяков был избран заведующим кафедрой геоморфологии и геоэкологии географического факультета и одновременно назначен директором НИИ геологии при СГУ. В это время им создан ряд крупных программ для бассейна Каспия, касающихся основ рационального природопользования и улучшения социально-экологической обстановки этой территории. Под его руководством впервые была проведена научно-общественная экспертиза документов по вводу в эксплуатацию четвертого энергоблока Балаковской АЭС. Данные этой экспертизы послужили основой при проведении государственной экспертизы по эксплуатации пятого и шестого энергоблоков Балаковской АЭС. Под руководством Г. И. Худякова была создана «Программа экологизации производства и перехода к рациональному природопользованию на территории Саратовской области». Выдвинутая им концепция позитивных ноосферных структур как наиболее оптимальных форм организации жизни на Земле может быть положена в основу совершенствования межтерриториальных, в том числе и международных связей.

С 1994 г. Глеб Иванович активно работал над концепцией «Геология, геоморфология и геоэкология растущей Земли», им предложена формулировка концепции растущей Земли, опубликован ряд работ по планетарной и региональной гео-

ПОТЕРИ НАУКИ

морфологии и геоэкологии исходя из концепции растущей Земли и вытекающим из нее практическим следствиям. В его последних работах прослеживается попытка синтезировать имеющиеся сведения о космо-планетарных структурах, которые, в свою очередь, определяют развитие более частных образований, в том числе живого вещества планеты и существующих на ней антропогенных структур с их социально-экономико-политическими системами.

Заслуги Глеба Ивановича в области геоморфологических и геоэкологических исследований достойно отмечены государственными наградами, среди которых Государственная премия СССР, орден Дружбы народов, почетный знак «За охрану природы России», медаль «За строительство БАМа», американский знак «Кодак Аляска».

Под руководством Г. И. Худякова защищено 27 кандидатских диссертаций, а шесть его бывших аспирантов и соискателей стали докторами наук, один – членом-корреспондентом РАН. Г. И. Худяков являлся автором и соавтором более чем 250 научных работ, в том числе 14 монографий. Наиболее известными работами являются «Геоморфотектоника юга Дальнего Востока: вопросы теории» (1977), «Экзогенные геоморфологические системы морских побережий» (1990), «Концепция ноосферных структур» (1993) и др. Под редакцией Г. И. Худякова вышло более 30 изданий и свыше 50 сборников научных трудов и материалов конференций. Он был одним из организаторов и главным редактором научного журнала «Поволжский экологический журнал».

Глеб Иванович Худяков был не только известным естествоиспытателем, организатором науки, педагогом, но и удивительной души человеком. Он пользовался заслуженным авторитетом и уважением среди научно-педагогической общественности, а его научные труды широко известны и достойно представляют российскую науку за рубежом.

Учёный, учитель, преподаватель, эксперт были теснейшим образом сплетены в этом замечательном человеке. Уйдя от нас, он оставил после себя книги, школу, дело и добрую, светлую память, которая навсегда сохранится в наших сердцах.

*Редакционная коллегия
«Поволжского экологического журнала»*