



СОДЕРЖАНИЕ

Безель В. С., Мухачева С. В. Трофические уровни мелких млекопитающих: мультиэлементный состав и токсическая нагрузка.	3
Золотухин А. И., Занина М. А., Овчаренко А. А. Метод оценки антропогенной трансформации пойменных дубрав Среднего Прихопёрья по динамике древостоев.	14
Кашин А. С., Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Березуцкий М. А. Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа.	22
Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Влияние пола и возраста хозяина на структуру сообщества гельминтов рыжей полёвки (<i>Clethrionomys glareolus</i>) ..	33
Курбатова С. А., Лаптева Н. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. Фоновые характеристики среды и динамика планктонных сообществ в экосистемах с гидрофитами.	42
Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Малышева И. Е., Канцерова Н. П. Особенности экологии мигрирующих воробьиных птиц (анализ с применением методов молекулярной биологии)	53
Пискунов В. В., Давиденко Т. Н. Оценка ярусной структуры растительных сообществ в исследованиях местообитаний лесных птиц.	65
Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М., Шепелев А. А. Сезонные особенности формирования пространственной структуры населения рукокрылых в штольнях Самарской Луки.	73
Чухарева И. П., Харитонов С. П. Гнездовой материал в колониях чайки-хохотуны (<i>Larus cachinnans</i>) на островках водохранилища в окрестностях г. Миасса: компоненты и расположение гнезд.	83

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Беляченко А. В., Мельников Е. Ю. Сирийский дятел (<i>Dendrocopos syriacus</i>) – новый гнездящийся вид Саратовской области.	92
Кармоков М. Х., Полуконова Н. В. Фауна и особенности распространения хирономид <i>Chironomus</i> Meigen и <i>Camptochironomus</i> Kieffer (Chironomidae, Diptera) в водоёмах Центрального Кавказа и Предкавказья.	95
Немцева Н. В., Игнатенко М. Е. О находке галотолерантной водоросли <i>Asteromonas gracilis</i> Artari в Оренбургской области.	99
<i>Содержание журнала за 2011 г.</i>	105
<i>Авторский указатель за 2011 г.</i>	111
<i>Правила для авторов</i>	115



CONTENTS

Bezel V. S. and Mukhacheva S. V. Trophic levels of small mammals: multi-element composition and toxic load	3
Zolotukhin A. I., Zanina M. A., and Ovcharenko A. A. A method to evaluate anthropogenic transformations of floodplain oak forests in the Middle Khopyor region by tree stand dynamics	14
Kashin A. S., Kochanova I. S., Lisitzkaya N. M., and Berezutsky M. A. Gametophytic apomixis distribution in representatives of the Asteraceae family in the floras of the Lower-Volga region and Northwest Caucasus	22
Kirillova N. Ju. and Kirillov A. A. Host age and sex influence on the helminthic community in bank vole (<i>Clethrionomys glareolus</i>)	33
Kurbatova S. A., Lapteva N. A., Yershov I. Yu., and Borisovskaya E. V. Background environmental parameters and planktonic community dynamics in ecosystems with hydrophytes	42
Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malyshova I. E., and Kancerova N. P. Ecological features of migrating passerines (an analysis with molecular biology techniques involved)	53
Piskunov V. V. and Davidenko T. N. Vegetative community profile organization in research of forest bird habitats	65
Smirnov D. G., Vehnik V. P., Kurmaeva N. M., and Shepelev A. A. Seasonal features of the spatial structure formation in bat colonies in the caves of Samarskaya Luka	73
Chukhareva I. P. and Kharitonov S. P. Nest material in yellow-legged gull (<i>Larus cachinnans</i>) colonies on the islets of a reservoir near Miass City: components and nest location	83

SHORT COMMUNICATIONS

Belyachenko A. V. and Melnikov E. Y. Syrian woodpecker (<i>Dendrocopos syriacus</i>) as a new nesting species of the Saratov region	92
Karmokov M. Ch. and Polukonova N. V. Fauna and distribution peculiarities of chironomids <i>Chironomus</i> Meigen and <i>Camptochironomus</i> Kieffer (Chironomidae, Diptera) in the waterbodies of Central Caucasus and Ciscaucasia	95
Nemtseva N. V. and Ignatenko M. E. Discovery of halotolerant alga <i>Asteromonas gracilis</i> Artari from phitoplankton in the Orenburg region	99
<i>Table of contents 2011</i>	105
<i>Author index 2011</i>	111
<i>Rules for authors</i>	115

УДК 502.31:54+504.054:615.9

ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: МУЛЬТИЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ И ТОКСИЧЕСКАЯ НАГРУЗКА

В. С. Безель, С. В. Мухачева

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

Поступила в редакцию 04.02.11 г.

Трофические уровни мелких млекопитающих: мультиэлементный состав и токсическая нагрузка. – Безель В. С., Мухачева С. В. – Проведен сравнительный анализ химического состава (25 элементов) рационов и организма (тушка) особей рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) и средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) из симпатрических популяций, населяющих территории в зоне действия крупного медеплавильного комбината (Средний Урал). Показано, что в транслокации химических элементов по трофическим уровням млекопитающих особое положение занимает группа фитофагов. Специфика рациона и наличие барьера на уровне желудочно-кишечного тракта ограничивают накопление элементов в организмах животных. В этих же условиях плотоядные в сообществе млекопитающих играют роль концентраторов ряда химических элементов (Pb, Cd, Cr, As), содержание которых в организмах животных по сравнению с их уровнями в рационах возрастает. В то же время токсическая нагрузка на организм животных не зависит от трофической специализации.

Ключевые слова: техногенное загрязнение, химические элементы, мелкие млекопитающие, трофический уровень, токсическая нагрузка.

Trophic levels of small mammals: multielement composition and toxic load. – Bezel V. S. and Mukhacheva S. V. – A comparative study of the concentrations of 25 chemical elements in the diet and organisms (carcasses) of free-living individuals of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*) from several areas in the vicinity of a copper smelting (Middle Ural) was carried out. The group of phytophages was shown to occupy a special position in the translocation of chemical elements by the trophic levels of mammals. The diet specificity and the presence of a barrier at the gastrointestinal path level limit accumulation of the elements in the animals' organisms. In the same conditions, the carnivorous in the mammal community play the role of concentrators of some chemical elements (Pb, Cd, Cr, and As) whose concentration increases in the bodies of animals in comparison with their levels in their diets. At the same time, the toxic loading upon the body of animals does not depend on trophic specialization.

Key words: technogenic pollution, chemical elements, small mammals, trophic level, toxic load.

ВВЕДЕНИЕ

Согласно биосферной функции живого вещества следует говорить о нескольких уровнях биогенных циклов химических элементов, формируемых живыми организмами различной трофической принадлежности. Между этими уровнями в природных экосистемах имеет место своеобразный «геохимический отбор» микроэлементов (Гольдшмидт, 1938), обусловленный неодинаковой их биологической доступностью, формой соединений в почвах, спецификой зональных типов растительности, избирательностью процессов их поглощения и депонирования организмами различных трофических групп (Добровольский, 1983; Криволуцкий, 1983;

Покаржевский, 1985). Фактически имеет место сложный многоуровневый геохимический «портрет» целостного биогеоценоза и его возможная деформация в процессе антропогенной деятельности.

К настоящему времени накоплен обширный фактический материал по накоплению в отдельных компонентах природных экосистем радионуклидов (Покаржевский, 1985; Кривоуцкий и др., 1989), макро- и микроэлементов, включая тяжелые металлы (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1986; Лебедева, 1999; Sawicka-Kapusta et al., 1986). Меньше работ посвящено миграции тяжелых металлов по пищевым цепям (Безель и др., 2004; Ма, 1987; Lindquist, Block, 1997; Hamers et al., 2006), в том числе в условиях химического загрязнения среды (Безель, 1987, 2006; Добровольский, 1988; Мухачева, Безель, 1995; Медведев, 1998; Безель и др., 2007, 2010; Nyholm, 1995; Notten et al., 2005; Bezel et al., 2007). Актуальность изучения микроэлементного состава популяций и сообществ различных групп биоты обусловлена необходимостью раскрытия механизмов формирования биогенных циклов и основанных на них методов регламентации антропогенного воздействия на окружающую среду.

Цель настоящей работы – исследовать распределение химических элементов в популяциях мелких млекопитающих, принадлежащих к различным таксономическим и трофическим группам, совместно обитающих на химически загрязненных и ненарушенных территориях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы, полученные в ходе исследований населения мелких млекопитающих (мышевидных грызунов и мелких насекомоядных) в зоне действия крупного предприятия медеплавильного производства и на незагрязненных (фоновых) территориях Среднего Урала.

Предприятие – Среднеуральский медеплавильный завод – действует длительный срок (с 1940 г.), зоны поражения вокруг него четко выражены. Подробное описание полигона исследований дано ранее (Воробейчик и др., 1994; Мухачева, 2007). В работе использованы данные, полученные в ходе безвозвратного изъятия зверьков в сентябре 2004 года (по окончании периода массового размножения). Отлов животных проводили одновременно на двух участках: импактном (в непосредственной близости от источника техногенной эмиссии, 1 – 2 км) и фоновом (в 30 км к западу от факела выбросов), на котором содержание приоритетных поллютантов в почвах не превышало кларковых уровней (Иванов, 1994).

В качестве модельных объектов выбраны два вида, принадлежащих к разным таксономическим и трофическим группам: это преимущественно растительноядная европейская рыжая полёвка (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) и насекомоядная средняя буроzubка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788). Выбор объектов определялся доминирующим положением видов в составе сообществ мелких млекопитающих исследованных территорий. Специальными исследованиями (Мухачева, 2005) было показано, что концентрация основных поллютантов в рационах животных зависит от сезона отлова, в организме – от возраста и репродуктивного состояния (Мухачева, Безель, 1995). Поэтому в настоящей работе мы использовали

ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

максимально близкие по срокам отлова (сентябрь 2004 г.) и функционально-возрастному состоянию (сеголетки в возрасте 3 – 4 месяцев) выборки животных.

Для оценки поступления различных элементов в организм мелких млекопитающих с кормом, на наш взгляд, наиболее оправдано определять концентрации элементов в содержимом желудочно-кишечного тракта, что позволяет учитывать специфику рациона изучаемых объектов (Мухачева, Безель, 1995). В камеральных условиях для последующего химического анализа отбирали тушки (без внутренних органов) и содержимое желудка. Образцы высушивали в сушильном шкафу при температуре 75°C до воздушно-сухой массы. Дальнейшую подготовку образцов и измерение их химического состава проводили по стандартным методикам (Baryshev et al., 1986; Koutzenogii et al., 2003). Элементный состав (25 элементов) рационов и тушек мелких млекопитающих (15 особей рыжей полевки и 10 особей средней бурозубки) исследовали методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) на станции элементного анализа Института ядерной физики им. Г. И. Будкера СО РАН (ВЭПП-3).

Для статистической обработки использовали логарифмированные значения концентраций элементов. Элементы, содержание которых в анализируемой пробе было ниже предела обнаружения данного метода, из анализа исключались. Количественные межгрупповые различия концентраций элементов у особей сравниваемых групп на разных территориях оценивали по *t*-критерию Стьюдента ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Состав рационов. Рыжая полёвка, будучи типичным фитофагом, использует в пищу широкий спектр видов лесных растений (Европейская..., 1981; Hansson, 1985). Основным кормом средней бурозубки являются насекомые (личинки, имаго) и паукообразные, прочие объекты (дождевые черви, моллюски, семена растений, амфибии и млекопитающие) поедаются ею в небольшом количестве (Докучаев, 1981; Ивантер, Макаров, 2001).

Основой трофической структуры любой системы, в том числе сообщества мелких млекопитающих, являются первичные продуценты. При определенном допущении можно полагать, что концентрации химических элементов в содержимом желудка фитофагов (рыжей полёвки) отражают уровни химических элементов в биомассе первичных продуцентов, а уровни элементов в содержимом желудка средней бурозубки будем рассматривать в качестве химического состава рационов плотоядных. Различный состав пищевых объектов фитофагов и плотоядных может обуславливать также отличие концентраций микроэлементов в организмах этих видов.

Сравнение фоновых рационов животных (в пределах одной трофической группы) с рационами животных импактных участков позволяет судить о степени химического загрязнения среды и его качественном составе. Установлено, что в кормовых объектах рыжей полёвки повышены концентрации таких элементов, как Fe и Cr (в 3.7 – 3.9 раза), Cu (5.4 раза), Zn (2.6 раза) и Pb (17.6 раза). Именно эти элементы следует рассматривать в качестве основных загрязнителей среды. В 4.4 раза увеличилась концентрация Br (табл. 1).

Таблица 1

Концентрация изученных элементов в рационе и тушках особой рыжей полёвки
из фоновой и импактной зон, мкг/г сухой массы

Элемент	Зона токсической нагрузки			
	Фоновая		Импактная	
	Рацион	Тушка	Рацион	Тушка
1	2	3	4	5
S	–	18025.9 ^в 16545.0–19639.4	–	23419.0 ^г 21556.2–25444.7
Cl	–	2693.2 2612.1–2776.9	–	2525.0 2753.2–2898.7
K	24667.0 ^в 19253.7–31605.3	9697.6 9367.6–10039.3	16289.4 ^в 13377.9–19834.6	9927.9 ^г 9744.5–10114.8
Ca	5721.0 ^в 4867.7–6723.9	24886.2 ^в 23457.5–26402.0	2014.8 ^в 1555.5–2609.8	32246.0 ^г 29814.4–34876.9
Ti	29.03 25.38–33.20	3.5 ^в 3.1–4.0	59.3 34.0–103.5	2.4 2.0–2.9
V	0.4 0.3–0.4	0.09 0.08–0.10	0.35 0.17–0.72	0.08 ^г 0.05–0.13
Cr	139.4 ^в 96.4–201.7	–	537.4 ^в 254.3–1136.0	–
Mn	256.8 226.5–291.1	8.1 7.4–8.8	286.4 212.3–386.5	7.8 6.7–9.1
Fe	460.13 399.73–529.67	361.5 ^в 336.1–388.8	1715.6 ^в 1215.4–2421.5	298.8 ^г 282.8–3156.8
Co	0.16 ^в 0.14–0.17	0.09 0.08–0.09	0.57 ^в 0.42–0.77	0.08 ^г 0.07–0.09
Ni	20.5 18.2–23.1	1.82 1.63–2.03	21.79 15.91–29.84	2.35 ^г 1.87–2.95
Cu	19.7 ^в 18.7–20.7	5.9 5.7–6.1	105.5 ^в 84.4–131.9	7.4 6.9–7.9
Zn	110.2 ^в 103.5–117.23	90.3 ^в 92.4–96.2	291.4 ^в 234.8–361.6	94.8 ^г 92.5–97.3
As	0.2 0.1–0.5	1.4 1.1–1.8	–	0.5 0.3–0.7
Br	10.3 ^в 9.1–11.7	18.2 16.9–19.6	45.2 ^в 27.4–74.6	16.1 14.6–17.7
Rb	33.5 ^в 25.3–44.4	17.6 ^в 16.5–18.8	14.6 ^в 12.5–17.2	21.6 ^г 20.4–22.8
Sr	25.8 ^в 21.3–31.3	35.2 33.4–37.1	9.4 ^в 5.6–15.9	38.7 ^г 35.7–41.9
Y	1.9 1.5–2.4	–	2.1 1.8–2.5	–
Zr	–	0.6 ^в 0.4–0.8	–	1.8 ^г 1.4–2.3
Mo	–	0.2 0.1–0.2	–	2.3 ^г 1.7–3.0
Cd	–	0.5 0.4–0.5	–	2.2 ^г 1.8–2.7
Sn	–	0.2 0.2–0.3	–	0.7 0.6–1.0
I	–	0.19 0.17–0.21	–	0.85 0.43–1.70

ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Ba	–	<u>28.8</u> 27.4–30.3	–	<u>31.5^f</u> 27.6–35.9
Pb	<u>21.8^a</u> 17.2–27.6	<u>1.7^b</u> 1.5–1.9	<u>382.9^a</u> 261.9–560.0	<u>8.5^f</u> 7.3–9.9
n, экз.	5	10	5	5

Примечание. В числителе – среднее геометрическое значение, в знаменателе – минимальное и максимальное значения, прочерк – концентрация в образце ниже предела обнаружения метода РФА СИ, а – достоверность различий концентраций химических элементов в рационах полёвок фоновых и импактных участков, б – достоверность различий концентраций химических элементов в рационах бурозубок фоновых и импактных участков, в – достоверность различий концентраций элементов в тушках полёвок и бурозубок фоновой территории, г – достоверность различий концентраций элементов у полёвок и бурозубок импактной территории. Достоверность различий на уровне $p = 0.05$.

В отличие от полёвок, рацион бурозубок на импактных участках менее обогащён Сг (в 1.8 раза), Си (в 3.1 раза), Zn (в 1.4 раза) и Pb (в 3.8 раза). Концентрации остальных элементов в кормовых объектах бурозубок, населяющих загрязнённые территории, ниже, чем на фоновом участке (табл. 2). Таким образом, уже на этапе формирования рационов у плотоядных имеет место дискриминация большинства элементов-загрязнителей.

Таблица 2

Концентрация изученных элементов в рационе и тушке особой средней бурозубки из фоновой и импактной зон, мкг/г сухой массы

Элемент	Зона токсической нагрузки			
	Фоновая		Импактная	
	Рацион	Тушка	Рацион	Тушка
1	2	3	4	5
S	–	<u>39939.4^b</u> 32511.2–49064.7	–	<u>33398.6^f</u> 30649.5–36394.2
Cl	–	<u>3074.2</u> 2718.2–3476.8	–	<u>2624.8</u> 2326.1–2961.9
K	<u>13236.1^g</u> 4032.5–43445.5	<u>6068.8</u> 5355.5–6877.2	<u>7336.0^g</u> 6254.0–8605.2	<u>5955.1^f</u> 5213.4–6802.4
Ca	<u>5276.4</u> 1299.1–21431.1	<u>16957.5^b</u> 13910.4–20671.9	<u>2451.6</u> 1816.8–3308.2	<u>18236.5^f</u> 14456.0–23005.6
Ti	<u>204.1^g</u> 37.9–1100.7	<u>1.5^b</u> 0.9–2.6	<u>41.9^g</u> 32.0–54.8	<u>1.9</u> 1.2–3.0
V	<u>1.2^b</u> 0.2–6.3	<u>0.2</u> 0.1–0.3	<u>0.3^g</u> 0.2–0.3	<u>0.2^f</u> 0.1–0.3
Cr	<u>185.2</u> 30.3–1132.2	<u>0.6^b</u> 0.5–0.8	<u>340.8</u> 207.5–559.8	<u>1.4</u> 1.0–2.0
Mn	<u>244.8^g</u> 62.2–963.1	<u>8.4</u> 6.1–11.3	<u>129.3^g</u> 119.4–140.1	<u>9.7</u> 7.3–12.9
Fe	<u>2188.8</u> 526.8–9093.3	<u>115.3^b</u> 91.2–145.6	<u>1200.2</u> 1068.9–1347.6	<u>127.6^f</u> 114.7–142.0
Co	<u>0.60</u> 0.16–2.24	<u>0.05</u> 0.05–0.06	<u>0.37</u> 0.34–0.40	<u>0.05^f</u> 0.04–0.05
Ni	<u>10.3^g</u> 2.9–37.1	<u>0.9</u> 0.7–1.1	<u>6.0^g</u> 5.5–6.6	<u>0.7^f</u> 0.6–0.9

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
Cu	<u>26.4^б</u> 7.8–89.2	<u>6.2^в</u> 5.6–6.8	<u>82.6^б</u> 76.1–89.6	<u>8.6</u> 8.2–9.0
Zn	<u>252.0</u> 78.4–810.6	<u>262.4^в</u> 206.9–332.8	<u>341.3</u> 310.4–375.2	<u>126.3^г</u> 111.0–143.8
As	<u>1.0</u> 0.2–3.9	–	<u>1.0</u> 1.0	–
Br	<u>16.5</u> 5.4–50.9	<u>11.4</u> 10.0–12.9	<u>15.0</u> 13.1–17.1	<u>12.4</u> 10.5–14.7
Rb	<u>15.0^б</u> 4.5–50.1	<u>9.8^в</u> 7.8–12.2	<u>4.0^б</u> 3.4–4.7	<u>5.7</u> 5.1–6.5
Sr	<u>17.9</u> 4.4–72.5	<u>28.9</u> 24.5–34.3	<u>1.0</u> 1.0	<u>25.1^г</u> 19.3–32.7
Y	<u>1.56</u> 0.4–5.7	<u>0.5</u> 0.4–0.5	<u>1.1</u> 0.8–1.4	<u>0.3</u> 0.1–0.6
Zr	–	<u>0.10^в</u> 0.06–0.15	–	<u>0.07^г</u> 0.04–0.14
Mo	–	<u>0.2</u> 0.2–0.3	–	<u>0.3^г</u> 0.3–0.4
Cd	–	<u>0.3</u> 0.2–0.4	–	<u>0.6^г</u> 0.5–0.8
Sn	–	<u>0.7</u> 0.3–1.4	–	<u>1.2</u> 0.9–1.4
I	–	<u>0.3</u> 0.2–0.5	–	<u>0.5</u> 0.4–0.6
Ba	–	<u>3.9^в</u> 1.9–8.2	–	<u>7.6^г</u> 5.8–10.0
Pb	<u>72.9^б</u> 16.6–319.9	<u>5.4^в</u> 4.6–6.4	<u>277.6^б</u> 173.3–444.6	<u>65.5^г</u> 5.8–115.6
<i>n</i> , экз.	5	6	4	4

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Концентрация элементов в организме мелких млекопитающих. Предположив, что содержание химических элементов в рационах фитофагов отражает преимущественно их концентрацию в растительных объектах (первичных продуцентах), можно оценить накопление или дискриминацию элементов на разных трофических уровнях млекопитающих при отсутствии загрязнения среды обитания (рис. 1, а). Концентрации химических элементов в тушках животных обеих групп практически совпадают. При этом в организмах фитофагов и плотоядных уровни накопления большинства рассмотренных нами элементов ниже, чем в рационах фитофагов (первичные продуценты). Исключение составляют Са, Zn и Вг, которые содержатся в организмах полевок и бурозубок в повышенных по сравнению с фоновыми рационами полевок концентрациях.

При сравнении уровней накопления элементов в организме животных, обитающих на загрязненных участках с их концентрациям в «загрязненных» рационах полевок (первичные продуценты на импактном участке), видно, что и в этом случае наблюдается тенденция, сходная с отмеченной выше (рис. 1, б).

Таким образом, имеет место четкая дискриминация большинства химических элементов млекопитающими разных трофических уровней при разной степени

ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

загрязнения среды обитания. Наиболее ярко это демонстрирует Pb, минимальная концентрация которого зарегистрирована в тушках полевков. Исключение составляет Ca, высокие концентрации которого в организмах обоих видов обусловлены физиологической ролью этого элемента.

Интересно, что увеличение концентрации Pb в кормовых объектах полевков на импактной территории в 17 раз привело к лишь к 5-кратному росту его содержания в организме (см. табл. 1). В организмах же плотоядных повышение концентрации этого элемента в «загрязненных» рационах в 3.8 раза привело к увеличению его содержания в организме (тушке) бурозубок в 12 раз (см. табл. 2). Изменение концентраций других элементов в рационах насекомоядных с импактных участков (увеличение – для Sr, Cu, Zn, снижение – для Mn, Fe, Co, Ni) приводит либо их к незначительному накоплению в тушках (Sr, Cu), либо даже к снижению концентраций некоторых элементов – Zn, Mn, Fe, Co, Ni (см. табл. 2).

Рассмотрим общую картину распределения концентраций химических элементов-загрязнителей в цепочке: «рацион фитофагов (первичные продуценты) – организм фитофагов – рацион плотоядных – организм плотоядных (консументов)» для загрязненной территории (рис. 2). Можно заметить некоторую периодичность смены концентрации приоритетных загрязнителей (Cu, Zn, Pb): содержание элементов в рационах полевков и бурозубок превышает

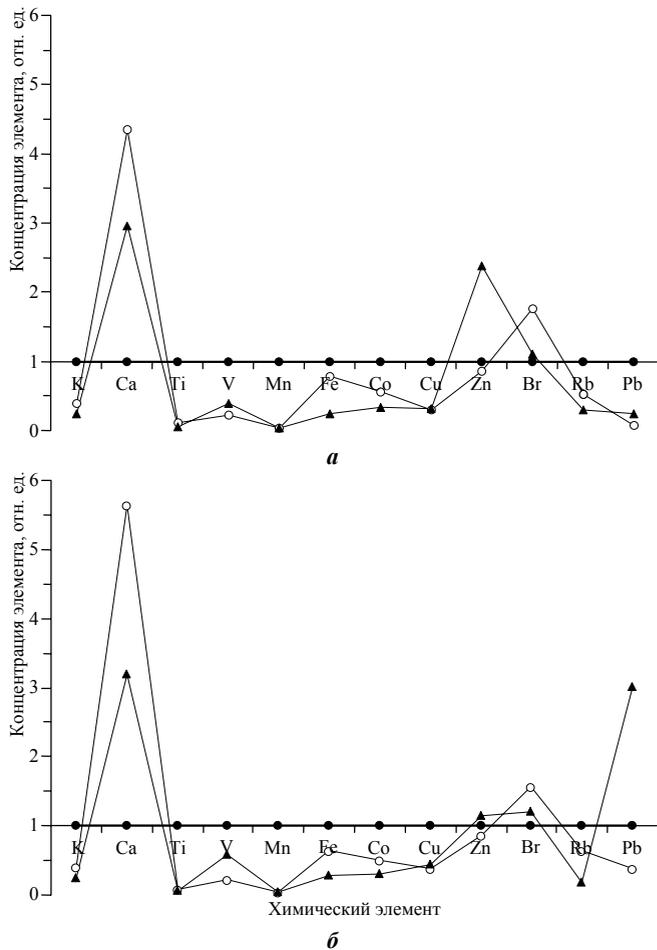


Рис. 1. Концентрация химических элементов в тушках животных разных трофических групп относительно рациона фитофагов на фоновой (а) и импактной (б) территориях: ○ – рыжая полёвка, ▲ – средняя бурозубка, ● – рацион рыжей полёвки

шает таковое в их организмах. Аналогичным образом ведут себя и другие элементы (например, Ti, Co). Подчеркнем, что речь идет о трофических уровнях, поскольку в нашем случае животных-фитофагов не следует рассматривать в качестве звена конкретной пищевой цепи, т.е. в качестве кормовых объектов бурозубок.

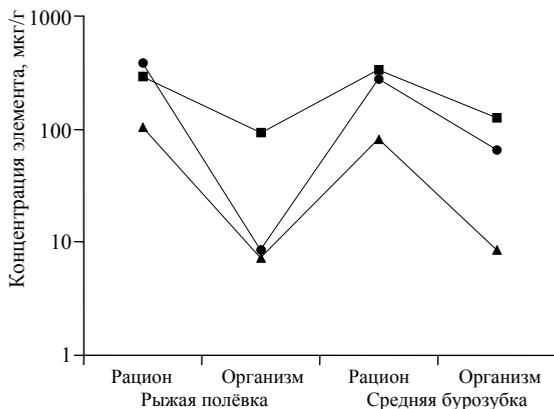


Рис. 2. Изменение концентраций приоритетных поллютантов (мкг/г сухой массы) по трофическим уровням млекопитающих: ▲ — Cu, ■ — Zn, ● — Pb

Известно, что основной зоной кормодобывания средней бурозубки является напочвенно-подстилочный слой (Ивантер, Макаров, 2001), а рацион состоит главным образом из паукообразных, напочвенных жесткокрылых (Carabidae, Elateridae, Staphylinidae), личинок двукрылых, клопов и дождевых червей.

Согласно данным Е. Л. Воробейчика с соавторами (1994, 2007) в населении почвенной мезофауны импактной зоны

происходят кардинальные изменения в сравнении с фоновыми территориями. Одни группы здесь (Lumbricidae, Enchytraeidae, Diplopoda, Mollusca) выпадают полностью, другие (Carabidae, Staphylinidae, Arachnidae, Diptera) — резко уменьшают свою численность. Характерной чертой населения импактных участков является увеличение доли личинок шелкунов (Elateridae) с 0.7 – 4.0 (на фоновом участке) до 35 – 50%, сопровождающееся ростом показателей обилия. При этом почвенные беспозвоночные перемещаются в подстилку. Так, если на фоновой территории в подстилке сосредоточено 10 – 30% от общей численности, то на удалении 1 – 2.5 км от факела выбросов этот показатель увеличивается до 50 – 80%.

Выполненный нами (Безель и др., 2004, 2010) анализ накопления основных загрязнителей у представителей разных групп беспозвоночных свидетельствует о наличии видовой специфики концентрирования изученных элементов. Именно этот сложный процесс формирования рационов плотоядных определяет концентрации элементов в содержимом желудков бурозубок, в том числе повышенное содержание в их кормовых объектах таких элементов, как Pb, Rb, Fe, Co (см. табл. 2).

Таким образом, в условиях химического загрязнения среды трофические уровни млекопитающих выступают в качестве своеобразных «геохимических барьеров», препятствуя активной передаче элементов-загрязнителей к высшим трофическим уровням экосистем.

Для оценки степени воздействия химического загрязнения на организм животных можно использовать такой интегральный показатель, как величина суммарной токсической нагрузки:

$$S_n = (1/n) \sum C_i / C_f,$$

ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

где n – количество учитываемых элементов, C_i и C_f – концентрации элементов, которые могут рассматриваться как токсические на загрязненном и фоновом участках соответственно. Этот показатель может быть рассчитан как для условий поступления токсикантов с рационом (пищевая токсическая нагрузка), так и при накоплении элементов в тканях животных в качестве токсической нагрузки на организм (Мухачева, Безель, 1995; Безель и др., 2007).

Наши оценки показывают, что максимальной является нагрузка, формируемая химическими элементами в рационах фитофагов. Характерно, что эта высокая токсичность рациона полевок формируется широким спектром элементов Ti, V, Cr, Co, Cu, Zn, As, Cd, Pb (Безель и др., 2007). Подобная «кормовая нагрузка» у средней буроzubки примерно в 2 раза ниже и формируется она, главным образом, за счет Cu, Cd и Pb. В то же время токсическая нагрузка на организмы млекопитающих (рассчитанная для тушек) не зависела от трофической специализации животных (рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в распределении химических элементов по трофическим уровням млекопитающих фитофаги занимают особое место. Специфика пищевых рационов этих видов и наличие барьера на уровне желудочно-кишечного тракта ограничивают поступление

элементов от первичных продуцентов к организмам высших трофических уровней. В этих же условиях плотоядные играют роль концентраторов некоторых элементов (прежде всего, свинца), уровни накопления которых существенно возрастают в организмах животных в сравнении с их содержанием в кормовых объектах.

В условиях химического загрязнения среды суммарная токсическая нагрузка на организм консументов не зависела от трофической специфики изученных животных, а определялась в первую очередь принадлежностью к одному классу млекопитающих и сходством физиологических механизмов всасывания и депонирования изученных элементов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-0146а), Программы развития ведущих научных школ (проект НШ-5325.2012.4) и Президиума УрО РАН (проект № 12-М-45-2072).

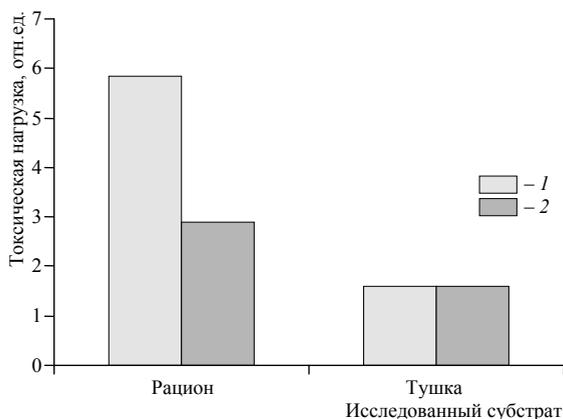


Рис. 3. Токсичность рационов и токсическая нагрузка на организм животных разных трофических групп на загрязненном участке: 1 – рыжая полёвка, 2 – средняя буроzubка

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безель В. С.* Популяционная экотоксикология млекопитающих. М. : Наука, 1987. 129 с.
- Безель В. С.* Экологическая токсикология : популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург : Изд-во «Гошицкий», 2006. 280 с.
- Безель В. С., Бельский Е. А., Ермаков А. И., Ракитина Л. В.* Тяжелые металлы в трофических цепях лесных экосистем Урала // Урал. Радиация. Реабилитация. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 2004. С. 315 – 339.
- Безель В. С., Бельская Е. А., Мухачева С. В., Куценогий К. П., Чанкина О. В.* Химические элементы в системе трофических уровней наземных экосистем // Химия в интересах устойчивого развития. 2010. № 18. С. 129 – 137.
- Безель В. С., Куценогий К. П., Мухачева С. В., Савченко Т.И., Чанкина О.В.* Элементный состав рационов питания и тканей мелких млекопитающих различных трофических уровней как биоиндикатор химического загрязнения окружающей среды // Химия в интересах устойчивого развития. 2007. № 15. С. 33 – 42.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Гребенников М. Е., Голованова Е. В., Кузнецов А. В., Пицулин П. Г.* Реакция почвенной мезофауны на выбросы Среднеуральского медеплавильного комбината // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель : материалы Междунар. науч. конф. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. ун-та, 2007. С. 128 – 148.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург : УИФ «Наука», 1994. 280 с.
- Гольдшмидт В. М.* Сборник статей по геохимии редких элементов. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. 243 с.
- Добровольский В. В.* Геохимия микроэлементов. Глобальное рассеяние. М. : Мысль, 1983. 271 с.
- Добровольский В. В.* Глобальные циклы миграции тяжелых металлов в биосфере // Тяжелые металлы в окружающей среде и охрана природы. М. : Изд-во МГУ, 1988. Т. 1. С. 4 – 13.
- Европейская рыжая полевка. М. : Наука. 1981, 352 с.
- Докучаев Н. Е.* Питание землероек-бурозубок и оценка их роли в горно-таежных системах Северо-Восточной Сибири // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М. : Наука, 1981. С. 3 – 22.
- Иванов В. В.* Геохимическая экология элементов : справочник. М. : Недра, 1994. 305 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М.* Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2001. 272 с.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х.* Микроэлементы в почвах и растениях. М. : Мир, 1986. 430 с.
- Криволицкий Д. А.* Радиоэкология сообществ наземных животных. М. : Энергоатомиздат, 1983. 88 с.
- Криволицкий Д. А., Усачев В. Л., Рябцев И. А., Тарасов О. В.* Миграция радионуклидов глобальных выпадений в трофических цепях биоценозов аридных зон // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 5. С. 595 – 605.
- Лебедева Н. В.* Экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М. : Наука, 1999. 199 с.
- Медведев Н. В.* Птицы и млекопитающие Карелии как биоиндикаторы химических загрязнений. Петрозаводск : Изд-во Карел. НЦ РАН, 1998. 135 с.
- Мухачева С. В.* Особенности питания рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С. 523 – 533.
- Мухачева С. В.* Особенности пространственно-временного размещения населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 2007. № 3. С. 178 – 184.

ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Мухачева С. В., Безель В. С. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения // *Экология*. 1995. № 3. С. 237 – 240.

Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. М. : Наука, 1985. 298 с.

Baryshev V. B., Kulipanov G. N., Skrinisky A. N. Review of X-ray fluorescent analysis using synchrotron radiation // *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research. Sec. A: Accelerators, Spectrometers, Detectors and Associated Equipmen*. 1986. Vol. 246, № 1 – 3. P. 739 – 750.

Bezel V. S., Koutchenogii K. P., Mukhacheva S. V., Savchenko T. I., Chankina O. V. Using of synchrotron radiation for study of multielemental composition of the small mammal diet and tissues // *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research. Sec. A: Accelerators, Spectrometers, Detectors and Associated Equipmen*. 2007. Vol. 575, № 1 – 2. P. 218 – 220.

Hansson L. Clethrionomys food : generic, specific and regional characteristics // *Ann. Zool. Fenn.* 1985. Vol. 22, № 3. P. 315 – 318.

Hamers T., Van den Berg J. H. J., Van Gestel., Van Schooten F. J., Murk A. J. Risk assessment of metals and organic pollutants for herbivorous and carnivorous small mammal food chains in a polluted floodplain (Biesbosch, the Netherlands) // *Environmental Pollution*. 2006. Vol. 144, № 2. P. 581 – 595.

Koutzenogii K. P., Savchenko T. I., Chankina O. V., Kovalskaya G. A., Osipova L. P., Bgatov A. V. Synchrotron Radiation X-Ray Fluorescence Analysis (SRXRF) for Measuring the Multielement composition of samples of Biogenic Nature // *J. Trace and Microprobe Techn.* 2003. Vol. 21, № 2. P. 311 – 325.

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

Ma W. C. Heavy metal accumulation in the mole, *Talpa europea*, and earthworms as an indicator of metal bioavailability in terrestrial environments // *Bul. Envir. Contam. and Toxicol.* 1987. Vol. 39. P. 933 – 938.

Nyholm N. I. Monitoring of terrestrial environmental metal pollution by means of free-living insectivorous birds // *Annali di Chimica*. 1995. Vol. 85. P. 343 – 351.

Notten M. J. M., Oosthoek A. J. P., Rozema J., Aerts R. Heavy metal concentrations in a soil-plant-snail food chain along a terrestrial soil pollution gradient // *Environmental Pollution*. 2005. Vol. 138, № 1. P. 178 – 190.

Sawicka-Kapusta K., Kozlowski J., Sokolowska T. Heavy metals in tits from polluted forests in southern Poland // *Environmental Pollution. Ser. A. Ecological and Biological*. 1986. Vol. 42, № 4. P. 297 – 310.

УДК 630*18(282.247.362)

МЕТОД ОЦЕНКИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЙМЕННЫХ ДУБРАВ СРЕДНЕГО ПРИХОПЁРЬЯ ПО ДИНАМИКЕ ДРЕВОСТОЕВ

А. И. Золотухин, М. А. Занина, А. А. Овчаренко

Балашовский институт (филиал)

Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского

Россия, 412300, Саратовская область, Балашов, Карла Маркса, 29

E-mail: FEBZolotuhin@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.03.10 г.

Метод оценки антропогенной трансформации пойменных дубрав Среднего Прихопёрья по динамике древостоев. – Золотухин А. И., Занина М. А., Овчаренко А. А. – Проведён комплексный анализ состояния пойменных дубрав Среднего Прихопёрья, выделены наиболее информативные показатели трансформации лесных экосистем после различных вариантов рубок, лесопатологического стресса на основе которых разработан метод оценки антропогенной трансформации пойменных дубрав по динамике коэффициента сохранности дуба, имеющего индикационное значение. Составлена шкала уровней антропогенной трансформации пойменных дубрав, позволяющая оперативно получать информацию о структурных параметрах состояния лесных экосистем.

Ключевые слова: пойменные дубравы, лесные экосистемы, коэффициент сохранности дуба, антропогенная трансформация, Прихопёрье.

A method to evaluate anthropogenic transformations of floodplain oak forests in the Middle Khopyor region by tree stand dynamics. – Zolotukhin A. I., Zanina M. A., and Ovcharenko A. A. – A complex analysis of the status of some floodplain oak forests in the Middle Khopyor region was made, most informative indicators of the forest ecosystem transformation after different regimes of cuttings and pathological stress in forest trees were resolved; and on their basis, a method to evaluate the anthropogenic transformations of floodplain oak forests in the dynamics of the oak survival coefficient has been developed, having an indicational significance. A scale of the anthropogenic transformation levels of floodplain oak forests has been compiled to allow promptly getting information of structural parameters of the forest ecosystem status.

Key words: floodplain oak forests, forest ecosystems, oak survival coefficient, anthropogenic transformation, Middle Khopyor region.

ВВЕДЕНИЕ

Дубовые леса являются источником ценной древесины, которая пользуется неограниченным спросом, а их почвозащитные, водоохраные и мелиоративные функции не имеют себе равных (Калининченко, 2000). Изучению состояния и динамики пойменных дубрав посвящены многочисленные исследования (Сыров, 2002; Соловьев, Горейко, 2003; Золотухин, Овчаренко, 2007; Исаев, 2008). Данная проблема остается актуальной в связи с деградацией и периодически повторяющимся массовым отмиранием дубрав (Яковлев А. С., Яковлев М. А., 1999; Харченко, Царалунга, 2005; Селочник, 2008).

МЕТОД ОЦЕНКИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЙМЕННЫХ ДУБРАВ

За последние 30 лет отмечается тенденция сокращения площадей дубрав и смены его как главной породы (Ерусалимский, 2000). В связи с этим представляет интерес исследование количественных показателей древостоев и состояния этой ценной древесной породы, а также организация многолетнего экологического мониторинга. Для этого нужны эффективные методы, позволяющие оперативно получать информацию о структурных параметрах состояния лесных экосистем, имеющих индикационное значение. Известно, что природа реакций экосистем на воздействие различных антропогенных факторов одна и та же: изменение численности популяций, состава видов, их продуктивности и физиологического состояния (Гусев, Соколов, 2008). Все это и определило цель нашей работы – провести анализ состояния пойменных дубрав Среднего Прихопёрья, выбрать наиболее информативные показатели для оценки степени антропогенной трансформации лесных экосистем и дать рекомендации по их использованию при проведении экологического мониторинга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Летом 2009 г. нами проведено изучение основных лесотаксационных показателей дуба и его спутников на ряде пробных площадей 50×50 м в лесах центральной поймы р. Хопёр Балашовского, Романовского, Аркадакского лесхозов Саратовской области и Воронинского заповедника Тамбовской области в наиболее распространенных типах леса (табл. 1), отличающихся среднепоемным режимом и умеренным увлажнением. Подбирались участки леса с возрастом древостоев 70 – 80 лет. Лесотаксационные показатели определялись по общепринятым методикам (Сукачѳв, 1972; Лебедев, Трус, 1981). Для оценки жизненного состояния древостоев рассчитывался индекс (L , %), разработанный В. А. Алексеевым (1989). Проведена статистическая обработка полученных данных. Построены кривые распределения деревьев по ступеням толщины, чтобы проследить – может ли данное явление служить показателем антропогенных нарушений пойменных лесов. Рассчитан коэффициент сохранности древостоев дуба как отношение запаса древесины дуба на 1 га к такому же показателю по таблицам хода роста порослевых дубовых древостоев (Кабанов, Терешкин, 2001)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения лесотаксационных показателей пойменных дубрав, в различной степени сохранившихся после массового отмирания и рубок, получен индекс жизненного состояния древостоев дуба, который широко используется при проведении лесного мониторинга и других экологических исследований (Алексеев, 1989). Установлено, что данный показатель для большинства изученных древостоев дуба меняется хаотично от 46.6 до 98.4%. Он характеризует состояние древостоев как удовлетворительное и хорошее, но не в полной мере отражает степень антропогенной трансформации насаждений. Поэтому при обобщении данной информации нами производился расчет сохранности древостоев дуба. Понятие сохранности широко используется при учете лесных культур (Усс, 2007).

При расчете коэффициента сохранности древостоев дуба мы вычисляли его как отношение запаса древесины дуба на пробных площадях (на 1 га) к такому же показателю из таблиц хода роста (Кабанов, Терешкин, 2001). Табличные данные мы считаем эталонными и принимаем за условный контроль. Коэффициент выражается в процентах. Предлагаемый авторами новый показатель отражает степень уменьшения по различным причинам доли участия дуба в составе насаждений и дает возможность сравнивать древостои различного возраста друг с другом для оценки уровня антропогенной трансформации пойменных дубрав. Коэффициент сохранности дуба может совпадать с размерами полноты насаждений. Но при одной и той же полноте дуб может образовать монодоминантное сообщество с составом 10Д или иметь примесь других деревьев, например 5Д5Вз. При этом доля участия дуба в образовании лесного сообщества сильно отличается. Коэффициент сохранности дуба более объективно, чем полнота, отражает количественные показатели и фитоценотическую роль данного вида, его изменения под влиянием внешних факторов (рубок леса, патологии и др.).

В таблице имеются коэффициенты сохранности древостоев дуба на серии участков пойменных лесов Среднего Прихопёрья. Изученные насаждения распределены по четырем уровням антропогенной трансформации пойменных дубрав (Золотухин и др., 2009). Видно, что данный показатель варьирует от 15.8 до 75.1%. Минимальное значение его отмечено в лесных насаждениях, расположенных в пригородной зоне, которые испытывают сильное антропогенное влияние (бессистемные рубки, рекреационное воздействие и др.). Высокие параметры коэффициента сохранности наблюдались в древостоях с преобладанием дуба и полнотой 0.7 – 0.8.

Сохранность и состояние древостоев дуба в пойменных лесах

№ участка	Состав древостоя	Полнота	Возраст, лет	Запас на 1 га м ³ дуба	Коэффициент сохранности дуба, %	Индекс жизненного состояния дуба, L, %
1	2	3	4	5	6	7
1-й уровень антропогенной трансформации						
1	8Д2Лп+Вз, ед Ос	0.8	70	165.1	56.2	97.7
9	6Д4Лп+Ос, ед. КлО, Кяс	0.8	80–90	205.0	69.1	62.6
5	8Д2Вз + Л, КлО	0.8	80–90	182.0	63.5	46.6
12	6Д2Ос2Лп, ед. Вз	0.8	80	180.7	61.3	85.9
34	10Д+Ос, Вз	0.8	80–90	222.3	75.1	87.4
2-й уровень антропогенной трансформации						
2	9Д1Ос+Вз	0.6	60	120.4	41.6	46.7
7	7Д3Лп1Вз+Кяс	0.6	80–90	120.7	41.4	63.4
18	8Д2Вз	0.6–0.7	80	93.8	32.8	56.4
16	10Д+Лп	0.6–0.7	80	124.7	42.1	87.3
33	9Д1Ос+Вз	0.5–0.7	80–90	133.6	45.2	87.4
13	8Д2Вз +Лп	0.6	80	136.2	46.3	98.4
3-й уровень антропогенной трансформации						
7	6Д3Лп1Вз	0.7–0.8	80	117.7	36.2	63.4
6	8Д2Лп	0.7–0.8	80–90	118.4	37.6	76.3
10	1-й яр. 10Д, 2-й яр. 7ЯЗОс	0.6–0.7	70	98.6	33.8	84.3
11	1-й яр. 10Д, 2-й яр. 10Ясп	0.5	60–70	108.8	37.4	90.5

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7
28	8Д2Вз	0.5	80	93.8	32.8	56.5
29	9Д1Вз+Ос	0.4	80-90	106.9	36.2	56.5
4-й уровень антропогенной трансформации						
21	9Д1Вз+Ос	0.4	60-70	92.4	31.0	76.6
22	8Д2Вз	0.3	60-70	60.8	20.5	62.2
31	10Д	0.1-0.2	60	44.6	15.8	99.3
32	10Д, ед. Вз	0.1-0.2	50	49.2	17.2	55.0

Исследования распределения деревьев в лесу по толщине служат основой теории строения древостоев (Тюрин, 1971). Дифференциация древостоев по диаметру деревьев зависит от природы леса и хозяйственной деятельности человека (Макаренко, 1982; Рыжков, 2000).

Нами установлено, что в относительно сохранившихся дубовых насаждениях с полнотой 0.7 – 0.8 кривая распределения деревьев по ступеням толщины значительно варьирует в зависимости от расположения пробных площадей (рис. 1). Так, в окрестностях г. Балашова (см. рис. 1, а) она двухвершинная с некоторой левосторонней асимметрией ($K_{as} = 0.330$). В составе древостоя данного сообщества имеется примесь липы мелколистной и вяза гладкого.

Они растут в починенном ярусе. Кривая распределения стволов липы одновершинная с ярко выраженной асимметрией ($K_{as} = 1.122$). Вяз гладкий распространен диффузно в очень ограниченном количестве. В условиях Воронинского заповедника кривая распределения дуба по диаметру (см. рис. 1, б) близка к нормальной с незначительной левосторонней асимметрией ($K_{as} = -0.521$). Вяз гладкий и липа мелколистная распространены в различных ярусах, кривые их распределения имеют значительные отклонения от нормальных.

Распределение деревьев в средненарушенном лесном насаждении в районе с. Лесное (рис. 2) характе-

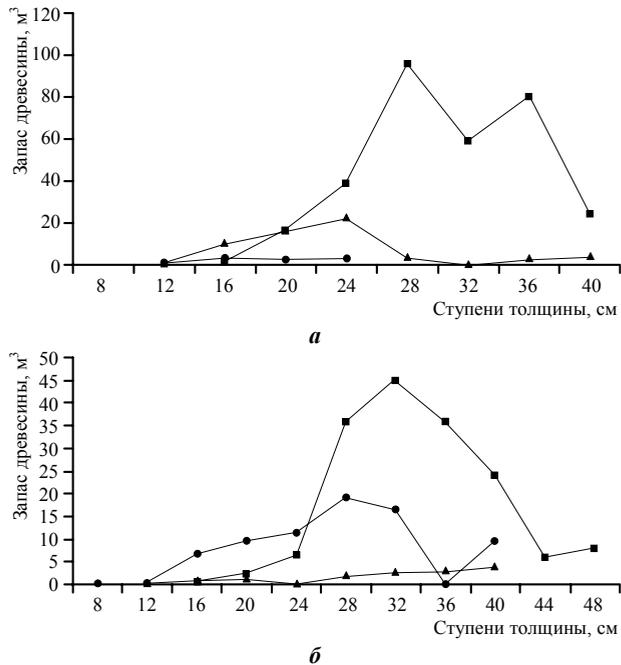


Рис. 1. Распределение деревьев по ступеням толщины в слабонарушенных пойменных дубравах на пробных площадках № 9 (а) и № 5 (б): ■ – *Quercus robur*, ▲ – *Tilia cordata*, ● – *Ulmus laevis*

ризуется скачкообразной кривой с вершинами в области 24 – 32 см и 32 – 40 см. Вяз обыкновенный распространен преимущественно во втором ярусе. Его кривая достаточно симметрична, имеет небольшую левостороннюю или правостороннюю асимметрию.

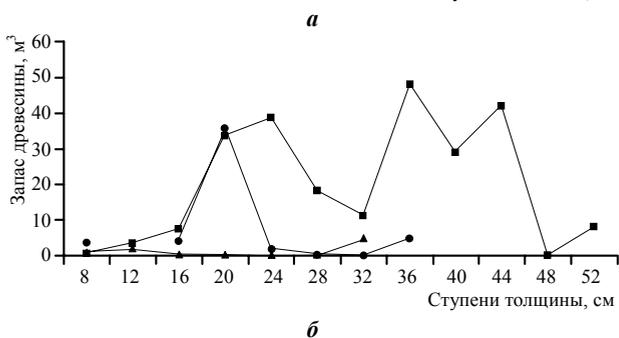
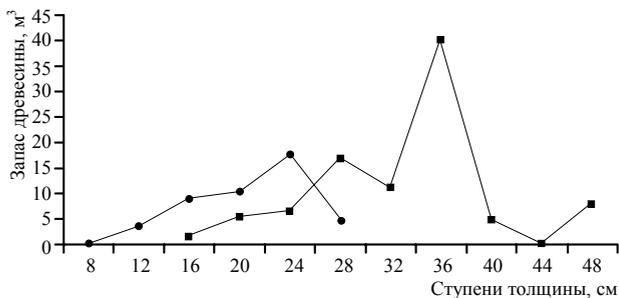


Рис. 2. Распределение деревьев по ступеням толщины в средненарушенных пойменных дубравах на пробных площадках № 18 (а) и № 16 (б). Условные обозначения см. рис. 1

нарушения структуры древостоев и его спутников и широкого распространения в этом лесном сообществе древесных интродуцентов – клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) и ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* March.).

На рис. 3, б показано распределение стволов дуба и других видов деревьев по ступеням толщины в Аркадакском лесхозе, в районе с. Малиновка (пробная площадь №6). Здесь сформировалось двухярусное вторичное лесное сообщество после интенсивного отпада деревьев в прошлом. Кривая распределения дуба имеет левостороннюю асимметрию с двумя вершинами в области 36 и 44 см ступеней толщины $K_{as} = 0.655$. У липы мелколистной кривая распределения представляет собой ломаную линию с возвышающейся вершиной в зоне средних ступеней толщины.

Второе место по долевого участию и роли в лесном сообществе занимает вяз гладкий. Его кривая распределения имеет выраженную правостороннюю асимметрию с максимумом в зоне тонкомерных деревьев. Совсем незначительно представлен клен остролистый.

На пробной площади № 22, расположенной рядом с жилым массивом г. Балашова (за новым мостом), дуб имеет низкую долю участия в составе древостоя,

Распределение деревьев дуба и осины в лесном насаждении с сильной антропогенной трансформацией (пробная площадь № 7, рис. 3, а) характеризуется двухвершинной кривой с «провалом» в области 32 – 36 см и небольшой левосторонней асимметрией ($K_{as} = -0.293$). Липа мелколистная входит в верхний и подчиненный ярусы. Ее кривая распределения стволов по диаметру имеет левостороннюю асимметрию ($K_{as} = 1.270$). У вяза гладкого плоская кривая, что связано с небольшой долей участия данного вида в древостое. Близость к населенному пункту явилась причиной сильного

МЕТОД ОЦЕНКИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЙМЕННЫХ ДУБРАВ

поэтому его кривая распределения деревьев по толщине неполная (рис. 4, а). Она занимает позицию в пределах 24 – 36 см. В данном варианте существенную фитоценотическую роль имеет ясень пенсильванский, который распространён в значительном количестве во всех ярусах, а кривая распределения его деревьев по диаметру хорошо выражена, хотя и не совсем нормальная, с уплощенной вершиной ($E = -1.748$). Структура данного лесного сообщества сильно нарушена, и есть вероятность постепенного вытеснения дуба из его состава интродуцентами. Аналогичная картина наблюдается на участке № 21 (рис. 4, б).

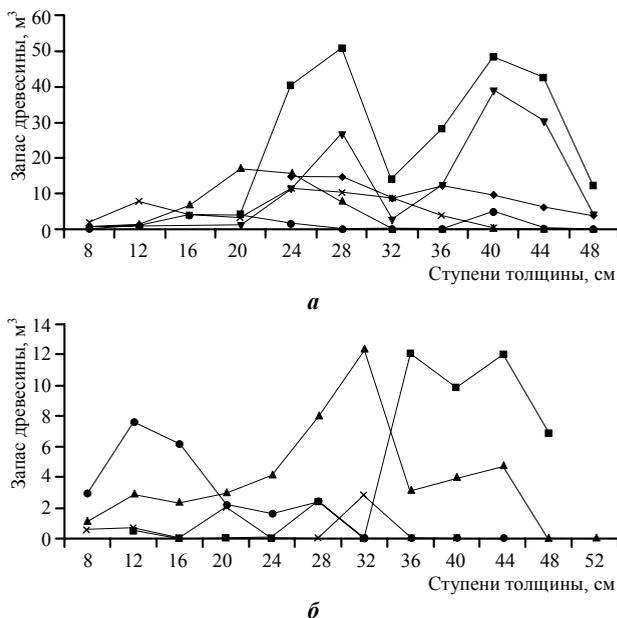


Рис. 3. Распределение деревьев по ступеням толщины в сильнонарушенных пойменных дубравах на пробных площадках № 7 (а) и № 6 (б): ■ – *Quercus robur*, ▲ – *Tilia cordata*, ● – *Ulmus laevis*, ◆ – *Populus tremula*, × – *Fraxinus pennsylvanica*, ▼ – *Acer negundo*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Коэффициент сохранности дуба имеет индикационное значение и рекомендуется нами для определения уровней антропогенной трансформации пойменных дубрав по следующей градации данного показателя:

I уровень – 60% и более – малонарушенные дубравы с слаборазвитым подлеском;

II уровень – 40 – 50% и более – средняя антропогенная трансформация, дуб повреждён, заменяется спутниками, лесная среда сохраняется;

III уровень – 30 – 40% и более – сильная антропогенная трансформация, дигрессия эдификатора носит групповой характер;

IV уровень – 20 – 30% и более – очень сильная антропогенная трансформация, дубовый древостой в значительной мере утрачен, фрагментарные подлесочные сообщества, древесные интродуценты.

Проведённый анализ распределения стволовой древесины по ступеням толщины показал, что при изучении уровней антропогенной трансформации пойменных дубрав можно получить информацию об изменениях структуры древостоев. Видно, что большинство исследованных насаждений дуба имеют значительные отклонения от естественного строения, характерного для стабильного состояния

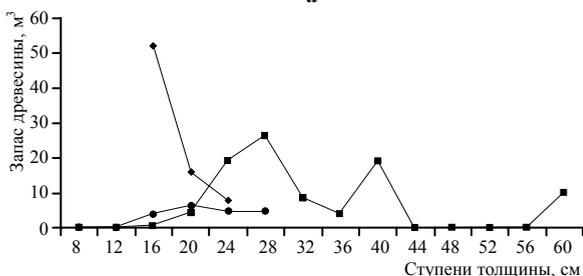
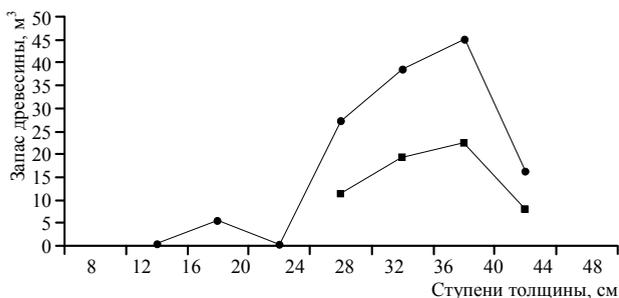


Рис. 4. Распределение деревьев по ступеням толщины в сильнонарушенных пойменных дубравах на пробных площадках № 22 (а) и № 21 (б). Условные обозначения см. рис. 1

которое в значительной мере провоцируется хозяйственной деятельностью (Яковлев А. С., Яковлев И. А., 1999).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51 – 57.

Багинский В. Ф., Кудин М. В. Лесные культуры в зоне отчуждения и отселения Полесского государственного радиационно-экологического заповедника // Лесное и охотничье хозяйство. 2009. № 8. С. 20 – 23.

Гусев А. П., Соколов А. С. Информационно-аналитическая система для оценки антропогенной нарушенности лесных ландшафтов // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2008. № 309. С. 176 – 179.

Ерусалимский В. И. Как сохранить дубравы? // Лесное хозяйство. 2000. № 5. С. 13 – 15.

Золотухин А. И., Овчаренко А. А. Пойменные леса Прихоперья : состояние, эколого-ценотическая структура, биоразнообразие. Балашов : Николаев, 2007. 152 с.

Золотухин А. И., Овчаренко А. А., Шаповалова А. А., Кабанина С. В., Занина М. А. Факторы и уровни антропогенной трансформации пойменных дубрав Прихоперья // Состояние антропогенно нарушенных экосистем Прихоперья : межвуз. сб. науч. тр. Балашов : Николаев, 2009. С. 37 – 42.

Исаев А.В. Формирование почвенного и растительного покрова в поймах речных долин Марийского Полесья (на примере территории заповедника «Большая Кокшана»). Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. техн. ун-та, 2008. 240 с.

лесных экосистем. В слабонарушенных пойменных дубравах кривые распределения близки к нормальным. В средненарушенных дубравах кривые имеют асимметрию и 2-3 вершины. В сильнонарушенных дубравах кривые распределения стволовой древесины фрагментируются на две, одна из которых может быть без вершины. В очень сильно трансформированных насаждениях кривые неполные или прерывающиеся. Во всех вариантах они имеют левостороннюю, реже правостороннюю асимметрию. Все обнаруженные аномалии в структуре древостоев дуба связаны с внешним воздействием, с рубками или ускоренным отмиранием,

МЕТОД ОЦЕНКИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЙМЕННЫХ ДУБРАВ

Кабанов С. В., Терешкин А. В. Нормативно-справочные материалы ландшафтной таксации и лесопаркового проектирования. Саратов : Изд-во Саратов. гос. аграр. ун-та им. Н. И. Вавилова, 2001. 84 с.

Калиниченко Н. П. Дубравы России. М. : ВНИИЦ-лесресурс, 2000. 532 с.

Лебедев В. А., Трус М. В. Методические указания к проведению летней учебной практики по лесоводству. Саратов : Изд-во Саратов. с.-х. ин-та, 1981. 64 с.

Макаренко А. А. Строение древостоев. Алма-Ата : Кайнар, 1982. 68 с.

Рыжков О. В. Особенности распределения деревьев по диаметру в заповедных лесах центральной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 5. С. 43 – 52.

Селочник Н. Н. Факторы деградации лесных экосистем // Лесоведение. 2008. № 5. С. 52 – 60.

Соловьев С. В., Горейко В. А. Современное состояние и тенденции развития лесных биоценозов поймы среднего Днепра // Учен. зап. Таврич. нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. Биология. 2003. Т. 16, № 3. С. 202 – 209.

Сукачев В. Н. Избранные труды : в 3 т. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 418 с.

Сыров О. В. Эволюция и антропогенная трансформация пойменных лесных насаждений реки Хопер : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 2002. 22 с.

Тюрин А. В. Закономерности строения лесонасаждений и их использование в лесном хозяйстве // Сб. работ по лесному хозяйству Всесоюз. науч.-исслед. ин-та лесоводства и механизации лесного хозяйства. М., 1971. Вып. 53. С. 49 – 73.

Усс Е. А. Естественное возобновление усыхающих еловых древостоев под пологом и на вырубках // Лесное и охотничье хозяйство. 2007. № 9. С. 19 – 23.

Харченко Н. А., Царалунга В. В. Очередная волна массового отмирания дуба // Наука и образование на службе лесного комплекса (к 75-летию ВГЛТА) : материалы Междунар. науч.-практ. конф. : в 2 т. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. лесотехн. акад., 2005. Т. 1. С. 219 – 222.

Яковлев А. С., Яковлев И. А. Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. техн. ун-та, 1999. 326 с.

УДК 582.998.1(470.44/47+470.620)

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE
ВО ФЛОРАХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА**

А. С. Кашин, И. С. Кочанова, Н. М. Лисицкая, М. А. Березуцкий

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

Поступила в редакцию 21.11.10 г.

Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа. – Кашин А. С., Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Березуцкий М. А. – В ходе сравнительного изучения распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae выявлено, что доля апомиктических видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа (почти в 2 раза). На частоте встречаемости апомиктических видов в большей мере сказывается широтная поясность, чем высота над уровнем моря. В целом во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 37 видов 20 родов семейства. При этом он обнаружен впервые у 26 видов 10 родов.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, широта распространения, режимы цветения, Asteraceae.

Gametophytic apomixis distribution in representatives of the Asteraceae family in the floras of the Lower-Volga region and Northwest Caucasus. – Kashin A. S., Kochanova I. S., Lisitzkaya N. M., and Berezutsky M. A. – In the course of our comparative study of the gametophytic apomixis distribution in some representatives of the Asteraceae family, the fraction of apomixis types in the flora of the Lower-Volga region has been revealed to almost twice exceed that noted for the Northwest Caucasian flora. The latitude belt rather than the height above sea level affects the occurrence frequency of apomixis species. As a whole, in the floras of the Lower-Volga region and Northwest Caucasus, gametophytic apomixis is found in populations of 37 species of 20 genera of the family. In 26 species of 10 genera it has been found for the first time.

Key words: apomixis, amphymixis, distribution width, flowering mode, Asteraceae.

ВВЕДЕНИЕ

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиксиса у цветковых растений (Поддубная-Арнольди, 1976; Хохлов и др., 1978; Fryxell, 1957; Hanna, Wachaw, 1987; Carman, 1995, 1997). За это время список апомиктических видов расширен примерно на 20 родов и чуть более чем на 100 видов. Тем не менее, полученные данные, на наш взгляд, далеко не полностью отражают действительную широту распространения апомиксиса в этой группе растений. Отсутствие простых и надежных методов диагностики является основным препятствием на пути глобального мониторинга способа размножения. Ускоренные методы цитозембриологического анализа структуры мегагаметофита значительно расширяют возможности эмбриологического метода выявления апо-

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

миктичных форм, выводя их на популяционный уровень исследования (Куприянов, 1989; Кашин и др., 2007, 2009), но даже их использование не позволяет осуществить глобальный мониторинг основных параметров системы семенного размножения. В этом отношении важным подспорьем для выявления апомиктичных форм растений, в частности, в семействе Asteraceae, может быть исследование семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения и беспыльцевом режиме цветения, так как для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис (Рубцова, 1989; Ноглер, 1990; Кашин, 2006; Grant, 1981).

Известно, что семейство Asteraceae – второе, после Poaceae, по обилию апомиктичных родов и видов. Число апомиктичных родов в этом семействе по С. С. Хохлову с соавторами (1978) – 40, по J. Carman (1995, 1997) – 28, число апомиктичных видов по С. С. Хохлову с соавторами (1978) – не менее 178, по J. Carman (1995) – 121. В последней сводке Р. Д. Нойса (Noyes, 2007) указаны 121 вид и 68 родов семейства Asteraceae, у которых отмечен гаметофитный апомиксис. Количество видов в его списке совпадает с указанным Дж. Карманом (Carman, 1995, 1997), однако Р. Нойс исключил из своего списка виды для которых, по его мнению, нет убедительных доказательств апомиксиса. Другие авторы (Хохлов и др., 1978; Carman, 1995, 1997) указывают меньшее число родов, чем указано у Р. Д. Нойса.

Ранее на примере видов Asteraceae и, отчасти, Poaceae флоры Саратовской области мы уже показали, что существующие представления о широте распространения гаметофитного апомиксиса у цветковых далеки от реальной картины (Кашин и др., 2007, 2009). Основной задачей данной работы был сравнительный анализ частоты встречаемости апомиктичных видов во флорах Нижнего Поволжья (на примере Саратовской области) и Северо-Западного Кавказа. Насколько нам известно, подобного рода исследования ранее не проводилось. Поэтому, несмотря на то, что в силу неполноты изученности представителей Asteraceae двух указанных флор приводимый анализ носит лишь предварительный характер, мы посчитали возможным его опубликовать.

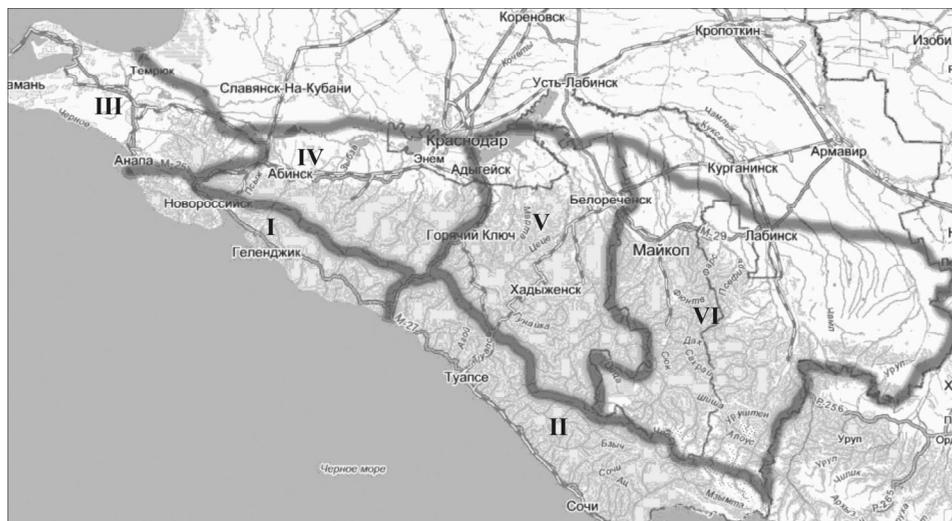
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собраным в 2003 – 2010 гг. в популяциях видов семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской области и Северо-Западного Кавказа (Сочинский, Новороссийский, Таманский, Абинский, Хадыженский, Майкопский районы Краснодарского края) (рисунок). Выбор видов для исследования осуществлялся случайным образом.

Саратовская область расположена в юго-восточной части Русской равнины. Её территория представлена равнинами с абсолютными отметками от 45 до 180 м, низменностью с абсолютными отметками от 20 до 45 м и возвышенностями в основном фоне с абсолютными высотами 180 – 200 м, а максимальной – 379 м н.у.м (Штырова, 2002). По географической широте координаты крайних точек Саратовской области – 50° и 53° северной широты (Дёмин, Уставщикова, 2002).

Территория Северо-Западного Кавказа, которая включает в себя Республику Адыгея и Закубанскую часть Краснодарского края, в основной части гористая с

преобладающими высотами от 150 до 3000 м над уровнем моря (Зернов, 2006). Основная масса видов в отношении способности к гаметофитному апомиксису исследована нами в горном поясе региона на высотах от 500 до 2400 м н.у.м. По географической широте координаты крайних точек Северо-Западно-го Кавказа – 43° и 45° с.ш.



Районы Северо-Западного Кавказа, где проводились исследования популяций семейства Asteraceae: I – Новороссийский, II – Сочинский, III – Таманский, IV – Абинский, V – Хадзыженский, VI – Майкопский (Зернов, 2006)

Во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области выявлено около 225 видов почти 60 родов семейства (Конспект..., 1983; Еленевский и др., 2008). Нами исследовано 174 естественных популяции 122 видов из 49 родов семейства. Во флоре Северо-Западного Кавказа отмечено около 350 видов и чуть более 90 родов семейства Asteraceae (Зернов, 2006). Из них нами исследовано 84 естественные популяции 72 видов 37 родов. Списки основных исследованных в отношении способа семенного размножения видов приведены нами ранее как для флоры Саратовской области (Кашин и др., 2006, 2009), так и для флоры Северо-Западного Кавказа (Кочанова и др., 2010).

Частоту апомиксиса в популяции выявляли при сравнительном анализе семенной продуктивности 30 растений при двух режимах цветения: свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения.

У растений видов Asteraceae, у которых обнаруживались признаки апомиксиса по семенной продуктивности или у которых было невозможно провести исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения, было проведено цитозембриологическое изучение структуры семязачатков. Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза, особенности заложения и развития аспоровых инициалей ис-

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

следовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Негг, 1971), модифицированного нами. В каждой из исследованных цитоэмбриологически популяций было проанализировано более чем по 100 семязачатков совокупно у 30 растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении семенной продуктивности у растений видов Asteraceae во флоре Нижнего Поволжья показано, что семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 27 видов 13 родов.

В подсемействе Asteroidea семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 8 видов 6 родов. При этом в четырех родах (*Galatella* Cass., *Inula* L., *Jurinea* Cass. и *Xeranthemum* L.) и у семи видов (*Artemisia salsoloides* Willd., *Aster bessarabicus* Bernh. ex Reichenb., *Bidens frondosa* L., *Galatella linosyris* (L.) Reichenb., *Inula britanica* L., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb., *Jurinea arachnoidea* Bunge) признаки апомиксиса выявлены впервые. Эти результаты интересны тем, что в пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко.

В пределах подсемейства Cichorioidea гаметофитный апомиксис по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения обнаружен в популяциях 19 видов 7 родов. При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые в двух родах (*Lactuca* L., *Tragopogon* L.) и у девяти видов *Chondrilla canescens* Kar. et Kit., *C. latifolia* Bieb¹, *Hieracium largum* Fries, *H. viosum* Pall., *Lactuca serriola* L., *Pilosella echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip., *P. proceriformis* (Naeg. et Peter) Sojak, *Scorzonera ensifolia* Bieb., *Tragopogon dubius* Scop.).

Для подтверждения данных о способности растений завязывать семена путём апомиксиса, полученных при анализе семенной продуктивности, нами было проведено цитоэмбриологическое изучение структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка у растений соответствующих видов семейства Asteraceae.

У растений всех исследованных видов, семенная продуктивность которых при беспыльцевом режиме цветения указывала на возможность гаметофитного апомиксиса, были обнаружены и цитоэмбриологические признаки апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония, эндоспермогенез без оплодотворения и присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорическими зародышевыми мешками разных стадий формирования апоспорических зародышевых мешков.

Кроме того, дополнительно в популяциях ещё 10 видов 5 родов, произрастающих на территории Нижнего Поволжья, было проведено только цитоэмбриологическое исследование структуры семязачатков. При этом признаки апомиксиса были выявлены у растений вида *Pilosella dubia* (L.) Sojak.

Таким образом, при исследовании во флоре Нижнего Поволжья растений из популяций 122 видов 49 родов семейства Asteraceae, что составляет около 55% видов и около 80% родов от общего числа видов и родов, отмеченных для флоры региона, гаметофитный апомиксис обнаружен у растений 28 видов 13 родов (табл. 1).

При изучении семенной продуктивности у растений видов Asteraceae во флоре Северо-Западного Кавказа выявлено, что семена в условиях беспыльцевого ре-

¹ Популяция была исследована на границе Саратовской области.

жима завязались у растений 5 видов 5 родов, в том числе 2 видов и 2 родов из подсемейства Cicerioidea (*Leontodon caucasicus* (Bieb.) Fisch., *Taraxacum stivenii* DC.), 3 видов из 3 родов подсемейства Asteroidea (*Carthamus lanatus* L., *Inula conyza* DC., *Xeranthemum anuum* L.). При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые у

Таблица 1

Сравнение широты распространения апомиктов среди представителей Asteraceae Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа

Число или доля таксономических единиц	Регион	
	Нижнее Поволжье в границах Саратовской области	Северо-Западный Кавказ
Число исследованных родов, шт.	49	37
Доля исследованных родов, %	81.67	41.11
Число исследованных видов, шт.	122	72
Доля исследованных видов, %	54.22	20.57
Число апомиктичных родов, шт.	13	10
Доля апомиктичных родов, %	26.53	27.03
Число апомиктичных видов, шт.	28	10
Доля апомиктичных видов, %	22.95	13.89

Inula conyza, *Carthamus lanatus*, *Xeranthemum annuum*. Так же, как и при исследовании флоры Нижнего Поволжья, у растений всех этих видов при цитоэмбриологическом анализе получено подтверждение их способности к гаметофитному апомиксису.

Кроме того, дополнительно растения ещё 17 видов 9 родов Asteraceae

флоры Северо-Западного Кавказа были исследованы цитоэмбриологически. У пяти из этих видов (*Pilosella brachiatum* Bertol., *Hieracium auratum* Fries, *Cicerbita cacaliefolia* (Bieb.) Beauverd., *Phalacrocoma septentrionale* (Fern. et Wieg.) Tzvel., *Bidens frondosa* L.) цитоэмбриологические признаки апомиксиса выявлены впервые.

Таким образом, при исследовании во флоре Северо-Западного Кавказа растений из популяций 72 видов 37 родов семейства Asteraceae, что составляет около 20% видов и 40% родов от общего числа видов и родов, отмеченных для флоры региона, гаметофитный апомиксис обнаружен у растений 10 видов 10 родов (см. табл. 1).

При сравнении полученных результатов обращает на себя внимание тот факт, что при отсутствии достоверных различий по доле апомиктичных родов (26.53 и 27.03% соответственно) доля апомиктичных видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа почти в 2 раза (22.95 и 13.89% соответственно). Мы не учитываем в своём анализе результаты ещё одного нашего исследования способа семенного размножения у видов семейства Asteraceae Нижнего Поволжья, в котором при изучении всего лишь четырнадцати видов одного рода *Artemisia* L. гаметофитный апомиксис обнаружен не только у растений *A. salsaloides*, но и ещё у 7 видов данного рода (*A. vulgaris* L., *A. dracunculus* L., *A. glauca* Pall., *A. austriaca* Jacq., *A. abrotanum* L., *A. absinthium* L., *A. armeniaca* Lam.) (Кашин и др., 2011). С учётом этих данных доля апомиктичных видов во флоре Нижнего Поволжья возрастает до 28.68%. Всё это позволяет сделать вывод, что в видовом отношении доля апомиктов среди Asteraceae флоры Нижнего Поволжья превосходит долю апомиктов среди Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа.

Интересно отметить, что хотя Саратовская область более чем в 3 раза превосходит Северо-Западный Кавказ по площади, но по числу видов, родов и семейств

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

сосудистых растений флоры этих регионов различаются несущественно, примерно в 1.1 – 1.2 раза (табл. 2). При этом семейство Asteraceae представлено в Саратовской области гораздо меньшим числом видов, чем на Северо-Западном Кавказе (более чем в 1.5 раза). Доля видов Asteraceae среди сосудистых растений флоры Саратовской области также почти в 1.5 раза (10.25 и 14.85% соответственно) уступает таковой во флоре сосудистых растений Северо-Западного Кавказа.

Таблица 2

Сравнение регионов Нижнего Поволжья (в границах Саратовской области) и Северо-Западного Кавказа по площади и флористическому богатству

Характеристика флоры региона	Регион	
	Нижнее Поволжье в границах Саратовской области	Северо-Западный Кавказ
Площадь, км ²	100 200*	30 000**
Число видов сосудистых растений, шт.	Около 2000***	2349**
Число родов сосудистых растений, шт.	796***	699**
Число семейств сосудистых растений, шт.	129***	138**
Число родов Asteraceae во флоре, шт.	61***	93**
Число видов Asteraceae во флоре, шт.	205***	349**

Примечание. Сост. по: * – Дёмин, Уставщикова, 2002; ** – Зернов, 2006; *** – Еленевский и др., 2008.

По доле исследованных нами в отношении способности к гаметофитному апомиксису видов и родов Asteraceae более исследованной оказывается флора Саратовской области. Доля исследованных видов Asteraceae во флоре Саратовской области примерно на 2/3, а доля исследованных родов примерно на 1/3 выше, чем во флоре Северо-Западного Кавказа (см. табл. 1). Однако случайный выбор популяций видов для исследования позволяет считать, что существенно более высокая доля апомиктических видов среди Asteraceae Саратовской области, скорее всего, не связана с большей степенью изученности их в отношении способности к апомиксису. Однако для окончательного вывода требуются дополнительные исследования.

Ещё одной причиной большей доли апомиктических видов во флоре Саратовской области может быть то, что в ней в гораздо большем числе видов, чем во флоре Северо-Западного Кавказа, представлены такие апомиктические рода, как *Chondrilla*, *Pilosella*, *Artemisia* и т.п. Однако, во-первых, во флоре Саратовской области нами выявлены виды родов, в пределах которых апомиксис обнаружен впервые (*Lactuca*, *Tragopogon*, *Galatella*, *Inula*, *Jurinea* и *Xeranthemum*), во-вторых, обнаружен целый ряд видов, которые во флоре Саратовской области вели себя как апомиктические, в то время как во флоре Северо-Западного Кавказа – как амфимиктические (*Pilosella echiioides*, *Tragopogon dubius*, *Inula britanica*), в-третьих, у растений *Bidens frondosa* в популяции из Саратовской области степень гаметофитного апомиксиса оказалась почти в два раза выше, чем в популяции из региона Северо-Западного Кавказа (56.3 ± 10.5 и $29.7 \pm 6.2\%$ соответственно) (табл. 3). Это указывает на то, что причиной более высокой доли апомиктических видов во флоре Саратовской области, скорее всего, не является и более широкое представительство в ней видов из политипических апомиктических родов.

Таблица 3

Сравнительные данные по видам Asteraceae, исследованным во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа

№ п/п	Вид	Частота апомиксиса, %	
		Нижнее Поволжье (в границах Саратовской области)	Северо-Западный Кавказ
Cicorioidea			
1	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	0	0
2	<i>Lactuca serriola</i> L.	0	0
3	<i>Lapsana communis</i> L.	0	0
4	<i>Picris hieracioides</i> L.	0	0
5	<i>Pilosella echinoides</i> (Lumn.) F.Schultz et Sch. Bip.	от 0 до 31.3±7.2	0
6	<i>Sonchus palustris</i> L.	0	0
7	<i>Tragopogon dasyrhynchus</i> Artemcz.	0	0
8	<i>T. dubius</i> Scop.	от 0 до 32.2±4.9	0
Asteroidea			
1	<i>Arctium lappa</i> L.	0	0
2	<i>Bidens frondosa</i> L.	56.3±10.5	29.7±6.2
3	<i>Carduus acanthoides</i> L.	0	0
4	<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	0	0
5	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	0	0
6	<i>Inula britannica</i> L.	от 0 до 12.5±6.4	0
7	<i>Senecio grandidentatus</i> Ledeb.	0	0

Не исключено, что причиной различий в доле апомиктичных видов Asteraceae во флорах исследуемых регионов является резкая континентальность климата Саратовской области по сравнению с Северо-Западным Кавказом, территория которого, как известно, располагается на границе умеренного и субтропического климата (Зернов, 2006). Это может свидетельствовать в пользу мнения ряда авторов о том, что апомиктичные виды тяготеют к стрессовым условиям обитания.

Существует достаточно устоявшееся представление о том, что по сравнению с родственными видами, размножающимися амфимиктично, апомиктичные виды обитают или более продуктивны в отношении семяношения на более высоких широтах (Asker, Jerling, 1992), с резким возрастанием доли апомиктов по градиенту от средних к высоким широтам (Rosenzweig, 1995), и на больших высотах (Bierzychudek, 1985, 1987; Van Dijk, 2003; Hörandl, 2006; Hörandl et al., 2008). Наши данные при сравнении способности к гаметофитному апомиксису видов семейства Asteraceae противоречат этой закономерности в части преобладания апомиктичных видов на больших высотах. Популяции видов Asteraceae в Саратовской области исследовались в отношении способности растений к гаметофитному апомиксису на высотах с абсолютными отметками от 20 до 350 м н.у.м., в то время как на Северо-Западном Кавказе основная масса видов исследована нами в горном поясе региона на высотах от 500 до 2400 м над уровнем моря. При этом доля апомиктов среди Asteraceae флоры Саратовской области, как было показано выше, значительно превосходит долю апомиктов среди Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа. Близкий по сути вывод в отношении нескоррелированности возникновения апомиксиса с большими высотами делают и Е. Хёрндл с соавторами в одной из последних своих работ (Hörandl et al., 2011).

Саратовская область (географические координаты крайних точек 50° и 53° северной широты) расположена в более высоких широтах, чем регион Северо-

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

Западного Кавказа (географические координаты крайних точек – 43° и 45° северной широты). Более высокая доля апомиктичных видов среди Asteraceae во флоре Саратовской области по сравнению с таковой во флоре Северо-Западного Кавказа может указывать на то, что на доле апомиктичных видов во флоре в большей мере сказывается широтная поясность, нежели высота над уровнем моря.

Среди исследованных видов Asteraceae выявлено 15 общих для флор Саратовской области и Северо-Западного Кавказа видов (см. табл. 3). О схожести поведения видов в отношении способа семенного размножения однозначно можно говорить в случае *Hieracium umbellatum* L., *Lactuca serriola* L., *Lapsana communis* L., *Picris hieracioides* L., *Sonchus palustris* L., *Tragopogon dasyrhynchus* Artemez., *Arctium lappa* L., *Carduus acanthoides* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Senecio grandidentatus* Ledeb. и *Bidens frondosa*. Все эти виды, кроме *B. frondosa*, проявили себя как облигатно половые. Растения популяций *B. frondosa*, произрастающие и на территории Нижнего Поволжья, и на территории Северо-Западного Кавказа, были факультативно апомиктичными, однако растения популяции из Саратовской области характеризовались гораздо более высокой степенью выраженности гаметофитного апомиксиса, чем растения популяции с Северо-Западного Кавказа (56.3±10.3 и 29.7±6.2% соответственно). Виды *Pilosella echiioides*, *Tragopogon dubius* и *Inula britannica*, как уже упоминалось выше, на территории Северо-Западного Кавказа вели себя как исключительно половые. В популяциях Нижнего Поволжья частота гаметофитного апомиксиса хотя и была подвержена значительной изменчивости, но хотя бы в части популяций способность к гаметофитному апомиксису имела место.

Число исследованных родов во флорах двух регионов равно 62, из них 23 рода – общие для обоих флор. Среди этих 23 родов в 6 родах (*Hieracium*, *Lactuca*, *Pilosella*, *Tragopogon*, *Galatella*, *Aster*) либо доля апомиктичных видов выше во флоре Саратовской области, либо во флоре Саратовской области в них отмечены апомиктичные виды, а во флоре Северо-Западного Кавказа таковые отсутствуют. В то же время лишь в трёх родах (*Leontodon*, *Taraxacum* и *Inula*) во флоре Саратовской области доля апомиктов либо ниже, либо вообще равна нулю по сравнению с флорой Северо-Западного Кавказа. Лишь у представителей одного рода (*Bidens*) доля апомиктичных видов сходна в обоих исследованных флорах. Представители 5 родов, содержащих апомиктичные виды, исследованы только во флоре Саратовской области (*Chondrilla*, *Cichorium*, *Jurinea*, *Scorzonera* и *Artemisia*) и 4 апомиктичных рода – только во флоре Северо-Западного Кавказа (*Carthamus*, *Cicerbita*, *Phalacrocoma* и *Xeranthemum*) (табл. 4).

Таблица 4

Распределение апомиктичных видов Asteraceae по родам во флорах
Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа

№ п/п	Название рода	Исследовано видов рода во флоре, шт.			
		Нижнее Поволжье		Северо-Западный Кавказ	
		всего	из них апомиктичных	всего	из них апомиктичных
1	2	3	4	5	6
1	<i>Achillea</i> L.	4	0	–	–
2	<i>Acroptilon</i> Cass.	–	–	1	0
3	<i>Adenostyles</i> Cass.	–	–	1	0

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5	6
4	<i>Ambrosia</i> L.	–	–	1	0
5	<i>Antennaria</i> Gaertn.	1	0	–	–
6	<i>Anthemis</i> L.	1	0	4	0
7	<i>Arctium</i> L.	2	0	1	0
8	<i>Artemisia</i> L.	1	1	–	–
9	<i>Aster</i> L.	1	1	1	0
10	<i>Bidens</i> L.	2	2	1	1
11	<i>Carduus</i> L.	3	0	1	0
12	<i>Carthamus</i> L.	–	–	2	1
13	<i>Centaurea</i> L.	9	0	6	0
14	<i>Chartolepis</i> Cass.	1	0	–	–
15	<i>Chondrilla</i> L.	4	4	–	–
16	<i>Cicerbita</i> Wallr.	–	–	2	1
17	<i>Cichorium</i> L.	1	1	–	–
18	<i>Cirsium</i> Mill.	5	0	4	0
19	<i>Crepis</i> L.	3	0	3	0
20	<i>Cyclachaena</i> Fresen.	1	0	–	–
21	<i>Erigeron</i> L.	2	0	–	–
22	<i>Eupatorium</i> L.	1	0	1	0
23	<i>Galatella</i> Cass.	2	1	1	0
24	<i>Galinsoga</i> Ruitz et Pav.	1	0	–	–
25	<i>Grindelia</i> Willd.	1	0	–	–
26	<i>Helichrysum</i> Mill.	1	0	–	–
27	<i>Hieracium</i> L.	3	2	4	1
28	<i>Inula</i> L.	9	1	5	1
29	<i>Jurinea</i> Cass.	4	2	–	–
30	<i>Lactuca</i> L.	2	1	1	0
31	<i>Lagoseris</i> Bieb.	1	0	–	–
32	<i>Lapsana</i> L.	1	0	2	0
33	<i>Leontodon</i> L.	1	0	3	1
34	<i>Leucanthemum</i> Mill.	–	–	1	0
35	<i>Mycelis</i> Cass.	–	–	1	0
36	<i>Omalotheca</i> Cass.	–	–	1	0
37	<i>Onopordum</i> L.	1	0	–	–
38	<i>Petasites</i> Mill.	1	0	–	–
39	<i>Phalacrolooma</i> Cass.	–	–	2	1
40	<i>Picnomon</i> Adans.	–	–	1	0
41	<i>Picris</i> L.	1	0	1	0
42	<i>Pilosella</i> Hill.	9	9	2	1
43	<i>Podospermum</i> DC.	1	0	–	–
44	<i>Psephellus</i> Cass.	–	–	1	0
45	<i>Ptarmica</i> Mill.	–	–	1	0
46	<i>Pulicaria</i> Gaertn.	1	0	–	–
47	<i>Pyrethrum</i> Zinn.	1	0	1	0
48	<i>Saussurea</i> DC.	1	0	–	–
49	<i>Scariola</i> F.W.Schmidt	–	–	1	0
50	<i>Scorzonera</i> L.	6	3	–	–
51	<i>Senecio</i> L.	6	0	5	0
52	<i>Serratula</i> L.	4	0	–	–
53	<i>Solidago</i> L.	2	0	–	–
54	<i>Sonchus</i> L.	3	0	1	0
55	<i>Tanacetum</i> L.	2	0	–	–

1	2	3	4	5	6
56	<i>Taraxacum</i> Wigg.	3	1	1	1
57	<i>Tragopogon</i> L.	5	1	4	0
58	<i>Tripleurospermum</i> Sch. Bip.	1	0	–	–
59	<i>Trommsdorfia</i> Bernh.	1	0	–	–
60	<i>Tussilago</i> L.	1	0	–	–
61	<i>Xanthium</i> L.	2	0	1	0
62	<i>Xeranthemum</i> L.	–	–	2	1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при недостоверности различий по доле апомиктических родов Asteraceae в исследованных флорах доля апомиктических видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа. Случайный выбор популяций видов для исследования позволяет считать, что существенно более высокая доля апомиктических видов среди Asteraceae Саратовской области, скорее всего, не связана ни с большей степенью изученности их в отношении способности к апомиксису, ни с большей представительностью видов и родов Asteraceae в ней. Вероятно, это связано с тем, что апомиктические виды тяготеют к стрессовым условиям обитания в условиях резко континентального климата. Наши данные при сравнении способности к гаметофитному апомиксису видов семейства Asteraceae указывают на то, что на доле апомиктических видов в большей мере сказывается, вероятно, широтная поясность, нежели высота над уровнем моря.

Благодарим сотрудников ФГУ «Кавказский государственный природный биосферный заповедник» и лично директора С. Г. Шевелёва и заместителя директора по научной работе Н. Б. Ескина за содействие в проведении научно-исследовательской работы на территории заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дёмин А. М., Уставщикова С. В. Географическое положение Саратовской области // Энциклопедия Саратовского края. Саратов : Приволж. кн. изд-во, 2002. С. 7.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 232 с.
- Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 664 с.
- Кашин А. С. Гаметофитный апомиксис как неустойчивая система семенного размножения у цветковых. Саратов : Научная книга, 2006. 310 с.
- Кашин А. С., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Березуцкий М. А. Особенности системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с их толерантностью к антропогенным местообитаниям // Поволж. экол. журн. 2006. № 2/3. С. 139 – 146.
- Кашин А. С., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Березуцкий М. А., Полянская М. В. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с действием антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1408 – 1427.
- Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Полянская М. В., Миндубаева А. Х. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Roaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 744 – 756.
- Кашин А. С., Полянская М. В., Кочанова И. С. Особенности семенного размножения в популяциях некоторых видов *Artemisia* (Asteraceae) // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 3. С. 388 – 396.

Конспект флоры Саратовской области : в 4 ч. / под ред. А. А Чигуряевой. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1983. Ч. 3. 108 с.

Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Кашин А. С. Степень распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флоре Краснодарского края // Апомиксис и репродуктивная биология : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 169 – 172.

Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.

Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений : использование в генетике, селекции, биотехнологии : в 2 т. М. : Мир, 1990. Т. 2. С. 39 – 91.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М. : Наука, 1976. 508 с.

Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 154 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 439 с.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиксисных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.

Штырова В. К. Рельеф Саратовской области // Энциклопедия Саратовского края. Саратов : Приволж. кн. изд-во, 2002. С. 7 – 11.

Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton : CRC Press, 1992. 298 p.

Bierzzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // *Experientia*. 1985. Vol. 41. P. 1255 – 1264.

Bierzzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // *Evolution of Sexuality and Consequences*. Basel : Birkhäuser-Verlag, 1987. P. 197 – 217.

Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 61. P. 51 – 94.

Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspority and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter*. 1995. № 8. P. 39 – 53.

Dijk P. J. van. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis : insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. Biological Sciences*. 2003. Vol. 358. P. 1113 – 1120.

Fryxell P. A. Mode of reproduction in higher plants // *Bot. Rev.* 1957. Vol. 23. P. 135 – 233.

Grant V. Plant speciation. New York : Columbia University Press, 1981. 563 p.

Hanna W. W., Bachaw E. C. Apomixis : its identification and use plant breeding // *Crop. Sci.* 1987. Vol. 27, № 6. P. 1136 – 1139.

Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // *Amer. J. Bot.* 1971. Vol. 58. P. 785 – 790.

Hörandl E. The complex causality of geographical parthenogenesis // *New Phytologist*. 2006. Vol. 171. P. 525 – 538.

Hörandl E., Cosendai A.-C., Tensch E. Understanding the geographic distributions of apomictic plants : a case for a pluralistic approach // *Plant Ecology and Diversity*. 2008. Vol. 2. P. 309 – 320.

Hörandl E., Dobeš C., Suda J., Vít P., Urfus T., Tensch E. M., Cosendai A.-C., Wagner J., Ladi U. Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps // *Annals of Botany*. 2011. Vol. 108, № 2. P. 381 – 390.

Noyes R. D. Apomixis in the Asteraceae : Diamonds in the Rough // *Functional plant science and biotechnology*. 2007. Vol. 1, № 2. P. 207 – 222.

Rosenzweig M. L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1995. 225 p.

УДК 576.895:599.323.4

ВЛИЯНИЕ ПОЛА И ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*)

Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов

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

Поступила в редакцию 28.01.10 г.

Влияние пола и возраста хозяина на структуру сообщества гельминтов рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*). – Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. – В Жигулевском заповеднике проведен анализ влияния половозрастной структуры популяции хозяина на сообщество гельминтов рыжей полёвки. Особи разных половозрастных групп грызуна заражены неравномерно. С возрастом и у самцов, и у самок рыжей полёвки увеличивается общее число видов гельминтов, повышаются показатели заражения паразитами. Для самцов характерно достоверное увеличение показателей заражения четырьмя, а для самок – пятью видами паразитов. Различия в видовом составе гельминтов самцов и самок рыжей полёвки несущественны и обусловлены появлением у грызунов редких и единичных паразитов. Статистически достоверных различий в показателях заражения неполовозрелых самцов и самок грызуна не обнаружено. Значимые отличия в показателях заражения зарегистрированы между взрослыми самками и самцами для трёх видов гельминтов. Заражённость самок этими паразитами выше. Неравномерное распределение гельминтов между разными половозрастными группами в популяции рыжей полёвки можно рассматривать как один из механизмов устойчивости паразитарных систем на популяционном уровне.

Ключевые слова: сообщества гельминтов, рыжая полёвка, половозрастные группы, Жигулевский заповедник.

Host age and sex influence on the helminthic community in bank vole (*Clethrionomys glareolus*). – Kirillova N. Ju. and Kirillov A. A. – The host sex-age population structure influence on the helminthic community in bank vole was analyzed in the Zhiguli State Nature Reserve. Individuals from different sex-age groups of the rodent are infected non-uniformly. With aging, the total number of helminthic species increases in both males and females of bank vole, and the parameters of parasitic infection rise. For both males and females, a reliable increase in the infection parameters of four and five helminthic species, respectively, is characteristic. The distinctions in the helminthic species structure in males and females are insignificant and caused by the occurrence of rare and sole parasites. No statistically reliable differences in the infection parameters of young males and females of the rodent have been revealed. Significant differences between adult males and females in the infection parameters of three helminthic species have been recorded. The female infectivity with these parasites is higher. The non-uniform helminth distribution between different sex-age groups of bank vole can be considered as a mechanism of the stability of parasitic systems at the population level.

Key words: helminthes, community, bank vole, sex-age groups, Zhiguli State Nature Reserve.

ВВЕДЕНИЕ

Основной задачей экологической паразитологии является изучение зависимости паразитофауны, взятой в целом, как от изменений внешних условий, окружающих хозяина, так и от изменений физиологического состояния самого хозяина (Догель, 1948).

Одними из основных факторов, определяющих состав паразитов животного, являются пол и возраст хозяина. С возрастом у животных происходят существенные изменения в их экологии и физиологии: меняется спектр питания, нередко изменяется среда обитания, происходят глубокие сдвиги в характере и интенсивности обмена веществ. Все эти изменения среды, как первого, так и второго порядка не могут не отразиться на сообществе паразитов животных.

Различия в зараженности животных разного пола связаны, главным образом, с морфологическими, экологическими и физиологическими особенностями, взаимодействие которых приводит к формированию определенного состава паразитов самцов и самок (Марков, 1951).

Исследований по изучению зависимости гельминтофауны мышевидных грызунов от пола и возраста хозяина крайне мало. Такие работы проводились на рыжей и обыкновенной полёвках, желтогорлой, домовой и лесной мышах, сонеполчке (Киришенблат, 1938, 1951; Васильев, 1949; Соснина, 1949; Семенова, 1969, 1975; Меркушева, 1972; Завалеева, 1977; Завалеева, Таран, 1977; Бугмырин и др., 2002; Бугмырин, 2003). Было выявлено, что в сообществе паразитов каждого животного можно различить три группы: паразиты, характерные для молодежи; паразиты, свойственные взрослым зверькам; паразиты, встречающиеся примерно с одинаковой частотой как у молодых, так и у взрослых животных. Авторами установлена более высокая зараженность самцов грызунов по сравнению с самками.

Цель нашей работы – изучение зависимости сообщества гельминтов рыжей полёвки *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) от пола и возраста хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение особенностей заражения гельминтами разных половозрастных групп рыжей полёвки проводилось в Жигулевском государственном заповеднике (ЖГЗ) в окрестностях пос. Бахилова Поляна в течение полевых сезонов (апрель – октябрь) 2000 – 2003 гг.

Методом полного гельминтологического вскрытия исследовано 384 особи рыжей полёвки разного возраста и пола. Отлов животных проводился методом ловчих канавок в сочетании с конусами, давилками «Геро», живоловками.

Возраст грызунов определяли на основании разницы длины и веса их тела, а также степени развития тимуса и гениталий (Башенина, 1977, 1981). Грызуны были разделены на 2 группы: половозрелые (взрослые) *adultus* и неполовозрелые (молодые) *subadultus*. Сравнительный анализ сообществ гельминтов проводили для четырех половозрастных групп рыжей полёвки.

Обработку паразитологического материала выполняли по стандартным методикам (Ивашкин и др., 1971; Аниканова и др., 2007). Для характеристики заражения полёвок гельминтами использовались показатели экстенсивности инвазии (ЭИ, %) и индекса обилия гельминтов (ИО, экз.).

Для определения видового разнообразия сообществ гельминтов отдельных половозрастных групп грызуна рассчитывали индекс Шеннона (Мэгарран, 1992).

Степень сходства сообществ паразитов разных групп рыжей полёвки оценивали с помощью индексов Жаккара (качественные данные) и Серенсена (количественные данные) (Мэгарран, 1992).

ВЛИЯНИЕ ПОЛА И ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВА

Доминирование отдельных видов гельминтов в сообществе определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (Баканов, 1987). Группы доминирования гельминтов: 100 – 10 – доминанты; 10 – 1 – субдоминанты; 1 – 0.001 – адоминанты.

При оценке достоверности различий показателей инвазии паразитами отдельных половозрастных групп рыжей полёвки использовали критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в сообществе гельминтов рыжей полёвки Жигулевского заповедника насчитывается 19 видов паразитов: Trematoda – 3, Cestoda – 7, Nematoda – 8, Acanthocephala – 1 (табл. 1).

Таблица 1

Зараженность разных половозрастных групп
рыжей полёвки *Clethrionomys glareolus* (Schreber) гельминтами

Паразит	Subadultus				Adultus			
	♂♂ (105 экз.)		♀♀ (92 экз.)		♂♂ (98 экз.)		♀♀ (89 экз.)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802)	–	–	–	–	–	–	2.3±1.6	0.03±0.03
<i>Dicrocoelium dendriticum</i> (Rudolphi, 1819)	–	–	–	–	2.1±1.5	0.1±0.1	–	–
<i>Corrigia vitta</i> (Dujardin, 1845)	–	–	–	–	3.1±0.3	1.5±1.2	–	–
<i>Aprostotandrya macrocephala</i> (Douthitt, 1915)	–	–	–	–	–	–	2.2±1.5	0.02±0.01
<i>A. caucasica</i> Kirshenblatt, 1938	3.1±1.8	0.06±0.04	2.2±1.5	0.02±0.01	6.7±2.5	0.09±0.03	9.1±3.1	0.14±0.06
<i>Paranoplocephala omphalodes</i> (Hermann, 1783)	12.4±3.2	0.3±0.1	15.2±3.8	0.3±0.1	27.6±4.5	1.3±0.5	19.3±4.2	0.5±0.1
<i>Catenotaenia cricetorum</i> (Hermann, 1783)	2.9±1.7	0.05±0.03	3.3±1.9	0.11±0.07	3.1±1.8	0.09±0.05	1.1±1.1	0.01±0.01
<i>Hymenolepis diminuta</i> Rudolphi, 1819	6.1±2.4	0.14±0.04	4.4±2.2	0.07±0.04	11.4±3.2	0.2±0.1	10.2±3.3	0.3±0.1
<i>Rodentolepis straminea</i> (Goeze, 1782)	–	–	–	–	2.1±1.5	0.02±0.01	–	–
<i>Tetrairotaenia polyacantha</i> (Leuckart, 1856), larvae	–	–	–	–	–	–	1.1±1.1	0.02±0.02
<i>Heligmosomum mixtum</i> (Schulz, 1952)	57.1±4.9	2.0±0.3	52.2±5.2	2.1±0.3	80.6±4.0	5.1±0.8	70.5±4.9	4.0±0.5
<i>Heligmosomoides polygyrus</i> Schrank, 1788	43.8±4.9	2.0±0.4	38.0±5.1	3.1±1.1	53.1±5.1	6.0±1.1	62.5±5.2	11.1±2.6
<i>Trichocephalus muris</i> (Dujardin, 1845)	2.9±1.7	0.03±0.02	2.2±1.5	0.03±0.02	12.3±3.3	0.2±0.1	13.6±3.7	0.2±0.1
<i>Syphacia montana</i> Yamaguti, 1943	5.1±2.2	1.7±1.0	4.4±2.2	0.2±0.1	7.6±2.7	1.3±0.7	8.0±2.9	1.2±0.7
<i>Hepaticola hepatica</i> (Bancroft, 1893)	–	–	–	–	–	–	1.1±1.1	0.2±0.2
<i>Capillaria annulosa</i> (Dujardin, 1845)	3.8±1.9	0.09±0.05	2.2±1.5	0.2±0.2	7.1±2.6	0.4±0.2	19.3±4.2	1.9±0.7
<i>Eucoleus baccillatus</i> (Eberth, 1863)	–	–	–	–	4.1±2.0	0.3±0.1	1.1±1.1	1.0±1.0

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Mastophorus muris</i> (Gmelin, 1790)	2.9±1.7	0.05±0.03	–	–	3.1±1.8	0.2±0.1	13.6±3.7	0.5±0.2
<i>Moniliformis moniliformis</i> Bremser, 1811	2.9±1.7	0.09±0.06	3.3± 1.9	0.03±0.02	4.1±2.0	0.10±0.05	18.2±4.1	1.2±0.4
Всего видов		11		10		15		16

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии, ИО – индекс обилия гельминтов.

Гельминтофауна неполовозрелых самцов грызуна включает в себя 11 видов паразитических червей. Из них зарегистрировано 4 вида цестод, 6 – нематод и 1 – скребней (см. табл. 1). Наиболее высокие показатели заражения отмечены у нематод *H. mixtum* и *H. polygyrus*. Несколько меньше зараженность грызуна цестодой *P. omphalodes*. Показатели инвазии молодых самцов рыжей полёвки остальными видами паразитов крайне низки.

Сообщество гельминтов взрослых самцов рыжей полёвки состоит из 15 видов паразитов: 2 – трематод, 5 – цестод, 7 – нематод, 1 – скребней (см. табл. 1). Зараженность взрослых самцов общими с молодыми особями видами паразитов значительно выше. Высокие показатели инвазии зарегистрированы у геогельминтов *H. mixtum* и *H. polygyrus*. Возрастают показатели заражения нематодами *T. muris*, *C. annulosa* и цестодами *P. omphalodes*, *H. diminuta*, *A. caucasica*.

В сообществе гельминтов неполовозрелых самок грызуна зарегистрировано 10 видов паразитов: 4 – цестод, 5 – нематод, 1 – скребней (см. табл. 1). Наибольшая зараженность зверьков отмечена, как и у молодых самцов полёвки, нематодами *H. mixtum* и *H. polygyrus*, цестодой *P. omphalodes*. Показатели инвазии молодых самок животного паразитами других видов низки.

У взрослых самок грызуна зафиксировано 16 видов гельминтов: 1 – трематод, 6 – цестод, 8 – нематод, 1 – скребней (см. табл. 1). В сообществе паразитов этой половозрастной группы популяции рыжей полёвки преобладают нематоды *H. mixtum*, *H. polygyrus*, *C. annulosa*, цестода *P. omphalodes* и скребень *M. moniliformis*. Наиболее высокие показатели инвазии отмечены у *H. mixtum*. Зараженность взрослых самок зверька этим паразитом несколько меньше, чем самцов того же возраста, но выше, чем молодых полёвок обоего пола. По сравнению с молодыми самками грызуна возрастает зараженность нематодой *T. muris*, цестодами *H. diminuta* и *A. caucasica*. У взрослых самок рыжей полёвки отмечена наибольшая зараженность нематодой со сложным циклом развития *M. muris*. У молодых самок этот паразит не встречается, а у самцов обоих возрастных групп показатели инвазии гельминтом низки. В отличие от других половозрастных групп для взрослых самок животного отмечены относительно низкие показатели заражения цестодой *C. cricetorum*.

Различия в зараженности гельминтами разных половозрастных групп рыжей полёвки касаются как качественных, так и количественных характеристик гельминтофауны. Наблюдается тенденция расширения сообщества гельминтов самцов и самок рыжей полёвки с возрастом, что связано, в первую очередь, с увеличением числа пищевых объектов половозрелых грызунов и стаций их обитания.

ВЛИЯНИЕ ПОЛА И ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВА

По сравнению с сообществом паразитов неполовозрелых самцов у взрослых особей появляются 4 новых вида: трематоды *D. dendriticum* и *C. vitta*, цестода *R. straminea* и нематода *E. baccillatus* (см. табл. 1). Причем *D. dendriticum*, *C. vitta* и *R. straminea* отмечены только у этой половозрастной группы популяции рыжей полёвки. Заражение трематодами *C. vitta* и *D. dendriticum* происходит при случайном или целенаправленном поедании наземных беспозвоночных (Определитель..., 1978). Инвазия рыжей полёвки цестодой *R. straminea* происходит путем перорального проникновения инвазионного начала в организм животного при тесном контакте с почвой или вместе с пищей. Все стадии развития этого паразита протекают в одном хозяине (Определитель..., 1978). Заражение геонематодой *E. baccillatus* происходит при случайном заглатывании вместе с зелеными частями растений яиц паразитов, либо при поедании резервуарных хозяев гельминта – дождевых червей (Определитель..., 1979).

У самок рыжей полёвки с возрастом сообщество гельминтов расширяется на 6 видов. В составе паразитов взрослых особей появляются трематода *P. elegans*, цестоды *A. macrocephala*, *T. polyacantha* (larvae), нематоды *H. hepatica*, *E. baccillatus* и *M. muris*. Только у половозрелых самок зарегистрированы *P. elegans*, *A. macrocephala*, *T. polyacantha* (larvae) и *H. hepatica*.

Употребляя в пищу околородные растения, грызун может заглатывать мелких водных беспозвоночных, в частности пресноводных моллюсков – промежуточных хозяев *P. elegans* (Шарпило, Искова, 1989).

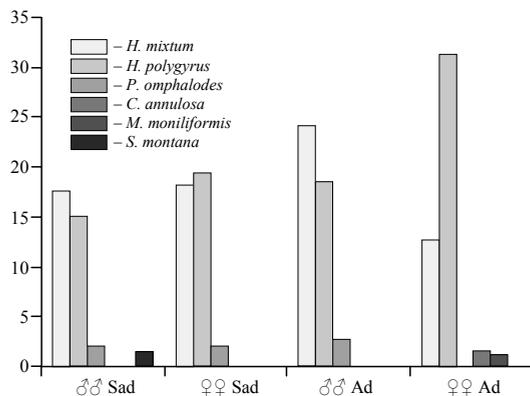
Инвазия цестодой *A. macrocephala* осуществляется при случайном заглатывании вместе с растительной пищей промежуточных хозяев паразита – панцирных клещей семейств Oribatidae, которые обитают на почве и нижних ярусах наземных растений (Спасский, 1951).

Заражение полёвок личинкой цестоды *T. polyacantha* осуществляется при случайном заглатывании яиц цестоды вместе с пищей (Исаев, 1984).

Развитие нематод *H. hepatica* и *E. baccillatus* может протекать как прямым путем, так и с участием резервуарных хозяев – дождевых червей (Определитель..., 1979).

Промежуточными хозяевами единственного биогельминта среди нематод рыжей полёвки *M. muris* служат жуки рода *Geotrupes* и многоножки родов *Chromatoiulus*, *Groteris*, поедая которых грызун заражается паразитом (Определитель..., 1979).

В сообществах гельминтов отдельных половозрастных групп популяции рыжей полёвки состав и степень доминирования фоновых (доминанты и субдоминанты) видов изменяется, причем во всех группах доминантами являются геонематоды *H. mixtum* и *H. polygyrus* (рисунок).



Доминантные и субдоминантные виды гельминтов разных половозрастных групп рыжей полёвки (индекс Ковнацкого)

Из 19 видов гельминтов, обнаруженных у рыжей полёвки, 10 встречаются у всех половозрастных групп грызуна. Из них для 9 видов паразитов наблюдается тенденция увеличения показателей инвазии с возрастом хозяина (см. табл. 1).

У половозрелых самцов при наличии тех же паразитов, что и у молодых, зараженность ими значительно выше. Так, статистически достоверно увеличение показателей инвазии отмечено для цестоды *P. omphalodes*, нематод *C. annulosa*, *H. polygyrus*, *T. muris* (табл. 2). У самок рыжей полёвки возрастные отличия гельминтофауны более выражены. Значимые отличия показателей заражения зарегистрированы для цестоды *H. diminuta*, нематод *C. annulosa*, *H. mixtum*, *H. polygyrus*, *M. muris*, *T. muris*, скребня *M. moniliformis*.

Таблица 2

Достоверность разности показателей заражения (ЭИ, ИО) гельминтами разных половозрастных групп рыжей полёвки

Пол/возраст	♂♂ Sad	♀♀ Sad	♂♂ Ad	♀♀ Ad
<i>H. diminuta</i>				
♂♂ Sad		0.53(1.21)	1.34(0.56)	1.02(0.71)
♀♀ Sad	0.56(0)		1.80(1.24)	1.46(2.14)*
♂♂ Ad	2.75**(1.96)*	2.11*(1.26)		0.26(1.49)
♀♀ Ad	1.31(1.41)	0.72(1.41)	1.35(1.57)	
<i>P. omphalodes</i>				
<i>T. muris</i>				
♂♂ Sad		0.31(0)	2.53*(1.67)	2.63**(1.67)
♀♀ Sad	0.66(0.53)		2.79**(1.67)	2.86**(1.67)
♂♂ Ad	1.02(1.50)	1.63(0.71)		0.26(0)
♀♀ Ad	3.36*** (2.34)*	3.83*** (2.58)**	1.60(1.17)	
<i>H. mixtum</i>				
<i>H. polygyrus</i>				
♂♂ Sad		0.82(0.94)	1.31(3.42)***	2.62**(3.46)***
♀♀ Sad	0.82(0.94)		2.09*(1.86)	3.36*** (2.83)**
♂♂ Ad	1.31(3.42)***	2.09*(1.86)		1.29(1.81)
♀♀ Ad	2.62** (3.46)***	3.36*** (2.83)**	2.47*(2.06)*	
<i>C. annulosa</i>				
<i>M. muris</i>				
♂♂ Sad		–	0.09(1.44)	2.63** (2.23)*
♀♀ Sad	0.16(0.9)		–	–
♂♂ Ad	0.46(0.13)	0.29(1.30)		2.55*(1.34)
♀♀ Ad	3.45*** (2.74)**	3.30*** (2.92)**	3.09** (2.73)**	
<i>M. moniliformis</i>				

Примечание. Экстенсивность инвазии (ЭИ, %), в скобках – индекс обилия гельминтов (ИО, экз.); * – достоверные различия при $P < 0.05$, ** – при $P < 0.01$, *** – при $P < 0.001$.

Различия в показателях заражения разных половозрастных групп популяции рыжей полёвки остальными видами гельминтов относительны.

Анализ сообществ гельминтов рыжей полёвки разного пола показал, что в группе неполовозрелых животных статистически достоверных различий в показателях заражения самцов и самок грызуна не обнаружено. Самцы заражены относительно сильнее самок цестодой *H. diminuta*, нематодами *H. mixtum*, *H. polygyrus*,

ВЛИЯНИЕ ПОЛА И ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВА

T. muris, *S. montana*. Зараженность молодых самок цестодами *P. omphalodes*, *C. cricetorum* и скребнем *M. moniliformis* относительно выше, чем самцов (см. табл. 1).

Значимые отличия в показателях заражения зарегистрированы между взрослыми самками и самцами для нематод *C. annulosa*, *M. muris* и скребня *M. moniliformis* (см. табл. 2). Зараженность самок этими паразитами выше.

Неравномерное распределение гельминтов между разными половозрастными группами в популяции рыжей полёвки связано с особенностями биологии хозяина. Различия в показателях заражения гельминтами микромаммалий разного пола обусловлены, во-первых, разной интенсивностью потребления отдельных пищевых объектов самцами и самками животных, во-вторых, особенностями их образа жизни. Большая подвижность и широкий спектр питания самцов грызуна повышает вероятность заражения их теми или иными паразитами. Самки животных в период выкармливания потомства территориально ограничены гнездом, что снижает вероятность их контакта с инвазионным началом. Кроме того, их спектр питания значительно сокращается, а доля отдельных (наиболее доступных в этот период) пищевых объектов возрастает, что обуславливает высокие показатели заражения самок отдельными видами паразитов.

Анализ зараженности гельминтами разных половозрастных групп популяции рыжей полёвки показал, что наибольшее видовое разнообразие сообщества гельминтов обнаружено у взрослых особей рыжей полёвки: у самок $H' = 1.765$, у самцов $H' = 1.762$. Менее разнообразно сообщество паразитов молодых самцов ($H' = 1.587$). Минимальным видовым разнообразием обладает сообщество гельминтов молодых самок ($H' = 1.242$). Различия в показателях индекса видового разнообразия Шеннона сообществ гельминтов разных половозрастных групп статистически достоверны (при $P < 0.001$). Исключение составляют отличия сообществ паразитов взрослых самцов и самок, которые недостоверны.

Сравнение гельминтофауны разных половозрастных групп грызуна показало, что наиболее сходны как по индексу Жаккара (качественные данные), так и по индексу Серенсена (количественные данные) сообщества паразитов молодых самцов и самок рыжей полёвки ($C_j = 0.91$, $C_N = 0.93$), только по индексу Серенсена – сообществу гельминтов взрослых самцов и самок грызуна ($C_N = 0.90$). Менее подобны сообществу паразитов молодых и взрослых самцов ($C_j = 0.73$, $C_N = 0.56$), молодых самцов и взрослых самок ($C_j = 0.70$, $C_N = 0.48$). Незначительное сходство отмечено для сообществ гельминтов молодых и взрослых самок ($C_j = 0.63$, $C_N = 0.44$) и, по индексу Жаккара, молодых самцов и взрослых самок ($C_j = 0.63$).

Следует отметить существенные отличия в относительном обилии гельминтов у разных половозрастных групп популяции грызуна. Наибольшую паразитарную нагрузку в популяции рыжей полёвки несут половозрелые животные, и в первую очередь самки (табл. 3). Несколько меньше сум-

Таблица 3
Индекс обилия разных систематических групп
гельминтов рыжей полёвки

Систематическая группа	Sad		Ad	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Trematoda	–	–	1.62	0.03
Cestoda	0.61	0.48	1.55	1.02
Nematoda	5.41	5.60	13.80	20.0
Acanthocephala	0.09	0.03	0.10	1.20
Всего	6.11	6.11	17.07	22.25

марный индекс обилия всех систематических групп паразитов у взрослых самцов. Минимальный индекс обилия зарегистрирован у молодых самцов и самок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что особи разных половозрастных групп в популяции рыжей полёвки заражены неравномерно. С возрастом сообщество гельминтов грызуна (и у самцов, и у самок) расширяется как качественно, так и количественно. Увеличивается общее число видов гельминтов, и возрастают показатели заражения общими видами паразитов. Этот факт обусловлен изменениями в образе жизни и питании грызуна с возрастом. Большая зараженность половозрелых особей рыжей полёвки объясняется, во-первых, усилением потребления пищи животными с возрастом и увеличением средних размеров добычи, что повышает вероятность однократного массового заражения гельминтами; во-вторых, аккумуляцией паразитов в организме хозяина от более ранних инвазий. Кроме того, увеличивается площадь обитания половозрелых особей рыжей полёвки и, соответственно, повышается вероятность контакта микромаммалий с инвазионным началом паразитов.

Для самцов характерно достоверное увеличение показателей заражения для четырех видов гельминтов (по сравнению с молодыми животными); для взрослых самок – для пяти видов паразитов, только с ювенильными самками – для цестоды *H. diminuta*; с молодыми самцами – для нематоды *M. muris*.

Сходство состава гельминтов полёвок разного пола определяется перекрытием топического и трофического компонентов экологической ниши самцов и самок грызуна.

Различия в видовом составе гельминтов самцов и самок рыжей полёвки несущественны и обусловлены появлением у грызунов редких и единичных паразитов.

Статистически достоверных различий в показателях заражения неполовозрелых самцов и самок грызуна не обнаружено.

Значимые отличия в показателях заражения зарегистрированы между взрослыми самками и самцами для нематод *C. annulosa*, *M. muris* и скребня *M. moniliformis*. Зараженность самок этими паразитами выше.

Судя по относительному обилию гельминтов у разных половозрастных групп животного, наибольшую паразитарную нагрузку в популяции рыжей полёвки несут взрослые грызуны.

Неравномерное распределение гельминтов между разными половозрастными группами популяции рыжей полёвки можно рассматривать как один из механизмов устойчивости паразитарных систем на популяционном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск : Изд-во Карел. НЦ РАН, 2007. 145 с.
- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. 63 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87.
- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М. : Наука, 1977. 355 с.
- Башенина Н. В. Онтогенез // Европейская рыжая полёвка. М. : Наука, 1981. С. 211 – 227.

ВЛИЯНИЕ ПОЛА И ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВА

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

Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Беспятова Л. А., Аниканова В. С. Анализ паразитофауны разных половозрастных групп рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schr.) // Биология-наука XXI века : сб. тез. 6-й школы-конф. мол. ученых. Тула : Изд-во Тульск. гос. пед. ун-та, 2002. Т. 2. С. 27.

Васильев В. В. Паразитофауна грызунов и насекомых из окрестностей Ленинграда // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. 1949. Т. 101, вып. 19. С. 73 – 81.

Догель В. А. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1948. Т. 3. С. 31 – 39.

Завалева Д. Д. Зависимость гельминтофауны мышевидных грызунов Крыма от экологических факторов // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1977. № 4. С. 50 – 53.

Завалева Д. Д., Таран Г. И. К изучению гельминтофауны обыкновенной полевки Крыма // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1977. № 12. С. 50 – 52.

Ивашкин В. М., Контримавичус В. Н., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М. : Наука, 1971. 123 с.

Исаев С. Н. Стробиоцеркоз мышевидных грызунов рекреационных и охранных зон лесных ландшафтов // Вопросы ветеринарии в охотничьем хозяйстве / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1984. С. 56 – 60.

Кириенблат Я. Д. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов. Л. : Изд-во ЛГУ, 1938. 92 с.

Кириенблат Я. Д. О возрастных и сезонных изменениях паразитофауны грызунов // Природа. 1951. № 5. С. 69 – 71.

Марков Г. С. Различия в паразитофауне животных в зависимости от их пола // Успехи совр. биологии. 1951. Т. 31, вып. 1. С. 123 – 143.

Меркушева И. В. Гельминтологический статус мышевидных грызунов в зоне мелиоративных работ Белорусского Полесья // Паразиты животных и растений Белорусского Полесья. Минск : Наука и техника, 1972. С. 45 – 105.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 182 с.

Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Цестоды и трематоды. М. : Наука, 1978. 232 с.

Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы. М. : Наука, 1979. 270 с.

Семенова Н. Н. Экологический анализ гельминтофауны грызунов северной части Нижнего Поволжья // Паразитические животные Волгоградской области. Волгоград : Изд-во Волгогр. гос. пед. ин-та, 1969. С. 121 – 136.

Семенова Н. Н. Влияние некоторых экологических факторов на формирование гельминтофауны грызунов // Материалы науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М. : Изд-во АН СССР, 1975. Вып. 27. С. 126 – 134.

Соснина Е. Ф. Паразиты сони-полчка в Кавказском гос. заповеднике // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. 1949. Т. 101, вып. 19. С. 128 – 144.

Спасский А. А. Аноплоцефалы – ленточные гельминты домашних и диких животных. Т. 1. Основы цестодологии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. 735 с.

Шарпило В. П., Искова Н. И. Фауна Украины. Т. 34, вып. 3. Трематоды. Плагиорхиаты (Plagiorchiata). Киев : Наукова думка, 1989. 280 с.

УДК 574.583+581.526.3

ФОНОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СРЕДЫ И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ЭКОСИСТЕМАХ С ГИДРОФИТАМИ

С. А. Курбатова, Н. А. Лаптева, И. Ю. Ершов, Е. В. Борисовская

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

Поступила в редакцию 04.01.10 г.

Фоновые характеристики среды и динамика планктонных сообществ в экосистемах с гидрофитами. – Курбатова С. А., Лаптева Н. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. – Установлены сезонные изменения гидрохимических показателей среды, структурных и функциональных характеристик бактерий, фито- и зоопланктона в экспериментальных экосистемах с гидрофитами. Наиболее значимые изменения численности бактерий и их активности, а также первичной продукции фитопланктона происходили в период с середины июля до середины августа. Структура зоопланктонного сообщества и динамика его отдельных компонентов определялись развитием пищевой базы и особенностями пространства, зависящими от вида растения и его экоморфы.

Ключевые слова: гидрофиты, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, бактерии, фитопланктон, зоопланктон, структура сообществ.

Background environmental parameters and planktonic community dynamics in ecosystems with hydrophytes. – Kurbatova S. A., Lapteva N. A., Yershov I. Yu., and Borisovskaya E. V. – Seasonal changes of the hydrochemical indicators of the environment, the structural and functional characteristics of bacteria, phytoplankton and zooplankton in several experimental ecosystems with hydrophytes were established. The most significant changes in the numbers of bacteria, their activity, and the primary phytoplankton production occurred from mid-July to mid-August. The zooplankton community structure and the dynamics of its separate components were judged by the food base development and features of space depending on the species of a plant and its ecomorph.

Key words: hydrophytes, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, bacteria, phytoplankton, zooplankton, community structure.

ВВЕДЕНИЕ

Разрастаясь в большом количестве, особенно на мелководье, водные растения могут оказывать значительное влияние на другие звенья экосистемы. В фитоценозах формируется своеобразная среда для планктона, отличная от таковой на открытых участках. В зоне зарослей происходят изменения гидродинамики и степени взмучивания осадков, меняется круговорот минеральных и биогенных веществ (Mjelde, Faafeng, 1997; Strand, Weisner, 2001), и, как следствие, трофические связи между бактериями, фито- и зоопланктоном имеют свои особенности; возможно аллелопатическое действие на водоросли (Kurner, Nicklisch, 2002; Mulderij et al., 2006) и зоопланктона (Pennak, 1973), а в случае присутствия в фитоценозах хищных растений рода *Utricularia* происходит «выедание» зоопланктона.

Исследований, направленных на изучение средообразующей функции высших водных растений, крайне мало. В природных условиях из множества разнообразных факторов, действующих на планктон, трудно вычленить влияние именно того «микrokлимата», который создается в фитоценозах. Одно из решений этой проблемы – в постановке опытов с использованием экспериментальных экосистем-микрoкосмов, являющихся промежуточным звеном в методологической цепочке между натурными наблюдениями и одновидовыми биотестами (Crossland et al., 1993).

Особый интерес представляют погруженные, не укореняющиеся растения, все процессы жизнедеятельности которых проходят в водной толще. К их числу относятся такие широкоареальные виды, как *Ceratophyllum demersum* Linnaeus, 1753 и *Utricularia vulgaris* Linnaeus, 1753. Эти гидрофиты имеют схожую пространственную организацию, но различаются по способу получения питательных веществ.

Цель работы – определить влияние *C. demersum* и *U. vulgaris* на некоторые гидрохимические и биологические параметры среды и выявить особенности формирования и развития планктонных сообществ в этих условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Микрoкосмы создавали в полевых условиях в квадратных лотках со сторонами 1 м, которые для предотвращения резких суточных колебаний температур помещали в бетонный бассейн, заполненный водой. Заливали отфильтрованную через газ № 76 речную воду до уровня 0.3 м. Из одной ёмкости, с предварительно отловленными из прудов и сконцентрированными организмами, в лотки заселяли зоопланктон. Создавали микрoкосмы смешанного типа MFC (mixed flask culture) (Lefler, 1984) – искусственные экосистемы, изначально содержащие все организмы, которые имеются в природном водоёме; и их количество и состав определяется случаем, а не экспериментатором.

В опыте использовали две экоморфы *U. vulgaris*. Растения были взяты из разных местообитаний. Пузырчатка из старицы р. Которосль имела листья до 4 – 4.5 см и побеги 40 – 70 см (крупная форма). Другая, из заболоченного пруда, имела очень короткие побеги от 1.5 до 5 см, листья в основном менее 1.5 см. Лишь отдельные веточки достигали длины 15 – 25 см с листьями до 2.5 см (мелкая форма).

Растения размещали таким образом, чтобы было покрыто 2/3 площади поверхности: *C. demersum* и крупной *U. vulgaris* по 300 г на лоток (1 г сырой массы/л), мелкой *U. vulgaris* – 135 г (0.45 г/л). Растения погружали в лотки после недельной адаптации зоопланктона к условиям эксперимента. В контрольных микрoкосмах гидрофитов не было. Варианты опыта имели 3 или 4 повторности. Поверхность лотков на 1/3 закрывали тканью для создания тени и предотвращения чрезмерной инсоляции гидрофитов, обитающих в природе, как правило, под ряской или в тени воздушно-водных растений. Наблюдения вели 13 недель (19.06.07 – 18.09.07).

Ежедневно регистрировали показатели температуры, pH, содержания O₂. Ежедневно отбирали пробы зоопланктона и бактерий и определяли концентрации основных катионов (Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺), гидрокарбонатов, общую электропроводность, БПК₅, содержание хлорофилла *a* в воде, первичную продукцию, де-

струкцию и темновую ассимиляцию углекислоты гетеротрофными бактериями. Один раз в месяц фиксировали по 50 ловчих пузырьков из каждого микрокосма с *Utricularia* для дальнейшего изучения их содержимого.

Состояние гидрофитов оценивали по уровню потери катионов в дистиллированной воде. Концентрации катионов определяли с помощью пламенного фотометра ПФМ-1 и атомно-абсорбционного спектрофотометра ААС-1.

Численность бактерий и их размер определяли методом прямого счета на фильтрах с использованием эпифлюоресцентной микроскопии. Первичную продукцию и деструкцию органического вещества изучали по изменению кислорода в склянках, гетеротрофную ассимиляцию углерода – радиоуглеродным методом, по ее величинам рассчитывали бактериальную продукцию (Кузнецов, Дубинина, 1989).

Содержание хлорофилла *a* определяли спектрофотометрическим методом (Определение..., 1982).

Пробы зоопланктона фиксировали в 4%-ном формалине и обрабатывали общепринятыми гидробиологическими методами (Методические..., 1982).

Связь между определяемыми параметрами оценивали с помощью коэффициента линейной корреляции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Потери Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Mg^{2+} растениями за вегетационный сезон не претерпевали значительных изменений. Происходило постепенное небольшое увеличение величин потерь всех катионов к концу опыта. Эти данные свидетельствуют о стабильном физиологическом состоянии растений в течение эксперимента.

Температура воды в опыте менялась в пределах от 15 до 23°C, в сентябре происходило ее снижение до 9°C (рис. 1, *a*).

В результате активного фотосинтеза роголистника увеличивалось содержание O_2 в воде и значения рН смещались в щелочную сторону (рис. 1, *б, в*). Общая минерализация, рассчитанная по электропроводности, в микрокосмах с роголистником была близка к контрольной и в среднем за сезон составила 106.3 мг/л (в контроле 107.0 мг/л). При выбранных для эксперимента плотностях посадки растений сезонный ход изменений концентраций всех основных катионов не отличался значительно от наблюдаемых в контроле значений.

Концентрация в воде минерального углерода (гидрокарбонатов) была максимальной в первую неделю опыта и составила 35 мг/л в контроле и 30 – 33 мг/л в экосистемах с гидрофитами. Затем происходило постепенное ее снижение до 23 мг/л в контроле и до 19 мг/л с *Ceratophyllum*. Количество гидрокарбонатов в экосистемах с роголистником было ниже контрольного весь период наблюдений, что свидетельствует об активном их потреблении растениями.

В экосистемах с пузырчаткой динамика содержания O_2 и показателя рН не отличалась значительно от контроля (см. рис. 1, *б, в*). Небольшое подкисление среды наблюдали в экосистемах с мелкой формой (рис. 1, *з*).

Общая минерализация превышала контрольные параметры, начиная с середины июля и до конца опыта, составляя в среднем за весь период наблюдений 111.3 мг/л с крупной пузырчаткой и 113.3 мг/л с мелкой.

Отмечены изменения концентраций K^+ и Ca^{2+} в воде с *U. vulgaris*. До начала августа концентрация K^+ была выше контрольной, а с конца августа – ниже. Вероятно, особенности в динамике K^+ в воде с пузырчаткой связаны с ее способностью к хищничеству. K^+ в растительных клетках выступает как кофактор ферментных реакций, и с его участием осуществляются процессы движения отдельных органов и органелл (Зитте и др., 2008). Возможно, снижение K^+ в среде в конце лета объясняется усилением поглощения его пузырчаткой в связи с более активным, чем в начале лета, ее хищным питанием, что подтверждается анализом содержимого ловушек.

Концентрация Ca^{2+} в микрокосмах с пузырчаткой обеих форм, начиная с конца июля, превышала контрольную. Увеличение Ca^{2+} в среде могло быть связано с изменениями в физиологии растений в связи с образованием в августе на вершинах побегов зимующих почек. Известно, что Ca^{2+} – существенный структурный компонент клеток (Зитте и др., 2008). При формировании зимующих почек активный апикальный рост прекращается, а базальная часть постепенно отмирает. В этот период, очевидно, поглощение Ca^{2+} растениями из воды существенно снижается, кроме того, происходит высвобождение Ca^{2+} из разрушающихся клеток. Установление точных причин колебаний концентраций K^+ и Ca^{2+} в воде с *U. vulgaris* требует специальных исследований.

Содержание гидрокарбонатов в экосистемах с пузырчаткой обеих форм в период максимального прогрева воды (июль – середина августа) было, как правило, выше контрольного. Возможно, слабое подкисление воды, более высокие концен-

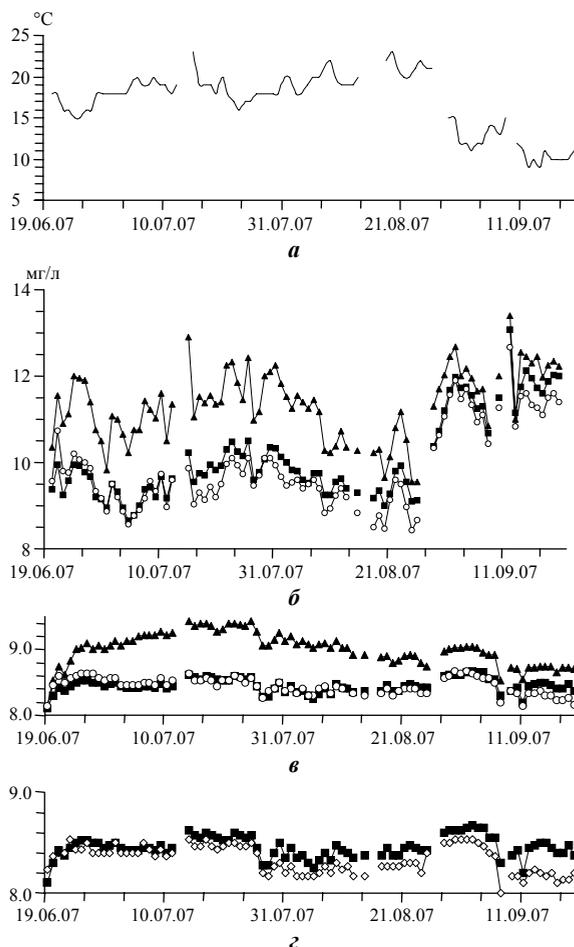


Рис. 1. Фоновые характеристики среды в микрокосмах: а – температура, б – содержание O_2 , в, г – pH; ■ – без растений, ○ – с крупной формой *U. vulgaris*, ▲ – с *C. demersum*, ◇ – с мелкой формой *U. vulgaris*

трации гидрокарбонатов и Ca^{2+} в фитоценозах *Utricularia* связаны с изменением баланса карбонатной системы в результате того, что для своего фотосинтеза пузырчатка использует только растворенный CO_2 , а не HCO_3^- (Adames, 1997).

Биохимическое потребление кислорода (БПК₅) наименьшим колебаниям подвергалось в экосистемах с роголистником, где значения этого показателя в течение всей активной вегетации изменялись от 1.7 мг до 2.5 мг $\text{O}_2/\text{л}$ (среднее 2.1 мг $\text{O}_2/\text{л}$), что косвенно свидетельствует о стабильном выделении растениями легкоусвояемого органического вещества (ЛОВ). В микрокосмах с мелкой формой пузырчатки наибольшее БПК₅ отмечали после первой декады июля до середины августа (сезонные изменения 1.1 – 2.7 мг $\text{O}_2/\text{л}$, среднее 1.9 мг $\text{O}_2/\text{л}$), с крупной *Utricularia* – вторую и третью недели августа (0.7 – 2.7 мг $\text{O}_2/\text{л}$, среднее 1.8 мг $\text{O}_2/\text{л}$). В контроле в отсутствие гидрофитов с конца июля до середины августа наблюдали спад БПК₅. Средняя величина составила 2.1 мг $\text{O}_2/\text{л}$, изменения 1.1 – 2.9 мг $\text{O}_2/\text{л}$.

Среднее за опыт содержание хлорофилла *a* было близко во всех микрокосмах. В контроле и с роголистником оно составило 1.71 мкг/л, с пузырчаткой – 1.98 мкг/л. Превышение контрольных значений регистрировали в лотках с роголистником в период с 24.07 по 21.08. Очевидно, это связано со сменой доминирующих форм водорослей в экосистемах с роголистником. Известно, что *C. demersum* может проявлять альгицидный эффект по отношению к некоторым видам водорослей (Jasser, 1995). Содержание хлорофилла *a* в контроле напрямую зависело от концентраций гидрокарбонатов, Mg^{2+} и Ca^{2+} и находилось в обратной связи с K^+ , численностью зоопланктона (табл. 1) и его отдельных групп. В микрокосмах с гидрофитами достоверной корреляции концентрации хлорофилла с рассматриваемыми параметрами не было (табл. 1, 2).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции основных параметров
в контрольных экспериментальных экосистемах и с роголистником

Параметр	Д	П	Хл	ОЧБ	ЧЗП	Na	К	Ca	Mg	С
Контроль										
Д		0.69	0.35	0.19	-0.23	0.22	-0.10	0.23	0.44	0.45
П	0.09		-0.09	0.36	0.19	-0.13	0.02	-0.14	-0.09	-0.19
Хл	0.02	-0.40		-0.64	-0.89	-0.20	-0.75	0.79	0.80	0.82
ОЧБ	-0.02	0.56	-0.48		0.74	-0.04	0.58	-0.69	-0.69	-0.59
ЧЗП	0.18	0.69	-0.58	0.89		0.01	0.85	-0.79	-0.81	-0.77
Na	0.37	-0.30	-0.21	-0.02	0.07		0.40	0.11	0.39	0.36
К	0.11	0.40	-0.62	0.76	0.75	0.49		-0.72	-0.45	-0.44
Ca	0.15	-0.64	0.42	-0.88	-0.78	0.14	-0.74		0.80	0.85
Mg	0.46	-0.72	0.51	-0.68	-0.58	0.35	-0.42	0.80		0.95
С	0.37	-0.60	0.49	-0.68	-0.63	0.13	-0.60	0.91	0.90	
Роголистник										

Примечание. Д – деструкция органического вещества, П – продукция фитопланктона, Хл – содержание хлорофилла *a* в воде, ОЧБ – общая численность бактерий, ЧЗП – численность зоопланктона, Na – концентрация Na^+ в воде, К – концентрация K^+ в воде, Ca – концентрация Ca^{2+} в воде, Mg – концентрация Mg^{2+} в воде, С – концентрация гидрокарбонатов в воде. Жирным шрифтом выделены значения, достоверные при $p < 0.05$, $N = 9$.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции основных параметров
в экспериментальных экосистемах с крупной и мелкой формой пузырчатки

Параметр	Д	П	Хл	ОЧБ	ЧЗП	Na	К	Ca	Mg	С
Пузырчатка (крупная форма)										
Д		0.70	-0.46	0.33	0.01	0.54	0.25	0.35	0.41	0.80
П	0.19		-0.30	0.55	0.09	-0.08	0.26	-0.30	-0.17	0.28
Хл	0.11	-0.50		0.16	-0.41	-0.55	-0.26	0.05	0.10	-0.14
ОЧБ	-0.29	-0.16	-0.68		0.01	-0.24	0.16	-0.10	-0.34	0.26
ЧЗП	0.56	0.19	-0.56	0.37		0.04	0.39	-0.60	-0.49	-0.37
Na	0.52	0.55	-0.59	0.07	0.58		0.50	0.56	0.63	0.51
К	-0.34	0.19	-0.62	0.30	0.22	0.57		-0.27	0.03	-0.13
Ca	0.64	0.67	0.03	-0.51	0.28	0.44	-0.16		0.79	0.79
Mg	0.65	0.38	-0.02	-0.35	0.66	0.29	-0.18	0.75		0.69
С	0.23	0.52	-0.06	-0.19	0.30	0.14	-0.02	0.76	0.70	
Пузырчатка (мелкая форма)										

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения, достоверные при $p < 0.05$, $N = 9$. Условные обозначения см. табл. 1.

Первичная продукция фитопланктона с конца июня до конца июля в контроле колебалась в пределах 0.4 – 0.6 мг O_2 /л·сут (рис. 2). Менее активно в этот период фотосинтез фитопланктона протекал в экосистемах с крупной пузырчаткой – 0.3 – 0.4 мг O_2 /л·сут. В фитоценозах роголистника и мелкой пузырчатки он изменялся в более широких пределах 0.1 – 0.8 мг O_2 /л·сут. В первой декаде августа во всех микрокосмах регистрировали пик фотосинтеза фитопланктона. В контроле и с крупной пузырчаткой его величина составила 1.4 мг O_2 /л·сут, с роголистником – 1.2 мг O_2 /л·сут.

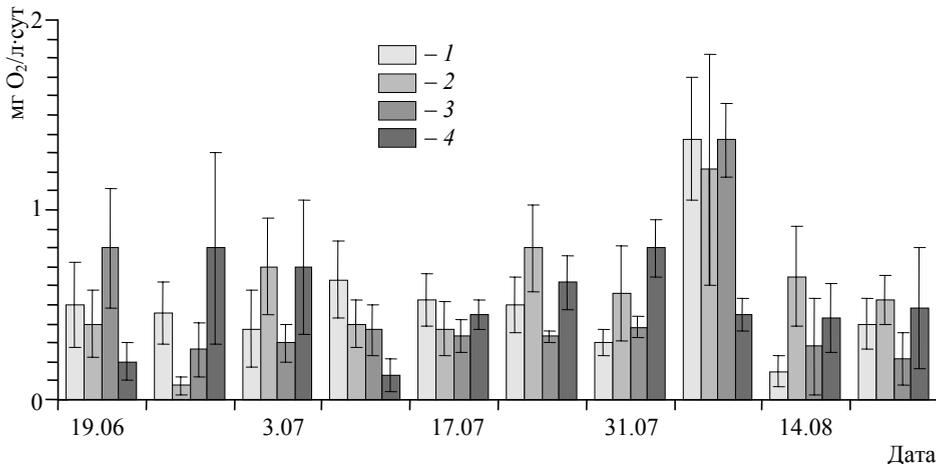


Рис. 2. Продукция фитопланктона в микрокосмах: 1 – без растений, 2 – с *C. demersum*, 3 – с крупной формой *U. vulgaris*, 4 – с мелкой формой *U. vulgaris*. Доверительные интервалы для $P = 0.95$

В экосистемах с мелкой пузырьчаткой подъем первичной продукции отмечали раньше (в конце июля) и он не был таким значительным (0.8 мг O₂/л·сут). Различия между вариантами в большинстве случаев были недостоверны (см. рис. 2). В эксперименте не выявлено ингибирующего действия гидрофитов на продукцию фитопланктона. Средняя за опыт первичная продукция фитопланктона была одинаковой во всех вариантах (0.5 мг O₂/л·сут).

Кривая динамики численности бактериопланктона носила пилообразный характер. Для экосистем с растениями были характерны более резко выраженные скачки численности (рис. 3). В период с конца июля до середины августа численность бактерий в лотках с гидрофитами достигала 3 – 5.3 млн кл. / мл и с роголистником превышала контроль в 1.6 раз, с крупной формой пузырьчатки – в 1.4 раза, с мелкой пузырьчаткой – в 2.3 раз. В контроле была выявлена высокая степень корреляции общей численности бактерий с численностью зоопланктона и обратная с концентрациями Ca²⁺ и Mg²⁺ (см. табл. 1). В фитоценозах роголистника эти связи сохранились, с крупной пузырьчаткой достоверных линейных связей численности бактерий с другими исследуемыми параметрами не выявлено (см. табл. 2), а с мелкой *Utricularia* установлены прямые связи с численностью Copepoda ($r = 0.83$) и Rotatoria ($r = 0.86$). Биомасса бактерий достигала в вариантах с растениями 0.15 – 0.22 мг/л, в контроле 0.09 мг/л.

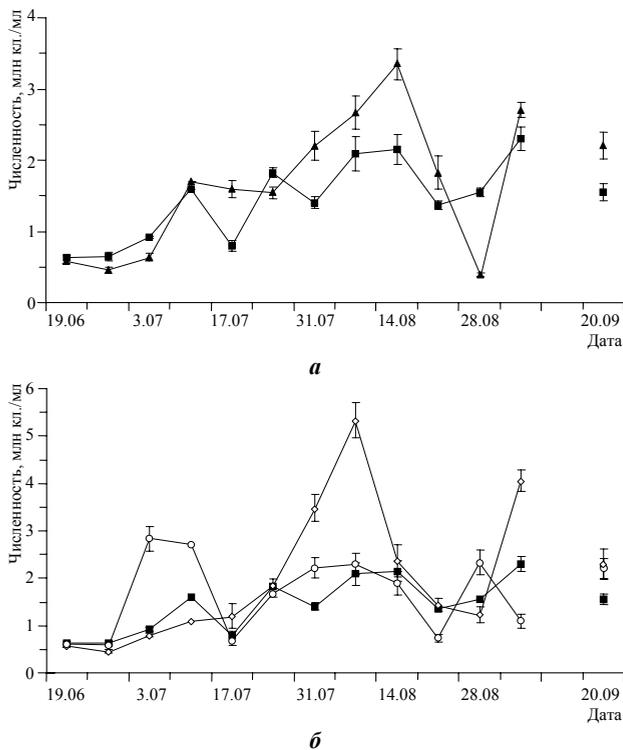


Рис. 3. Численность бактерий в воде микрокосмов: *а* – в контроле и с роголистником, *б* – в контроле и с пузырьчаткой; ■ – без растений, ▲ – с *C. demersum*, ○ – с крупной формой *U. vulgaris*, ◇ – с мелкой формой *U. vulgaris*

скачки численности (рис. 3). В период с конца июля до середины августа численность бактерий в лотках с гидрофитами достигала 3 – 5.3 млн кл. / мл и с роголистником превышала контроль в 1.6 раз, с крупной формой пузырьчатки – в 1.4 раза, с мелкой пузырьчаткой – в 2.3 раз. В контроле была выявлена высокая степень корреляции общей численности бактерий с численностью зоопланктона и обратная с концентрациями Ca²⁺ и Mg²⁺ (см. табл. 1). В фитоценозах роголистника эти связи сохранились, с крупной пузырьчаткой достоверных линейных связей численности бактерий с другими исследуемыми параметрами не выявлено (см. табл. 2), а с мелкой *Utricularia* установлены прямые связи с численностью Copepoda ($r = 0.83$) и Rotatoria ($r = 0.86$). Биомасса бактерий достигала в вариантах с растениями 0.15 – 0.22 мг/л, в контроле 0.09 мг/л.

Темновая ассимиляция углекислоты, показывающая активность гетеротрофных бактерий, была наибольшей в начале опыта во всех вариантах, причем в экосистемах с растениями ее значения были выше, чем в контроле. С гидрофитами в первой декаде августа отмечали второй пик. В последующем активность бактерий возрастала в контроле и снижалась в экосистемах с растениями. В среднем за се-

зон темновая ассимиляция углекислоты в микрокосмах с растениями составляла 3.7 – 4.5 мкг С/л·сут, в контроле – 1.7 мкг С/л·сут. Бактериальная продукция была в среднем 43 – 54 мкг С/л·сут.

Величины деструкции органического вещества значительно варьировали в течение сезона. В контроле в экосистемах с роголистником и крупной пузырчаткой они изменялись от 0.2 до 1.2 мг O_2 /л·сут, с мелкой *U. vulgaris* – от 0.1 до 0.8 мг O_2 /л·сут. Сезонный ход деструкции в микрокосмах с роголистником совпадал с контролем, а уровень деструкции в экосистемах с пузырчаткой обеих форм был ниже. В фитоценозах крупной *U. vulgaris* наиболее высокие пики деструкции по срокам совпадали с таковыми в контроле. Их отмечали в конце июня и первой декаде августа. В среднем за сезон во всех вариантах распада подвергалось около 30% ЛОВ. Эта величина была несколько выше с гидрофитами (30 – 36%), чем в контроле (28%).

Отношение первичной продукции к деструкции органического вещества в период их максимальных величин было равно 1.2 – 1.3, что свидетельствует о сбалансированности этих процессов в экосистемах.

В целом динамика планктонных микроорганизмов в экспериментальных экосистемах с растениями была аналогична наблюдаемой в зоне зарослей водоёмов (Лаптева, Рыбакова, 2007; Марголина, Куклин, 1976).

В пробах зоопланктона было отмечено 24 вида Rotatoria, 19 – Cladocera и 13 – Soropoda.

Численность зоопланктона в микрокосмах с роголистником превышала контрольную весь период активной вегетации – до конца августа. Общая биомасса зоопланктона была сопоставима с контрольными значениями. С конца августа биомасса ракообразных снижалась.

В экосистемах с *U. vulgaris* численность (рис. 4, а) и биомасса зоопланктона были ниже контрольных.

В присутствии растений через месяц от начала эксперимента увеличилась доля коловраток в зоопланктонном сообществе.

Динамика численности доминирующего в контроле рачка *Daphnia longispina* O. F. Müller, 1785 изменялась под влиянием гидрофитов (рис. 4, б). В экосистемах с пузырчаткой в течение первых четырех недель дафния регистрировалась с меньшей, чем в контроле, численностью, а затем отсутствовала в пробах или встречались единичные особи. В микрокосмах с роголистником во второй половине июля в период, когда отмечали превышение в сравнении с контролем содержания хлорофилла в воде, численность дафний была выше контрольной. Коэффициент корреляции между численностью дафний и содержанием хлорофилла в этот период был значительным ($r = 0.72$). В то время как в целом за весь вегетационный сезон связь не прослеживалась ($r = 0.01$).

В фитоценозах с роголистником и крупной формой пузырчатки происходило увеличение численности видов сем. Chydoridae (рис. 4, в).

Зоопланктон микрокосмов с мелкой формой пузырчатки отличался от такового с крупной формой меньшей численностью *D. longispina* и отсутствием увеличения численности рачков сем. Chydoridae.

Снижение численности зоопланктона в микрокосмах с *Utricularia* нельзя объяснить только ее способностью к хищному питанию. Быстрое снижение количества

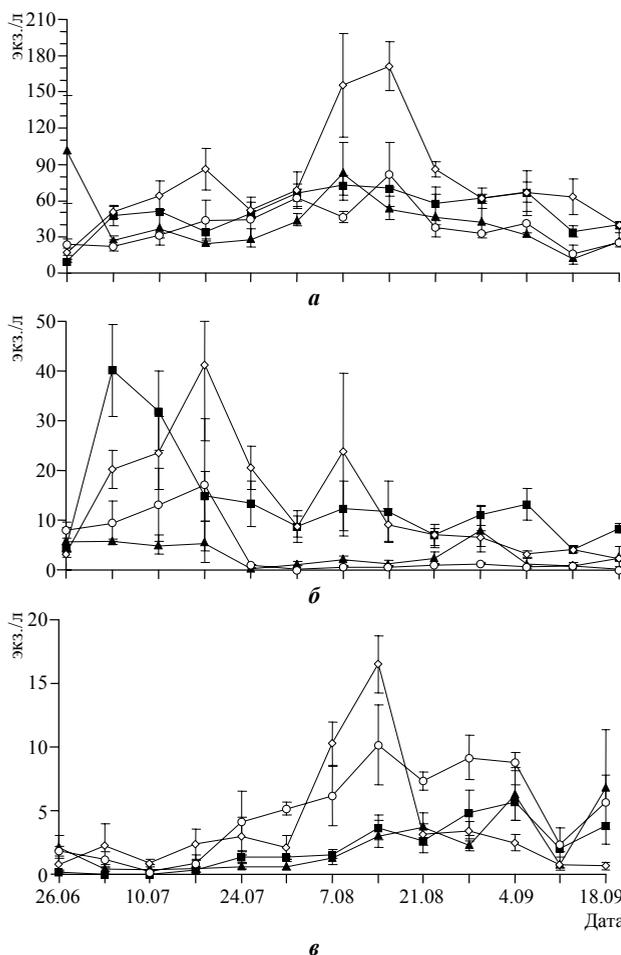


Рис. 4. Численность зоопланктона в микрокосмах: *a* – общая, *б* – *D. longispina*, *в* – рачков сем. Chydoridae; ■ – без растений, ○ – с крупной формой *U. vulgaris*, ▲ – с *C. demersum*, ◇ – с мелкой формой *U. vulgaris*

вывалились в экосистемах с пузырчаткой (см. табл. 1, 2), что говорит об установлении более сложных взаимосвязей в экосистемах.

Проведенный эксперимент показал, что наибольшая активность гидрофитов по продуцированию и выделению в среду ЛОВ и других значимых для развития гидробионтов соединений проявляется в период с середины июля до середины августа. В это время численность и биомасса бактерий, а также их функциональ-

ва *D. longispina* в экспериментальных экосистемах происходило при отсутствии дафний в ловушках пузырчатки. Одновременно, несмотря на активное изъятие хидорид при хищном питании растений, их численность в зоопланктоне была более высокой, чем в контроле. Увеличение плотности потенциальных жертв в среде с пузырчаткой, лишенной возможности хищничать (с удаленными ловчими пузырьками), отмечали другие исследователи (Harms, 2002).

Индекс видового разнообразия зоопланктона, рассчитанный по численности, был выше в экосистемах с гидрофитами. В присутствии хищной *Utricularia* его значения были больше.

Прямые корреляционные связи численности зоопланктона с факторами среды и некоторыми показателями бактерий и фитопланктона незначительно изменялись в микрокосмах с роголистником и существенно преобразо-

ные характеристики достигают максимальных за вегетационный сезон величин и значительно превосходят эти показатели в подобных условиях при отсутствии растений.

Между гидрофитами и фитопланктоном, являющимися конкурентами за ресурсы, связь более определенная, эволюционно выработанная и зависит от таксономической принадлежности тех и других. Так, роголистник, подавляя сине-зеленые водоросли (Jasser, 1995), в определенный период дает возможность развиваться другим группам фитопланктона в большем (судя по содержанию хлорофилла *a*), чем в контроле, количестве. Но продукция фитопланктона не достигает контрольных значений. У пузырчатки выявляются различия во взаимодействии с водорослями в зависимости от экоморфы. Продукция фитопланктона в микрокосмах с мелкой *Utricularia* была меньше, чем с крупной, несмотря на более низкую ее плотность в экспериментальных экосистемах.

Динамика зоопланктона во многом определяется развитием пищевой базы. Состав зоопланктонного сообщества зависит от той организации пространства, которая создается гидрофитами (Kuczyńska-Kippen, Nagengast, 2006). В фитоценозах погруженных растений облигатно планктонные виды рачков замещаются факультативно планктонными, обильнее развиваются коловратки. Очевидно, существуют механизмы влияния (подавления или стимулирования) гидрофитов на отдельные виды зоопланктона, как в случае с *Utricularia*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Погруженные водные растения оказывают значительное влияние на функционирование планктонных сообществ. Даже при небольшой плотности гидрофитов в воде экосистем меняется содержание гидрокарбонатов, уровень pH, показатели БПК₅, деструкция органического вещества, численность и биомасса бактерий, количество, состав и разнообразие зоопланктона, перестраиваются и усложняются связи между бактериями, фито- и зоопланктоном. Особенности формирования и развития планктона обнаруживаются как в экосистемах с различными видами растений, так и с разными экоморфами одного вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зитте П., Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В., Брезински А., Кернер К. Ботаника : в 4 т. Т. 2. Физиология растений. М. : Академия, 2008. 496 с.
- Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М. : Наука, 1989. 285 с.
- Лаптева Н. А., Рыбакова И. В. Микроорганизмы и деструкционные процессы в перифитонном сообществе макрофитов и в воде смешанных зарослей // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ : материалы 2-го Байкальского микробиологического симпозиума / Ин-т геогр. им. В. Б. Сочавы СО РАН. Иркутск, 2007. С. 139.
- Марголина Г. Л., Куклин В. В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутренних вод АН СССР.

Вып. 33. Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Борок, 1976. С. 74 – 83.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л. : ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Определение содержания хлорофилла в планктоне пресных водоемов. Киев : Наук. думка, 1982. 52 с.

Adamec L. Mineral nutrition of carnivorous plants: a review // *Bot. Rev.* 1997. Vol. 63. P. 213 – 299.

Crossland N. O., Heimbach F., Hill I. R., Boudou A., Leeuwangh P., Matthiessen P., Persoone G. Summary and recommendations of the European Workshop on Freshwater Field Tests, Potsdam (Germany), June 25 – 26, 1992 // *Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals* / eds I. R. Hill, F. Heimbach, P. Leerwangh, P. Matthiessen. Michigan : Lewis Publishers, 1993. 37 p.

Harms S. The effect of bladderwort (*Utricularia*) predation on microcrustacean prey // *Freshwater Biol.* 2002. Vol. 47, № 9. P. 1608 – 1617.

Jasser I. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions // *Hydrobiologia.* 1995. Vol. 306. P. 21 – 32.

Kuczyńska-Kippen N. M., Nagengast B. The influence of the spatial structure of hydro-macrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities // *Hydrobiologia.* 2006. Vol. 559. P. 203 – 212.

Kurner S., Nicklisch A. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes // *J. Phycology.* 2002. Vol. 38, № 5. P. 862 – 871.

Lefler J. W. The use of self-selected, generic aquatic microcosm for pollution effects assessment // *Concepts in marine pollution measurements* / ed. H. H. White. Maryland : University of Maryland, 1984. P. 139 – 147.

Mjelde M., Faafeng B. *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide rang of phosphorus concentrations and geographical latitude // *Freshwater Biol.* 1997. Vol. 37, № 2. P. 355 – 365.

Mulderij G., Smolders A. J. P., Van Donk E. Allelopathic effect of aquatic macrophyte, *Stratiotes aloides*, on natural phytoplankton // *Freshwater Biol.* 2006. Vol. 51, № 3. P. 554 – 561.

Pennak R. H. Some evidence for aquatic macrophytes as repellents for a limnetic species of *Daphnia* // *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1973. Vol. 58. P. 569 – 576.

Strand J. A., Weisner S. E. B. Dynamics of submerged macrophyte populations in response to biomanipulation // *Freshwater Biol.* 2001. Vol. 46, № 10. P. 1397 – 1408.

УДК 574.91:598.28/29:577

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ (АНАЛИЗ С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕТОДОВ МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ)

Н. В. Лапшин, Л. В. Топчиева, М. В. Матанцева, С. А. Симонов,
И. Е. Малышева, Н. П. Канцерова

Институт биологии Карельского научного центра РАН
Россия, 185610, Петрозаводск, Пушкинская, 11
E-mail: lapsin@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 15.02.11 г.

Особенности экологии мигрирующих воробьиных птиц (анализ с применением методов молекулярной биологии). – Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Малышева И. Е., Канцерова Н. П. – Рассматриваются адаптации пеночек *Phylloscopus* (Aves, Sylviidae), связанные с воспроизведением потомства: соотношение полов, формы брачных отношений, растянутость периода половой активности и др. Установили, что у изучаемых видов птиц в выводках соотношение полов близко к 1:1, но со временем в популяции начинают преобладать самцы. В брачный период часть самцов продолжительное время или весь сезон остаются холостыми. С другой стороны, гнездящиеся особи образуют пары со вторыми самками. Наблюдения в природе и результаты определения отцовства у птенцов в выводках весничек молекулярно-генетическими методами показали, что в парах имеют место случаи «супружеской неверности» и/или насильственная копуляция с чужим самцом, что приводит к появлению экстрапарного потомства. Молекулярно-генетический анализ выявил высокий уровень генетического разнообразия местного населения всех изучаемых пеночек, но для трешотки (*Phylloscopus sibilatrix*) и зелёной пеночки (*Ph. trochiloides*) – новых для региона видов – этот показатель был ниже, чем для теньковки (*Ph. collybita*) и веснички (*Ph. trochilus*) – «аборигенных» видов.

Ключевые слова: пеночки, граница ареала, соотношение полов, репродуктивные отношения, экстрапарное потомство, генетическое разнообразие, Карелия.

Ecological features of migrating passerines (an analysis with molecular biology techniques involved). – Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., and Kanceroва N. P. – Adaptation mechanisms in *Phylloscopus* warblers to habitat conditions regarding their reproduction, namely, the sex ratio, family structure, the duration of sexual activity, etc. were studied. The brood sex ratio was established to be about 1:1 among juveniles, but males begin to predominate with time. In the reproductive period, some males remain unmated for a long time or just over the whole season. On the other hand, nesting males create pairs with second females. Visual observations and the results of family structure analysis by means of molecular-genetic methods have shown that female «adultery» and/or forcible copulations with alien males occur from time to time, which lead to the appearance of extra-pair paternity. PCR analysis revealed a high level of genetic diversity within the local populations of all the *Phylloscopus* warblers species, but the diversity for Wood and Greenish warblers (new species for the region) was lower than that for Chiff-chaffs and Willow warblers (native species for the region).

Key words: *Phylloscopus* warblers, species range boundary, sex ratio, reproductive relationships, extra-pair paternity, genetic diversity, Karelia.

ВЕДЕНИЕ

В природе одни виды сокращают численность и ареал, другие, напротив, возрастают в числе, занимают новые местообитания, расширяя границы ареала. В пе-

риферических популяциях наиболее интенсивно разворачиваются микроэволюционные события, открывающие пути для дальнейшего расселения вида (Ивантер, 2006). Интенсивная лесохозяйственная деятельность на европейском севере России в прошлом столетии привела к омоложению и «обьюжнению» лесов и проникновению новых видов из более южных областей. К ним относятся и многие славковые (Зимин, Лапшин, 1975). В настоящее время из более чем 290 видов птиц Карелии около 41% обитают вблизи границ гнездовых ареалов (Зимин, 2001). Многолетние исследования пеночек свидетельствуют о большом их разнообразии в отношении истории расселения на северо-западе России, численности, демографических особенностей, мест зимовок, дальности и направления миграционных путей, сроков пребывания в гнездовой части ареала и т. д. (Лапшин, 1978, 1983, 1987, 1991, 1998, 2001, 2004; Lapshin, 2000, 2005, 2009 и др.). Трещотка и зелёная пеночка обитают здесь у северного предела распространения, в нестабильных условиях, порой близких к экстремальным.

Механизмы адаптации видов к условиям обитания на периферии ареала, способствующие поддержанию численности и реализации репродуктивного потенциала, до конца не изучены. Наиболее важными среди них – механизмы, связанные с воспроизведением потомства (регуляция соотношения полов, формы брачных отношений, растянутость периода половой активности и др.). Считают, что важными являются также механизмы, связанные с поддержанием внутривидового генетического разнообразия (Левонтин, 1978). Выяснение этих вопросов и являлось главной целью нашего исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по экологии пеночек собран в 1968 – 2009 гг. на о. Селькямарьянсаари (Ладожское оз., 61°46' с. ш. 30°04' в. д.), в юго-западном Прионежье (61°30' с. ш. 34°53' в. д.) и в восточном Приладожье (Ладожский опорный пункт «Маячно» Института биологии КарНЦ РАН, 60°46' с. ш. 32°48' в. д.), в северо-западной Карелии (д. Лувозеро, Муезерский р-н, 64°30' с. ш. 34°53' в. д.). Используются также данные массовых отловов птиц ловушками «рыбачинского» типа в юго-восточном Приладожье (Ладожская орнитологическая станция Биологического научно-исследовательского института СПбГУ (ЛОС), 60°41' с. ш. 32°58' в. д.). Основное внимание уделяли отлову, прижизненному обследованию птиц и их индивидуальному мечению. На пробной площади (25 га) и в ее окрестностях радиусом до 5 км прослеживали судьбу меченых особей, картировали их гнездовые участки, отыскивали гнезда и выводки.

Пол отловленных птиц в брачный период определяли по наличию наседного пятна у самок и форме клоакального выступа у самцов, в другое время – по соотношению длины крыла и хвоста, критерии для которого получены с помощью дискриминантной функции (Лапшин, 1998). Более подробное описание методики исследования содержится в других наших публикациях (Лапшин, 2001, 2004; Lapshin, 2000, 2005, 2009).

В 2005 – 2009 гг. для изучения структуры семей весничек, соотношения полов в выводках и генетической гетерогенности популяции использовали методы моле-

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

кулярно-генетического анализа. У 6-7-дневных птенцов брали по 2 растущих третьестепенных маховых пера, у взрослых особей – кровь (до 10 мкл) из кончика когтя. Когти и удаленные перья полностью регенерировали спустя 2–3 недели. Кроме того, брали содержимое яиц, из которых по каким-либо причинам птенцы не вылупились. Для выяснения соотношения полов у птенцов в разных возрастных группах были проведены абсолютный учет численности взрослых птиц на пробной площади, отлов сеголетов и выяснение половой принадлежности. Молекулярно-генетическое определение пола проводилось посредством амплификации участка гена, кодирующего белок хромогеликазы ДНК (CHD) (Соколов, Высоцкий, 2001; Ellegren, 1996). Для установления структуры семей у весничек использовали видоспецифичные микросателлитные праймеры Phtr1, Phtr2 и Phtr3 (Fridolfsson et al., 1997). Для оценки генетического разнообразия использовали следующие показатели: аллельное разнообразие, наблюдаемую гетерозиготность и ожидаемую гетерозиготность по локусам FhU2 и HrU2, а также средние значения по двум локусам для всех исследуемых параметров. Количество экстрапарного потомства оценивали с помощью программы Probmax (Danzmann, 1997).

Всего исследовано более 1760 гнезд, в гнездовой сезон отловлено и обработано более 2050 взрослых особей и 6200 птенцов. Повторно в районе наблюдений проконтролировано более 1700 взрослых и 1600 молодых птиц после вылета из гнезда. В периоды миграции проанализировано около 5000 взрослых и более 60000 сеголетов. Обработано 324 образца генетического материала. Объем других анализируемых материалов приведен в иллюстрациях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность гнездования птенцов в районе исследований в восточном Приладожье в 1979–2008 гг. по данным абсолютных учетов на пробной площади варьировала в следующих пределах: веснички – 32–176 (89.9 ± 4.5), теньковки – 2–28 (11.0 ± 1.1), трещотки – 0–32 (9.3 ± 1.4) и зелёные пеночки – 4–56 (17.7 ± 1.8) пар/км² (рис. 1).

Пеночки предпочитают полуоткрытые станции: молодые лиственно-хвойные насаждения; леса, затронутые сельскохозяйственной деятельностью; опушки и т. д. В 70–80-е гг. прошлого столетия леса на контролируемой площади в Приладожье, где проводились основные исследования, представляли собой 10–15-летние молодняки, перемежающиеся осветленными «недорубами». Такие местообитания для изучаемых птиц являются *первичными*. К настоящему времени молодняки доросли до стадии жердняков и приспевающих лесов, изреживания их еще не произошло, поэтому они перешли в разряд *второстепенных местообитаний* для многих видов воробьиных птиц.

Показательна многолетняя динамика плотности гнездования веснички в пределах всего гнездового ареала, простирающегося в северной Палеарктике от Ирландии и Великобритании до Чукотки. На зимовку все популяции улетают в экваториальную и Южную Африку (Карри-Линдал, 1984). Согласно Атласу размножающихся птиц Европы (Hegemeijer, Blair, 1997, цит. по: Паевский, 2008) численность весничек в большинстве стран была довольно высокой и стабильной до

1980-х гг. прошлого века. В последующие годы в разных частях Европы данные учетов весничек дают довольно пеструю картину – имеют место существенные локальные снижения численности. В целом в Европе численность веснички, а также трещотки (оба вида – дальние трансконтинентальные мигранты) уменьшилась почти в полтора раза*. Очевидно, что успешное достижение мест зимовок этими птицами в значительной степени обусловлено климатическими факторами и сохранностью благоприятных мест, в том числе, оазисов по пути миграции, где они могут пополнять энергетические резервы. Не следует забывать и то, что Малая Азия и Северная Африка – это регионы, где в последние десятилетия идут войны, сопровождающиеся бомбардировками больших территорий (Палестина, Израиль, а в настоящее время – Ливия) и крупнейшими пожарами (Ирак, Кувейт), следствием чего – разрушение мест, пригодных для остановок мигрирующих птиц. В этой связи теньковка, зимующая севернее в Африке и в Южной Европе, оказывается в более выгодном положении. По данным того же сайта, численность ее в Европе с 1980-х гг. росла примерно такими темпами, какими снижалась у веснички и трещотки. Правда, это не подтверждают данные по северо-западу России, где у теньковки с начала 1970-х гг. отмечали резкие годовые колебания и продолжительные депрессии численности (Лапшин, 2001; Lapshin, 2000).

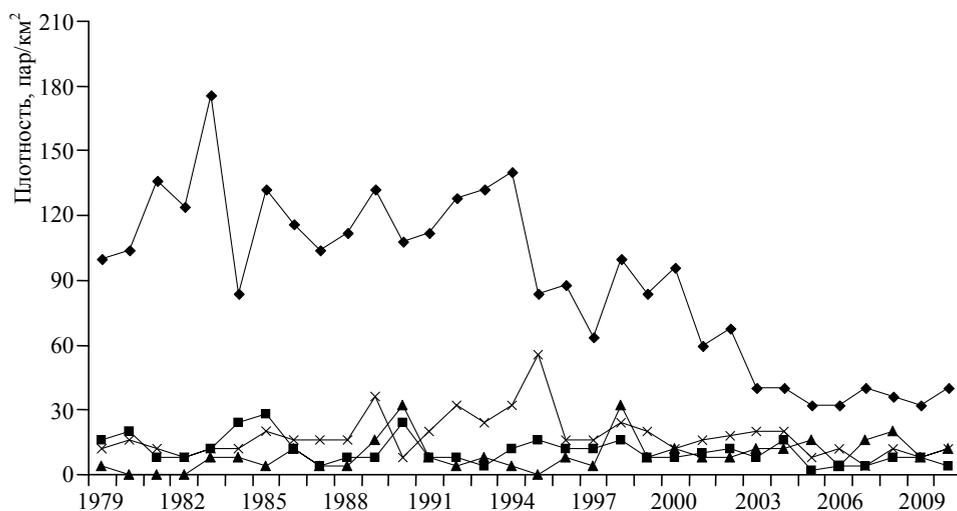


Рис. 1. Плотность гнездования пеночек в южной Карелии в 1979 – 2010 гг.: ◆ – весничка, ■ – теньковка, ▲ – трещотка, × – зелёная пеночка

В контролируемом гнездовом населении во все сезоны имело место заметное преобладание взрослых самцов над самками у всех видов пеночек, но особенно зелёной, и у трещотки, сравнительно недавно проникших на северо-запад России.

* European Bird Census Council. Trends of common birds in Europe. URL: <http://www.ebcc.info> (дата обращения : 25.01.2011).

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

В ходе многолетних наблюдений за индивидуально мечеными особями установлено, что самцы прилетают в нормальные для каждого вида сроки, занимают гнездовые участки и держатся на них продолжительное время, демонстрируя территориальное поведение. Самки появляются гораздо позднее, причем не на всех участках. Таким образом, период до образования пары у отдельных самцов порой растягивался на недели, часто они так и оставались холостыми.

Численное преобладание самцов у этих видов подтверждают и многолетние данные массовых отловов, в частности на ЛОС (рис. 2, табл. 1). Для половозрелых особей в возрасте около года и старше достоверное преобладание самцов характерно для всех изученных видов, причем у сеголеток веснички и теньковки это появляется уже в период послегнездовой дисперсии местных особей (см. табл. 1).

Анализ литературы (Большаков, Кубанцев, 1984; Яблоков, 1987) показал, что половая структура в популяциях животных изменчива и находится под воздействием как эндогенных (генетических и онтогенетических), так и экзогенных (биогеоценотических) факторов. Исследования различными методами полового соотношения в природных популяциях птиц (Ларио-

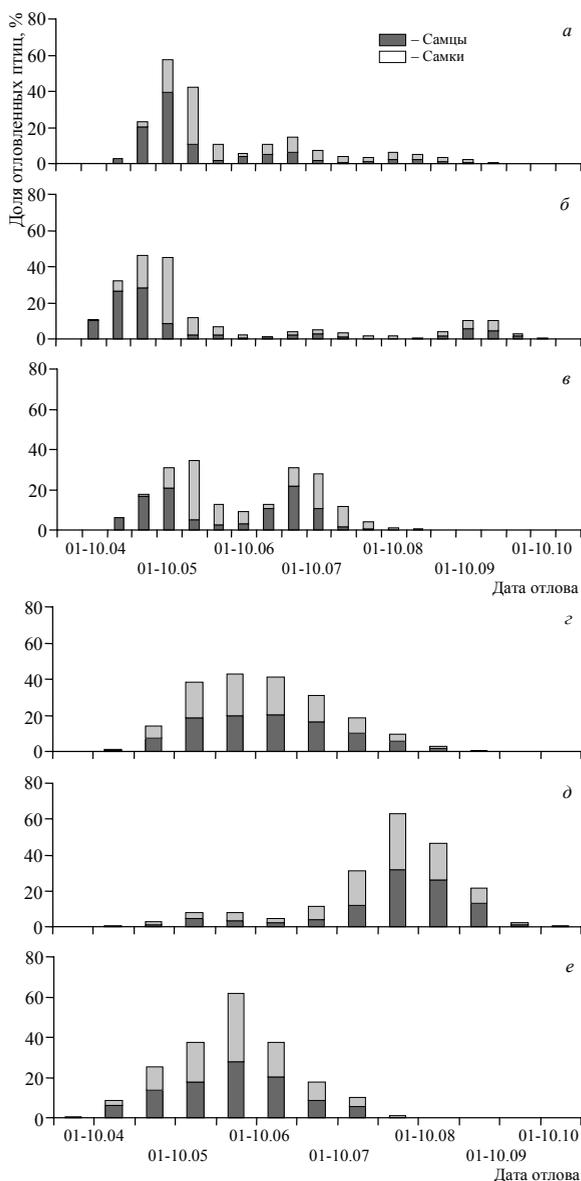


Рис. 2. Динамика отлова и соотношение полов у взрослых и молодых пеночек в юго-восточном Приладжье: *а* – веснички, $n_{\text{♂}} = 9273$, $n_{\text{♀}} = 5385$; *б* – теньковки, $n_{\text{♂}} = 767$, $n_{\text{♀}} = 460$; *в* – трещотки, $n_{\text{♂}} = 977$, $n_{\text{♀}} = 313$; молодые: *з* – веснички, $n_{\text{♂}} = 29776$, $n_{\text{♀}} = 23740$; *д* – теньковки, $n_{\text{♂}} = 3663$, $n_{\text{♀}} = 3009$; *е* – трещотки, $n_{\text{♂}} = 281$, $n_{\text{♀}} = 387$

нов, 1927, цит. по: Паевский, 2008; Лэк, 1957; Чемякин, 1988; Паевский, 1993, 2008; Мауг, 1939, цит. по: Паевский, 2008) свидетельствуют о том, что у птенцов большинства изученных видов чаще всего наблюдается равное соотношение полов. Напротив, у взрослых птиц обычно находят численное преобладание самцов.

Таблица 1

Соотношение полов у пеночек разных возрастных групп в гнездовой области, по данным отловов на Ладужской орнитологической станции

Пол	Период					
	Весна	χ^2	Осень	χ^2	В целом	χ^2
Взрослые пеночки						
Веснички						
Самцы	6871	1236.51	721	0.20	9273	1031.28
Самки	3321		704		5385	
Теньковки						
Самцы	583	74.61	103	7.62	767	76.81
Самки	323		67		460	
Трещотки						
Самцы	506	158.48	341	131.70	977	341.78
Самки	177		100		313	
Молодые пеночки						
	В период дисперсии	χ^2	В период осенней миграции	χ^2	В целом	χ^2
Веснички						
Самцы	13798	134.28	15978	628.08	29776	680.79
Самки	11939		11801		23740	
Теньковки						
Самцы	491	3.26	3172	62.45	3663	64.11
Самки	436		2573		3009	
Трещотки						
Самцы	218	15.40	63	1.80	281	16.82
Самки	308		79		387	

Среди разных гипотез, объясняющих преобладание самцов в популяции, мы рассматривали три: 1) изначальное, еще в выводке, преобладание самцов; 2) высокая, по сравнению с самками, выживаемость самцов в послегнездовой период, во время зимовки и в период сезонных миграций; 3) различия в сроках миграции самцов и самок и обусловленное этим различное влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции, в том числе недолет значительной части особей популяции (прежде всего, самок) до мест гнездования в пограничных частях ареала.

Результаты определения пола птенцов показали, что число самцов и самок в выводках изучаемых видов пеночек одинаковое (Лапшин и др., 2008, 2009; Матанцева и др., 2008). Некоторое преобладание самцов над самками (у веснички, трещотки и теньковки) и самок над самцами (у зелёной пеночки) оказалось недостоверным при сравнении по критерию χ^2 (табл. 2). Наши данные по весничке согласуются с материалами В. Г. Высоцкого и Е. П. Соколова (Высоцкий, Соколов, 1998; Соколов, Высоцкий, 2001). Таким образом, результаты не подтверждают первое предположение – на стадии выводка соотношение полов у пеночек практически равное.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Известно, что у большинства видов животных продолжительность жизни самцов меньше, чем самок (Геодакян, 1974; Геодакян В. А., Геодакян С. В., 1985), хотя это явление не свойственно, по крайней мере, для некоторых диких млекопитающих (Большаков, Кубанцев, 1984). В. А. Паевский (1985, 2008), анализируя литературные источники и многочисленные данные по соотношению полов у воробьиных птиц, полученные методами массового отлова и прижизненной обработки, пришел к выводу, что в естественных популяциях для птиц более характерно преобладание самцов. Причину этого автор видит в больших размерах и большей активности самцов, т. е. в их большей конкурентоспособности по сравнению с самками. Следовательно, во взрослом состоянии самцы должны выживать в большем числе. Кроме того, есть данные о том, что особи гомогаметного пола могут обладать более высокой сопротивляемостью среде (Trivers, Willard, 1973; Clutton-Brock et al, 1985; Clutton-Brock, 1986; Dobson, 1987, цит. по: Паевский, 2008). У птиц же гетерогаметны самки, поэтому и следует ожидать большего уровня выживаемости у самцов (Медведев, 1972; Балацкий, 1991; Lack, 1954). Известно также, что поведение самцов обычно носит демонстративный характер, они более агрессивны и подвижны, поэтому чаще гибнут от хищников. Самки, напротив, обычно имеют покровительственную окраску и ведут скрытный образ жизни. По мнению В. А. Паевского (2008), с которым мы согласны, наблюдаемые у птиц различия в смертности противоположных полов могут быть результатом комбинации разных факторов.

Пеночки всех видов становятся половозрелыми к концу первого года жизни. Доля годовалых весничек в гнездовой популяции Куршской косы составляет около 70% (для самцов – 68,2, для самок – 70,5), двухлетних – лишь 21%, а до максимального возраста (для веснички – 6 лет) доживают лишь единицы (Паевский, 2008). Наши данные свидетельствуют о том, что в северных частях ареала доля первогодков среди гнездового населения может быть еще выше. При этом преобладание самцов в популяциях исследуемых видов имеет место уже при их возвращении на места рождения на первом году жизни и даже в первую осень (см. рис. 2, табл. 1).

На численность гнездового населения среди многих факторов оказывает влияние весенняя погода через перераспределение особей по ареалу. Низкие весенние температуры существенно влияют на поведение птиц, задерживая их на трассе миграции, что приводит к оседанию части особей при подлете к району гнездования (Данилов, 1966; Данилов и др., 1984; Шутов и др., 1984; Рябицев, 1993; Соколов и др., 1999; Головатин, 2002). Кроме того, для веснички установлено, что стратегия миграции самцов и самок при разных погодных условиях может существенно различаться: смещаются сроки миграции разных полов, изменяется разрыв между прилетом особей разного пола, варьирует выживаемость на местах гнездования в первый период после прилета (Лапшин и др., 1981; Лапшин, 1987).

На численность гнездового населения среди многих факторов оказывает влияние весенняя погода через перераспределение особей по ареалу. Низкие весенние температуры существенно влияют на поведение птиц, задерживая их на трассе миграции, что приводит к оседанию части особей при подлете к району гнездования (Данилов, 1966; Данилов и др., 1984; Шутов и др., 1984; Рябицев, 1993; Соколов и др., 1999; Головатин, 2002). Кроме того, для веснички установлено, что стратегия миграции самцов и самок при разных погодных условиях может существенно различаться: смещаются сроки миграции разных полов, изменяется разрыв между прилетом особей разного пола, варьирует выживаемость на местах гнездования в первый период после прилета (Лапшин и др., 1981; Лапшин, 1987).

Таблица 2

Данные определение пола птенцов
методом ПЦР-анализ

Вид	Самки		Самцы		Всего птенцов
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	
Весничка	40	44	50	56	90
Теньковка	13	48	14	52	27
Трещотка	9	43	12	57	21
Зелёная пеночка	11	52	10	48	21

Таким образом, наиболее вероятные причины, определяющие соотношение полов у исследованных видов, следующие: 1) более высокая, по сравнению с самками, выживаемость самцов во все сезоны года; 2) влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции, в том числе недолет значительной части особей популяции (прежде всего, самок) до мест гнездования в пограничных частях ареала. Естественно, не исключается возможность воздействия других факторов, которые еще предстоит выявить.

В свою очередь, нарушение равенства в соотношении полов у животных, особенно преобладание самцов, может приводить к обострению внутривидовой конкуренции в брачный период и способствовать увеличению поведенческой и физиологической изменчивости (Шмальгаузен, 1969). Отклонения от присущей изучаемым видам формы брачных отношений (факультативная полигиния, супружеская неверность и т. п.), на наш взгляд, могут быть связаны с дисбалансом в соотношении полов в сторону увеличения доли самцов в популяции. По-видимому, это должно более выражено проявляться у видов, находящихся в состоянии экспансии и в пограничных зонах гнездового ареала, где самцы преобладают всегда, а самки могут отсутствовать годами.

В ходе исследований гнездовой биологии пеночек у всех видов были отмечены случаи факультативной полигинии (Лапшин, 1983, 2004; Lapshin, 2000, 2009). У веснички, изученной в этом отношении более детально, имеют место как факультативная полигиния, так и внебрачные копуляции. Применение методов молекулярной биологии в изучении семейных структур этого вида позволило оценить частоту встречаемости экстрапарного потомства в разных популяциях (Лапшин и др., 2008, 2009; Матанцева и др., 2008; Bjørnstad, Lifjeld, 1997). В результате анализа семейных отношений веснички с использованием микросателлитных маркеров обнаружено, что количество внебрачного потомства в исследуемой популяции в южной Карелии составило 15.3%. Такие птенцы встречались в большинстве гнезд (в 68.4% от всех обследованных). Следовательно, во многих парах самки совершали экстрапарные копуляции. При этом, по данным молекулярно-генетического анализа, ни один из контролируемых спаренных самцов не был отцом птенцов в найденных гнездах других пар. По-видимому, местные самки копулировали с местными холостыми и/или с транзитными самцами, периодически в течение сезона появляющимися на контролируемой территории.

В результате молекулярно-генетического анализа был обнаружен высокий уровень генетического разнообразия у всех исследуемых видов. При этом для трещотки

Таблица 3
Средние показатели генетического разнообразия

Вид	Наблюдаемая гетерозиготность	Ожидаемая гетерозиготность	Аллельное разнообразие
Трещотка	0.361	0.824	13.5
Зелёная пеночка	0.667	0.799	16.0
Теньковка	0.700	0.834	14.0
Весничка	0.813	0.936	29.5

и зелёной пеночки были характерны меньшие значения показателей наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности и аллельного разнообразия, чем для теньковки и веснички (табл. 3).

Существуют две теории, по-разному объясняющие особенности популяционно-генетической структуры краевых популяций. Согласно данным Р. С. Левонтина

(1978) на границе ареала наблюдается высокий уровень полиморфизма, большая доля гетерозигот среди особей. Это объясняется тем, что в неустойчивых и непредсказуемых условиях на периферии видového ареала в разное время отбираются разные генотипы. Генная гетерозиготность остается высокой, потому что одному отдельному генотипу эти условия не могут благоприятствовать в течение длительного времени. Согласно второй теории (Майр, 1974) степень полиморфизма почти всегда убывает по мере приближения к границе видového ареала и периферические популяции нередко мономорфны. Данные, полученные нами, подтверждают эту теорию. Виды, для которых исследуемая территория не является периферией гнездового ареала (весничка, теньковка, а также зарянка, которая также исследовалась по этому показателю), характеризуются высокой степенью генетического разнообразия, тогда как для трещотки и зелёной пеночки, гнездящихся на периферии ареала, этот показатель гораздо ниже.

На степень генетического разнообразия у птиц, вероятно, могут влиять различные факторы, в том числе плотность гнездового населения, величина возврата на места предыдущего гнездования и рождения, ежегодная смертность. Средняя плотность гнездового населения трещотки и зелёной пеночки в районе исследований составляет 9.3 и 17.7 пар/км² соответственно, а у веснички – 89.9 пар/км². Можно предположить, что плотность гнездового населения может влиять на разнообразие генотипов. Чем больше размер популяции, тем выше такие показатели, как аллельное разнообразие и число различных генотипов. Возможно, что более низкий уровень полиморфизма населения трещотки и зелёной пеночки может быть обусловлен более низкой численностью данных видов на исследуемой территории.

Уровень генетического разнообразия населения птиц-мигрантов, вероятно, зависит и от числа возвратов особей на места гнездования. Слабые территориальные связи у особей, гнездящихся на периферии ареала, – явление, скорее, закономерное, чем исключительное. Факт «невозвращения» взрослых трещоток и зелёных пеночек на места предыдущего гнездования в периферийных популяциях мы связываем с тем, что данные виды находятся в состоянии экспансии (Лапшин, 2004; Lapshin, 2005). Высокий уровень смертности, свойственный мелким видам воробьиных, также может вести к уменьшению аллельного разнообразия и числа разных генотипов.

Таким образом, формированию низкого уровня генетического разнообразия населения трещотки и зелёной пеночки, по-видимому, способствуют разные факторы, в том числе низкая численность, высокая смертность птиц в период миграции и зимовки и слабые территориальные связи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные, полученные методами молекулярной биологии, подтверждают многие выводы, сделанные на основе детального изучения видов традиционными методами. Среди них наиболее существенны для понимания функционирования периферийных популяций (Лапшин, 2001) следующие: 1) обитание на границе ареала сопряжено с более поздними сроками прилета основной части популяции в гнездовую область и ранними сроками отлета; 2) неравное соотношение полов с

преобладанием самцов – результат высокого уровня выживаемости этого пола у птиц, различий в сроках миграции самцов и самок и обусловленного этим различное влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции; 3) на периферии сохраняется довольно длительный период половой активности, препятствующий прохолостанию птиц и способствующий осуществлению повторного размножения; 4) невозвращение даже взрослых особей на место прежнего гнездования свидетельствует о том, что вид еще не закрепился окончательно в этой части ареала.

В отлове и обработке птиц на Ладужской орнитологической станции участвовали многие исследователи, а также студенты, аспиранты, стажеры и добровольные помощники – Г. А. Носков, В. Б. Зимин, Т. А. Рымкевич, С. П. Резвый, И. Б. Савинич, Е. В. Шутенко, Г. А. Афанасьева, О. В. Бабушкина, Т. И. Блюменталь, К. В. Большаков, Ю. Г. Бояринова, А. Р. Гагинская, В. И. Головань, Н. П. Иовченко, А. И. Кукиш, Е. И. Смирнов, О. П. Смирнов, В. М. Музаев, А. Л. Рычкова, Д. А. Стариков, А. В. Артемьев, В. А. Ковалев, В. Н. Попельнюх. Всем выражаем искреннюю благодарность.

Молекулярные исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-05-64368-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балацкий Н. Н.* Факторы, определяющие у птиц соотношение полов в популяции // *Материалы X Всесоюз. орнитол. конф.* Минск : Наука и техника, 1991. Ч. 1. С. 31 – 32.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М. : Наука, 1984. 233 с.
- Высоцкий В. Г., Соколов Е. П.* Вторичное соотношение полов у птиц // *Тез. докл. отчет. науч. сессии Зоол. ин-та РАН по итогам работ 1997 г. / Зоол. ин-т РАН.* СПб., 1998. С. 12 – 13.
- Геодакян В. А.* Дифференцированная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // *Журн. общ. биол.* 1974. Т. 35, № 3. С. 376 – 385.
- Геодакян В. А., Геодакян С. В.* Существует ли отрицательная обратная связь в определении пола // *Журн. общ. биол.* 1985. Т. 46, № 2. С. 201 – 216.
- Головатин М. Г.* Динамика численности и пространственного распределения воробьиных птиц Субарктики : связь с погодой // *Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата : материалы Междунар. симп.* Казань : Новое знание, 2002. С. 157 – 164.
- Данилов Н. Н.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы // *Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР.* 1966. Вып. 56. 150 с.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К.* Птицы Ямала. М. : Наука, 1984. 334 с.
- Зимин В. Б.* Особенности распространения птиц таежного Северо-Запада России, реальная и ложная экспансия (по данным кольцевания и контроля за составом меченого населения) // *Тр. Карельского науч. центра РАН. Петрозаводск,* 2001. Вып. 2. С. 87 – 95.
- Зимин В. Б., Лапшин Н. В.* Экологические русла расселения птиц в Карелии // *Актуальные вопросы зоогеографии : тез. докл. VI Всесоюз. зоогеогр. конф.* Кишинев : Штиинца, 1975. С. 94.
- Ивантер Э. В.* К разработке концепции периферических популяций политипических видов // *Популяционная экология животных : материалы Междунар. конф.* Томск : Изд-во Томск. гос. ун-та, 2006. С. 32 – 34.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Карри-Линдал К. Птицы над сушей и морем: Глобальный обзор миграций птиц. М. : Мысль, 1984. 204 с.

Лапшин Н. В. Поведение пеночки-веснички в предгнездовой период // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск : Карелия, 1978. С. 32 – 39.

Лапшин Н. В. Особенности территориального поведения веснички на северо-западе РСФСР // Экология и охрана птиц : тез. докл. VIII Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев : Штица, 1981. С. 132.

Лапшин Н. В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного Северо-запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР. Петрозаводск : Карелия, 1983. С. 34 – 41.

Лапшин Н. В. Годовой цикл (размножение линька и миграции) веснички *Phylloscopus trochilus acredula* и его адаптивные особенности в условиях таежного Северо-Запада РСФСР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 163. Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л., 1987. С. 34 – 52.

Лапшин Н. В. Сезонные миграции пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) в европейской части СССР по данным кольцевания // Результаты кольцевания и мечения птиц. М. : Наука, 1991. С. 42 – 57.

Лапшин Н. В. Определение пола у восточноевропейских пеночек рода *Phylloscopus* // Рус. орнитол. журн. 1998. Экспресс-вып. 56. С. 3 – 8.

Лапшин Н. В. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : материалы XI Междунар. орнитол. конф. Казань : Матбугат йорты, 2001. С. 360 – 362.

Лапшин Н. В. Биология зеленой пеночки *Phylloscopus trochiloides* (Passeriformes, Sylviidae) в Карелии // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 6. С. 715 – 724.

Лапшин Н. В., Большаков К. В., Резвый С.П. Весенняя миграция пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* // Тр. Биол. науч.-иссл. ин-та ЛГУ. № 33. Экология птиц Приладожья. Л. : Изд-во ЛГУ, 1981. С. 86 – 100.

Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Механизмы функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц Северной Европы // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере : материалы докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием / Коми науч. центр УрО РАН. Сыктывкар, 2009. С. 129 – 132.

Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Исследование механизмов функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц Северной Европы // Вісн. Запорізьського нац. ун-ту. Біол. науки. 2008. С. 128 – 135.

Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции. М. : Мир, 1978. 351 с.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М. : Изд-во иностр. лит., 1957. 404 с.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 460 с.

Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Новые сведения о формах брачных отношений и частоте встречаемости экстрапарного потомства у пеночек-весничек *Phylloscopus trochilus* // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : материалы X Всерос. популяц. семинара. Ижевск : КнигоГрад, 2008. С. 352 – 355.

Медведев Н. Н. Беседы по биологии пола. Минск : Вышэйшая школа, 1972. 240 с.

Паевский В. А. Демография птиц. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 285 с.

Паевский В. А. Половая структура популяций птиц и ее изменчивость // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 1. С. 85 – 97.

- Паевский В. А.* Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 235 с.
- Рябицев В. К.* Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург : Изд-во Уральск. ун-та, 1993. 288 с.
- Соколов Е. П., Высоцкий В. Г.* Быстрый метод молекулярного определения пола воробьиных птиц // Зоол. журн. 2001. Т. 80, вып. 11. С. 1384 – 1386.
- Соколов Л. В., Марковец М. Ю., Шаповал А. П., Морозов В.Г.* Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 2. Влияние температурного фактора на сроки миграции // Зоол. журн. 1999. Т. 78, вып. 9. С. 1102 – 1109.
- Чемякин Р. Г.* К соотношению полов у воробьиных птиц (Passeriformes) по данным отлова // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 7. С. 1046 – 1055.
- Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 493 с.
- Шутов С. В., Рябицев В. К., Рыжановский В. Н.* Ежегодное перераспределение пеночки-веснички и пеночки-галовки в северной части ареала // Вид и его продуктивность в ареале : материалы V Всесоюз. совещ. // Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1984. Ч. 2. С. 89 – 90.
- Яблоков А. В.* Популяционная биология. М. : Высш. шк., 1987. 303 с.
- Bjørnstad G., Lifjeld Jt.* High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* // J. Avian Biol. 1997. Vol. 28, № 4. P. 319 – 324.
- Danzmann R. G.* PROBMAX : A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny // J. Heredity. 1997. Vol. 88, № 4. P. 333.
- Ellegren H.* First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds // Biological Sciences. 1996. Vol. 263. P. 1635 – 1641.
- Fridolfsson A-K., Gyllensten U. B., Jacobsson S.* Microsatellite markers for paternity testing in the Willow warbler *Phylloscopus trochilus* : high frequency of extra-pair young in an island population. Sweden // Hereditas. 1997. Vol. 126, № 2. P. 127 – 132.
- Lack D.* The natural regulation of animal numbers. Oxford : Clarendon Press., 1954. 343 p.
- Lapshin N. V.* Biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in the taiga zone of north-western Russia // Avian Ecol. Behav. 2000. Vol. 4. P. 1 – 30.
- Lapshin N. V.* Biology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in the taiga zone of north-western Russia // Avian Ecol. Behav. 2005. Vol. 13. P. 25 – 46.
- Lapshin N. V.* Specific features of annual cycles in long-distance migrant birds living at the range boundary : the example of the Wood Warbler, *Phylloscopus sibilatrix*, in the taiga zone of Northwestern Russia // Rus. J. of Ecology. 2009. Vol. 40, № 3. P. 199 – 205.

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ИССЛЕДОВАНИЯХ МЕСТООБИТАНИЙ ЛЕСНЫХ ПТИЦ

В. В. Пискунов, Т. Н. Давиденко

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

Поступила в редакцию 09.05.10 г.

Оценка ярусной структуры растительных сообществ в исследованиях местообитаний лесных птиц – Пискунов В. В., Давиденко Т. Н. – Рассматриваются методические особенности оценки уровня структурной сложности лесных растительных сообществ при анализе структуры местообитаний птиц. Предложена модификация методики измерения сомкнутости листвы с учетом особенностей структурной организации лесов Приволжской возвышенности. На примере сообществ с одинаковой ярусной дифференциацией верхних ярусов прослежены различия в профильной организации за счет детального анализа строения нижних ярусов.

Ключевые слова: структура растительных сообществ, ярусная дифференциация, индексы структурной сложности, видовое разнообразие птиц.

Vegetative community profile organization in research of forest bird habitats. – Piskunov V. V. and Davidenko T. N. – Methodical features of estimation of the structural complexity of forest communities are considered for analysis of bird habitat structures. A modified technique for foliage density measurements in view of some features of the forest structural organization in the Volga Upland is offered. With communities with an identical differentiation of the top circles as examples, distinctions in the profile organization are tracked by means of a detailed analysis of the bottom circle structure.

Key words: vegetative community structure, stratification, structural complexity indices, specific bird diversity.

ВЕДЕНИЕ

Структура местообитаний птиц определяется множеством переменных окружающей среды. Отечественные и зарубежные исследователи в качестве одной из ключевых характеристик рассматривают степень структурной сложности фитоценозов (Кулешова, 1968; Левин, Губин, 1985; Боголюбов, 1988; Ганя, Зубков, 1991; Захарова-Кубарева, 2000; James, Wamer, 1982; Hinsley et al., 1995). При этом одни авторы ограничиваются измерением немногих фитоценологических параметров, связывая с ними изменение видового разнообразия и плотности гнездования птиц (Гибет, Берман, 1962; Курлавиčius, 1986; Fuller, Moreton, 1987; Catsadorakis, 1997; Walther, 2002), другие предлагают оперировать не конкретными непосредственно измеряемыми параметрами, а обобщенными характеристиками, которые могут включать несколько измеряемых величин. Этот подход получил широкое распространение и используется в самых разнообразных по структуре и сложности растительных сообществах (MacArthur R. H., MacArthur J. W., 1961; Karr, 1968; Willson, 1974; Pearson, 1975; Rõv, 1975; O'Connor, 1981; Willson et al., 1994).

Для описания структуры лесных растительных сообществ как местообитаний птиц было разработано множество показателей, среди которых широкое распространение получили индексы вертикальной и горизонтальной гетерогенности (Blondel et al., 1973; Blondel, Curvillier, 1977). Данные индексы представляют собой комплексную оценку степени вертикальной и горизонтальной неоднородности лесных растительных сообществ, основанную на измерении проективного покрытия листвы в пределах различных высотных уровней. В результате в зависимости от высоты и степени выраженности ярусов древостоя, подроста, подлеска и травостоя все растительные сообщества в пределах лесного типа могут быть отнесены к тому или иному уровню структурной сложности, которая выражается через конкретные количественные значения индексов вертикальной и горизонтальной гетерогенности. Расчет индексов проводится по формулам (Erdelen, 1984):

$$BP = \sum_1^i ld \frac{(u-v)!}{v(u-v)!},$$

где u – максимально возможное число положительных регистраций в каждой точке, v – реальное число регистраций, l – количество точек (30 в нашем исследовании);

$$GP = \sum_1^k ld \frac{(p-q)!}{q(p-q)!},$$

где p – максимально возможное количество положительных регистраций на каждый уровень (30 в нашем исследовании), q – реальное количество регистраций, k – количество уровней.

На основе измерения проективного покрытия листвы проводится графическое построение профилей сообществ, отражающих характер распределения листвы по различным высотам. При этом высоты, на которых измеряется сомкнутость листвы, изображаются не в масштабе, а графически приводятся к одинаковому шагу; количественные значения проективного покрытия листвы экстраполируются на всю протяженность определенного высотного уровня. Поэтому все высотные интервалы независимо от их протяженности в реальном сообществе на профильном изображении имеют одинаковую высоту. Такое «сжатие» позволяет без потери информации проводить наглядное сравнение полученных результатов.

Апробация индексов гетерогенности проводилась зарубежными исследователями на целом ряде растительных сообществ. В результате в зависимости от особенностей структурной организации местообитаний было предложено использовать разное число высотных уровней, на которых проводится измерение проективного покрытия листвы: от 8 (0.25, 0.5, 1, 2, 4, 8, 16, >32 м) (Blondel, Curvillier, 1977) до 12 (0.12, 0.37, 0.75, 1.5, 3.0, 4.5, 6, 9, 12, 18, 24, >32 м) (Erdelen, 1981). При этом зарубежные исследователи работали в сообществах, между которыми наибольшие отличия наблюдаются в строении верхних ярусов (древостой и подрост) и структуре травяного покрова. Например, во многих из них имеются три древесных подъяруса, богатых в видовом отношении, и горизонтальные границы покровов являются нестабильными, сильно волнистыми и изрезанными. Для кустарникового яруса, напротив, характерно относительное постоянство. Наибольший вклад в зна-

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

чение индекса вертикальной структурированности сообществ вносит структура древесного яруса, а в горизонтальный индекс – характер распределения отдельных пород деревьев, наличие кустарников и мозаичность травостоя. Именно с учетом этих особенностей для комплексной оценки структуры сообществ измерение проективного покрытия листвы проводилось на высотах, которые максимально охватывают специфику структуры травостоя и древесного яруса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Индексы вертикального разнообразия были использованы нами в ходе сопряженного изучения сообществ лесных птиц и особенностей их местообитаний на территории южной части Приволжской возвышенности. Апробация индексов была проведена на примере 16 вариантов лесных растительных сообществ на общей площади более 200 га. В результате была выявлена зависимость между видовым разнообразием сообществ птиц и степенью вертикальной структурированности лесных растительных сообществ (табл. 1) (Давиденко, 2005; Пискунов, Давиденко, 2010).

Таблица 1

Корреляция параметров растительных сообществ и сообществ птиц

Индексы	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>1/D</i>	<i>E</i>	КВУ	СПП	ГР	ВР	СР
<i>N</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S</i>	0.78	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>1/D</i>	0.37	0.86	–	–	–	–	–	–	–
<i>E</i>	-0.06	0.54	0.90	–	–	–	–	–	–
КВУ	0.36	0.53	0.43	0.27	–	–	–	–	–
СПП	0.48	0.24	-0.07	-0.31	0.58	–	–	–	–
ГР	0.23	-0.11	-0.38	-0.52	-0.41	-0.27	–	–	–
ВР	0.37	0.69	0.67	0.54	0.88	0.40	-0.42	–	–
СР	0.43	0.56	0.41	0.22	0.62	0.25	0.23	0.67	–

Примечание. Выделены значимые коэффициенты корреляции при $p = 0.05$. Индексы сообществ птиц: *N* – плотность гнездования, *S* – число видов, *1/D* – видовое разнообразие и *E* – выравненность по Симпсону. Индексы растительных сообществ: КВУ – количество высотных уровней, в которых присутствует листва, СПП – суммарное покрытие листвы, ГР – горизонтальное разнообразие, ВР – вертикальное разнообразие, СР – суммарное разнообразие.

Измерение проективного покрытия листвы проводилось на высотах, предложенных в методической статье М. Эрделена (Erdelen, 1984). Два верхних высотных уровня (24 м и > 32 м) были исключены нами из измерения, поскольку в изученных лесах района исследования такая высота древостоя не отмечается.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенных нами исследований было выявлено, что рассматриваемые индексы являются приемлемыми для отражения структурной гетерогенности лесов Приволжской возвышенности. Установлено, что растительные сообщества образуют ряд по градиенту структурной сложности их организации. Основная раз-

ница между сообществами заключается в максимальной высоте древостоя, определяющей количество высотных уровней, и в характере распределения проективного покрытия листьев по различным высотам (рис. 1). Индекс вертикальной гетерогенности сообществ (ВР) лежит в пределах 120 – 250, горизонтальная гетерогенность (ГР) более изменчива и варьирует от 9 до 150.

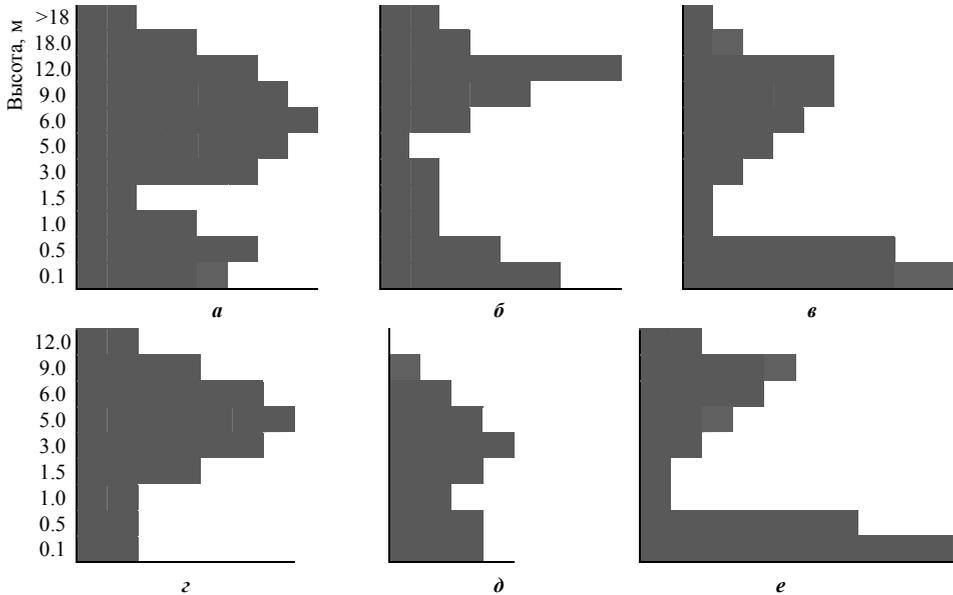


Рис. 1. Профильные характеристики различных вариантов растительных сообществ в районе исследования: *a* – липняк снытевый, *б* – липо-кленовник снытевый, *в* – березняк разно-травно-злаковый, *г* – сосняк мертвопокровный, *д* – осинник ландышевый, *е* – дубрава разно-травная. Ширина ячейки соответствует 10% проективного покрытия листьев

В ходе анализа данных была выявлено, что изученные в пределах Приволжской возвышенности сообщества характеризуются совершенно иной структурной организацией по сравнению с сообществами, для которых изначально индексы были разработаны. Древесный ярус здесь относительно постоянен по высоте (несмотря на разницу в породном составе). Основными лесообразующими породами являются дуб (*Quercus robur* Linnaeus) и липа (*Tilia cordata* Mill). В последние десятилетия интенсивно внедряется клен остролистный (*Acer platanoides* Linnaeus), который во многих сообществах склонов северных экспозиций формирует сомкнутый полог. Осина (*Populus tremula* Linnaeus), береза (*Betula pendula* Linnaeus) и ольха (*Alnus glutinosa* Mill) чаще встречаются в виде примеси.

Большинство древостоев является смешанными: дуб, липа и клен образуют сообщества с разной степенью долевого участия. За счет этого структура верхнего полога является относительно однотипной и отличается лишь по значениям проективного покрытия крон. Строение нижних ярусов сообществ, напротив, очень раз-

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

нообразно. В вертикальном аспекте характерно сочетание различных по высоте пород кустарников, сильно дифференцированный по высоте подрост. В горизонтальной структуре отмечается высокая мозаичность травостоя и подлеска. Несмотря на незначительное породное разнообразие подлеска, строение крон кустарниковых пород имеет четкую видоспецифичную архитектуру, что выражается в наличии наиболее часто встречающихся для каждой породы высот максимальной сомкнутости листвы. Поскольку на одном и том же участке подлесок слагается сразу несколькими породами, то в результате создаются многообразные многоуровневые структурные сочетания.

Был проведен анализ всех описанных растительных сообществ, относящихся к одному уровню вертикальной сложности (т.е. с одинаковым количеством высотных уровней, в которых присутствует листва), и сделан вывод, что независимо от породного состава наибольшие отличия между ними обусловлены разницей в строении структурных компонентов на высоте от 1 до 5 м. Наиболее вариabельными переменными, вносящими наибольший вклад в отличия между сообществами, являются высота и проективное покрытие подлеска и подростка. Характер структурной организации древесного яруса относительно однотипен: средняя высота начала прикрепления крон и средняя для сообществ высота максимальной густоты крон являются слабовариabирующими показателями.

Мы предположили, что проводить измерение проективного покрытия листвы необходимо с таким расчетом, чтобы максимально охватить разнообразие структурных особенностей нижних ярусов. Для этого добавили дополнительные уровни измерения сомкнутости листвы на высотах до 5 м. В итоге выделяются следующие высотные уровни – 0.1, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 3.5, 4.0, 4.5, 5.0, 7.0, 10.0, 12.0, 15.0, 18.0, >20.0. Модифицированная методика измерения проективного покрытия листвы и последующее построение профилейных характеристик были апробированы нами на примере 8 из 16 изученных ранее сообществ. В анализ были включены дубовые фитоценозы, большинство из которых по результатам предыдущего исследования составляли группу сообществ со сходной структурной организацией. При этом было выявлено, что в дубравах со сходным профилем число гнездящихся видов птиц значительно отличается, прежде всего, за счет видов, приуроченных к нижним ярусам леса. Модификация методики позволяет учесть характер различий растительных сообществ в нижней части профиля. За счет этого повышается сила и значимость сопряженных изменений индексов вертикального разнообразия растительных сообществ и характеристик сообществ птиц (табл. 2).

Таблица 2
Сопряженность вертикального разнообразия растительных сообществ и параметров сообществ птиц

Индексы	Коэффициент корреляции, <i>R</i>	Уровень значимости, <i>p</i>
<i>BP/N</i>	<u>0.45*</u>	<u>0.13</u>
	0.51	0.04
<i>BP/S</i>	<u>0.63</u>	<u>0.02</u>
	0.67	0.001
<i>BP/V/D</i>	<u>0.61</u>	<u>0.03</u>
	0.58	0.02

* В числителе – значения до модификации методики, в знаменателе – после модификации; индексы параметров растительных сообществ и сообществ птиц см. табл. 1.

По результатам более дробного измерения проективного покрытия листвы на высотах до 5 м изученные дубравы образуют три группы по особенностям профильного строения нижних ярусов (рис. 2).

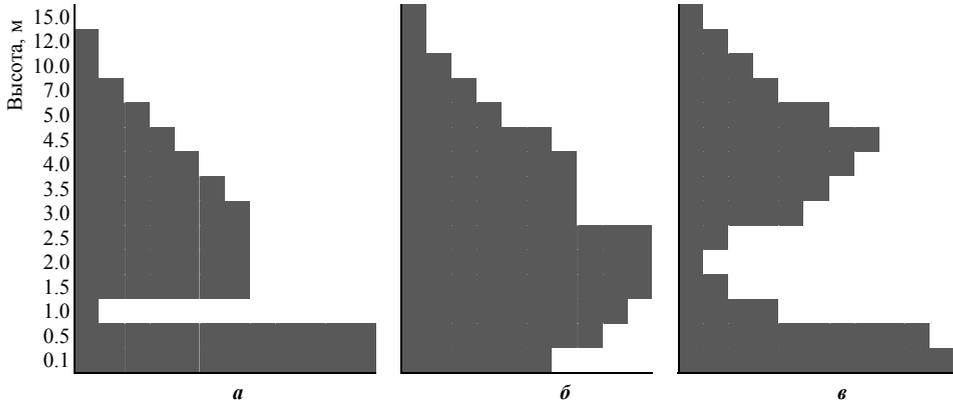


Рис. 2. Профильные варианты дубрав района исследования: *а* – дубравы остепненная и дубравномятликовая, *б* – дубравы разнотравная, разнотравно-злаковая, ландышевая, ландышево-чистотеловая, *в* – липо-дубравы дубравномятликовая и крапивно-снытевая. Ширина ячейки соответствует 10% проективного покрытия листвы

К первому варианту относятся дубравы остепненная и дубравномятликовая. Для них характерна высокая сомкнутость травостоя высотой до 0.5 м, резкое снижение покрытия на третьем высотном уровне, относительно постоянные значения густоты листвы на высотах 1.0 – 3.0 м и плавное снижение сомкнутости при движении выше по профилю.

Второй профильный вариант (дубравы разнотравная, разнотравно-злаковая, ландышевая и ландышево-чистотеловая) характеризуется высокими значениями сомкнутости травостоя, постепенным нарастанием густоты до высоты 2 м и затем таким же плавным снижением сомкнутости крон до высоты 5 и более метров. Важной особенностью является пропорциональность изменения значений – при подъеме на каждые 0.5 м сомкнутость листвы в среднем изменяется на 10%.

В третьем варианте дубрав имеется заметное снижение проективного покрытия листвы (до 10 – 15%) на высотах 1.5 – 2.5 м. Однако все остальные уровни проективного покрытия листвы сходны с предыдущими вариантами. В эту группу отнесены липо-дубравы дубравномятликовая и крапивно-снытевая.

По полученным результатам усложнение структурированности сообществ легко может быть прослежено по увеличению и разнообразию проективного покрытия листвы на выделенных высотных уровнях. Несмотря на практически одинаковую среднюю высоту древесного яруса во всех сообществах, индекс вертикального разнообразия характеризуется значительным варьированием. Наибольший вклад в разницу вертикальной структурированности сообществ теперь вносят структурные особенности кустарникового яруса, подроста и травостоя. В сообще-

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ствах, где подлесок представлен двумя-тремя породами, отличающимися по средней высоте, а подрост может быть разделен на низкий и высокий, происходит значительное повышение значений вертикальной структурированности.

Для проверки устойчивости выявленных закономерностей и предсказательной силы индексов, полученных при модификации методики, мы построили регрессионную модель, включив в нее данные до и после модификации.

Результаты регрессионного анализа показали, что модифицированный подход позволяет улучшить предсказательную способность регрессионной модели связи параметров растительных сообществ и сообществ птиц в среднем на 20%. Так, уравнения связи до модификации методики имеют вид $1/D = 4.3 + 0.03BP$ (сопряженное изменение в 45% случаев); $S = 10.4 + 0.07BP$ (сопряженное изменение в 36% случаев); после модификации $1/D = 4.3 + 0.03BP$ (сопряженное изменение в 65% случаев); $S = 9.8 + 0.07BP$ (сопряженное изменение в 55% случаев).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в сообществах с одинаковым или близким числом высотных уровней в ходе применения модифицированной методики измерения профильной организации растительных сообществ появляется возможность проследить тенденции изменения внутренней структурированности за счет детального анализа строения нижних ярусов, которые как раз и являются самыми переменными компонентами. За счет того, что структурные особенности сообществ теперь рассматриваются не просто через сочетание таких компонентов как древостой, подрост, подлесок и травостой, но и через детальный анализ состава каждого компонента в отдельности, появляется больше возможностей для точного отнесения растительных сообществ к определенному уровню структурной сложности. Кроме того, становится возможным выстраивание сообществ по градиенту структурной сложности с минимальным шагом изменения вертикальной и горизонтальной гетерогенности. Это позволяет активно использовать полученные данные в ходе сопряженного анализа структуры сообществ птиц самых разнообразных местообитаний лесного и близкого к лесному типов (например, опушечные сообщества, кустарниковые заросли с единичными деревьями). Поскольку индексы вертикального и горизонтального разнообразия являются нормированными, добавление или уменьшение количества высотных уровней не влияет на их абсолютные количественные значения, что позволяет проводить сравнение полученных результатов с аналогичными исследованиями других авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боголюбов А. С. Зависимость пространственной структуры и численности сообществ птиц от площади поверхности фитоэлементов в лесных биоценозах // *Экология*. 1988. № 5. С. 57 – 61.

Ганя И. М., Зубков Н. И. Пространственное распределение птиц древесно-кустарниковых насаждений Молдовы // *Изв. АН Молдовы*. 1991. № 5. С. 37 – 44.

Гибет Л. А., Берман Д. И. Размещение мелких лесных птиц в послегнездовой период в Калининской области // *Орнитология*. М. : Изд-во МГУ, 1962. Вып. 5. С. 21 – 25.

Давиденко Т. Н. Эколого-фитоценотическая характеристика местообитаний птиц в лесах южной части Приволжской возвышенности : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2005. 20 с.

Захарова-Кубарева Н. Ю. Лесные микрофрагменты как местообитания птиц на Верхнем Дону // Биоразнообразие и экологические особенности природы Русской лесостепи. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2000. С. 16 – 29.

Кулешиова Л. В. Анализ структуры птичьего населения в связи с ярусностью леса // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1968. Вып. 9. С. 108 – 120.

Курлавичус П. И. Биотопическое распределение птиц в агронасаждениях. Вильнюс : Мокслас, 1986. 106 с.

Левин А. С., Губин Б. М. Биология птиц интразонального леса. М. : Наука, 1985. 247 с.

Пискунов В. В., Давиденко Т. Н. Влияние структуры дубрав южной части Приволжской возвышенности на видовое разнообразие птиц // Лесоведение. 2010. № 1. С. 66 – 70.

Barden L. S., Brown R. D. Vegetation structure and bird species diversity in a North Carolina piedmont forest // Mitchell Sci. Soc. 1986. Vol. 102. P. 35 – 41.

Blondel J., Ferry C., Frochot R. Avifaune et végétation : essai analyse de la diversité // Alauda. 1973. № 41. P. 63 – 84.

Blondel J., Curvillier R. Une methode simple et rapide pour decrier les habitats d'oiseaux : le stratiscope // Oikos. 1977. № 29. P. 326 – 331.

Catsadorakis G. Breeding birds from reed beds to alpine meadows // Hydrobiologia. 1997. Vol. 351. P. 143 – 155.

Erdelen M. Bird communities and vegetation structure : Correlations and com-parisons of simple and diversity indices // Oecologia. 1984. Vol. 61. P. 277 – 284.

Hinsley S. A., Bellamy P. E., Newton I., Sparks T. H. Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments // J. of Avian Biology. 1995. Vol. 26. P.94 – 104.

Fuller R. J., Moreton B. D. Breeding bird population of Kentish sweet chestnut coppice in relation to age and structure of the coppice // Appl. Ecology. 1987. Vol. 24, № 1. P. 13 – 27.

James F. C., Wamer N. O. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 159 – 171.

Karr J. R. Habitat and avian diversity on stripmined land in east-central Illinois // Condor. 1968. Vol. 70. P. 348 – 357.

MacArthur R. H., MacArthur J. W. On birds species diversity // Ecology. 1961. Vol. 42. P. 594 – 598.

O'Connor R. Habitat correlates of bird distribution in British census plots // Studies in Avian Biology. 1981. № 6. P. 532 – 537.

Pearson D. L. The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird community // Condor. 1975. Vol. 77. P. 453 – 466.

Røv N. Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in western Norway // Ornis. Scand. 1975. Vol. 6. P. 1 – 14.

Walther B. A. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds // Ornithology. 2002. Vol. 143. P. 64 – 81.

Willson M. F. Avian community organization and habitat structure // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 1017 – 1029.

Willson M. F., De Santo T. L., Sabag C. A. Avian community of fragmented south-temperate rainforests in Chile // Conservation Biology. 1994. № 8. P. 508 – 520.

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РУКОКРЫЛЫХ В ШТОЛЬНЯХ САМАРСКОЙ ЛУКИ

Д. Г. Смирнов¹, В. П. Вехник², Н. М. Курмаева¹, А. А. Шепелев¹

¹ Пензенский государственный педагогический университет

Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37

E-mail: eptesicus@mail.ru

² Жигулевский заповедник

Россия, 445362, Самарская обл., Жигулевск, п/о Бахилова Поляна

E-mail: vekhnik@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.09 г.

Сезонные особенности формирования пространственной структуры населения рукокрылых в штольнях Самарской Луки. – Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М., Шепелев А. А. – На примере одной из самых крупных искусственных подземелий Самарской Луки (площадь выработки 87706 м², общая протяженность ходов 11570 м, общее количество залов 378) показано, что в летний и зимний периоды года характер использования рукокрылыми пространства пещеры существенно отличается. В зимнее время рукокрылыми занято около 93% залов подземелья, при этом 56.8% зимующего сообщества сосредотачивается по периметру. В западной части штольни, где отмечается наиболее стабильный в течение всего года микроклиматический режим, концентрируется 79% всех рукокрылых. Высокую степень агрегации в это время года имеет *M. dasycneme*, ему немного уступает *M. brandtii*. У *M. daubentonii* и *E. nilssonii* этот показатель примерно одинаков, но заселенность убежища первым видом значительно шире, чем вторым. Среди всех видов наибольшая встречаемость отмечена у *M. brandtii*, а наибольшая степень использования подземелья – у *Pl. auritus*. Летом в штольне остается не более 1% от общего числа зимовавших здесь животных, которые используют подземелье как место дневного пребывания. В этот период года степень заселенности рукокрылыми штольни не превышает 10% от всех залов. Животные заселяют летом исключительно восточную часть подземелья, тогда как западная ее половина практически пуста.

Ключевые слова: рукокрылые, Самарская Лука, искусственные подземелья, сезонное использование, пространственная структура.

Seasonal features of the spatial structure formation in bat colonies in the caves of Samarskaya Luka. – Smirnov D. G., Vekhnik V. P., Kurmaeva N. M., and Shepelev A. A. – With one of the hugest artificial caves in the Samarskaya Luka (the working-out area is ca. 87,706 m², the overall length of covered ways ca. 11,570 m) as an example, the bats are shown to use the cave's space differently in the summer and winter periods. In the winter, they occupy 93% of the cave's area, at the same time, 56.8% of the hibernating community concentrated on the perimeter of the cave. In the western part of the cave with constant microclimate over the whole year, 79% of all the bats were concentrated. A high aggregation rate was typical for *M. dasycneme*, lower aggregation rates were detected for *M. brandtii*. This parameter had similar values for *M. daubentonii* and *E. nilssonii*, but the first species was distributed more widely over the cave's area. The most popularity was noted for *M. brandtii*, and the highest ratio of cave usage was for *Pl. auritus*. In the summer, only 1% of the bats stood in the cave and used it as a place of their day-time life. At the summertime, the bats occupied only 10% of the cave's area. They were distributed only in the eastern part of the cave while its western part was empty.

Key words: Chiroptera, bats, Samarskaya Luka, artificial caves, seasonally different usage, spatial structure.

ВВЕДЕНИЕ

Ранее существовало мнение, что в средней и северной полосе России рукокрылые заселяют пещеры лишь на зимнее время, тогда как в теплый период года эти убежища практически пустуют (Кузякин, 1950; Стрелков, 1971). Позже было установлено, что некоторые подземелья все же используются рядом особей и летом, но уже в качестве дневного укрытия (Ильин, 1988; Бакка А. И., Бакка С. В., 1999; Смирнов, 1999; Снитко, 2003; Глушкова и др., 2006). Среди животных, обитающих летом в подземелье, чаще всего встречаются взрослые самцы, реже – не участвующие в размножении самки.

Заселяя пещеры, рукокрылые выбирают для своего пребывания наиболее оптимальные места, однако последние в летнее и зимнее время существенно отличаются, что обусловлено как биологическими потребностями и состоянием животных в данный сезон года, так и необходимостью поддержания в организме нужного уровня энергетического метаболизма.

Целью работы было изучение характера использования рукокрылыми пространства искусственных подземелий Самарской Луки в летнее и зимнее время года.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили зимой и летом 2004 и 2005 гг. в искусственных подземельях, расположенных в окрестности с. Ширяево Ставропольского района Самарской области (Жигулевский заповедник). Материал по весенней и осенней активности собирался ежегодно с 1995 г.

Образование штолен связано с подземной добычей строительного известняка и доломитового камня. Работы в забоях велись в начале XX в. и были прекращены в 50-х годах. В качестве модельного объекта нами была обследована техногенная полость, выработанная в горе Попова. Это подземелье – самое крупное из группы Ширяевских штолен. Пещера имеет восемь свободно доступных входов, открывающихся на волжской экспозиции горы. Общая площадь выработки составляет 87706 м², объем изъятной породы 526236 м³, а общая протяженность ходов 11570 м (Логинов, 2002). Вся система делится на две неравные части – западную и восточную. Западная часть по площади примерно в два раза уступает восточной. Высота ее штолков составляет 5 – 7 м, ширина 6 – 10 м. Расположение ходов почти перпендикулярное, а максимальная удаленность от входов равна 270 м. Восточная половина имеет радиальное расположение галерей, сечение которых на 2 – 3 м меньше, чем в западной. Максимальная удаленность от входа 250 м.

Учет численности проводили с использованием план-схемы подземелья. На план наносили данные о количестве встреченных животных каждого вида в отдельно взятых залах, а также о температуре и относительной влажности воздуха. Под «залом» мы понимали место пересечения галерей, которое, как правило, ограничено с четырех углов крепежными колоннами. За показатель численности принимали максимальное количество зверьков, найденных за один полный обход убежища.

Видовая принадлежность рукокрылых определялась визуально на расстоянии за исключением представителей двух видов из группы «*mystacinus*» – *Myotis*

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ

mystacinus (Kuhl, 1817) и *M. brandtii* (Eversmann, 1845), часть зверьков которых мы снимали и идентифицировали из рук.

Для количественной оценки пространственного взаиморасположения рукокрылых в штольне использовали *индекс агрегации*, который рассчитывался как отношение дисперсии к среднему, вычисленному по числу особей, встреченных во всех залах подземелья. Одновременно определяли *степень заселенности убежища*, которая выражалась отношением числа залов, заселенных одним видом, к общему числу залов в штольне ($n = 378$), и *встречаемость* как отношение количества особей данного вида, учтенных во всем подземелье, к общему числу залов в штольне (особей/зал).

Относительную влажность воздуха и температуру измеряли с помощью аспирационного психрометра МВ-4М.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственное распределение в зимнее время. Искусственные подземелья на Самарской Луке – это одни из основных зимовочных убежищ для всех оседлых видов рукокрылых данного района (Смирнов и др., 2007). Активное их заселение начинается с конца августа – начала сентября и продолжается до последней декады октября. К началу ноября зимующее сообщество рукокрылых в подземелье уже сформировано, и влет новых животных не отмечается. В это время подавляющее большинство зверьков располагается в тех частях и местах штольни, где в последствии будут проводить весь период зимовки. В выборе своих мест они проявляют изрядный консерватизм. Методом кольцевания нами установлено, что рукокрылые для зимовки используют те части пещеры, в которых зимовали ранее в предыдущие годы, а порой те же залы и места локализации на стенах и потолке. К середине зимы, из-за выхолаживания и промерзания приближенных к входам залов, небольшая часть зверьков перемещается в более удаленные участки штольни. Однако при этом общий характер пространственного распределения рукокрылых по площади подземелья в целом не меняется.

В ходе учетов, проведенных в конце ноября 2004 г. в штольне горы Попова, была зафиксирована зимовка 8950 особей 7 видов рукокрылых: *Myotis nattereri* (Kuhl, 1817), *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) и *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839). По численному соотношению здесь доминировали представители группы «*mystacinus*» (таблица), в частности *M. brandtii*. Им уступали *Pl. auritus*, *M. daubentonii* и *E. nilssonii*, а *M. dasycneme* и *M. nattereri* были малочисленными. Ранее в этой штольне нами отмечался на зимовке *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) (Ильин и др., 1999; Смирнов и др., 2007).

Общая заселенность штольни в зимнее время составляет 93%, а средняя встречаемость – 23.7 особ./зал. Первые одиночные зверьки начинают отмечаться на расстоянии 10 – 50 м от входов. По направлению вглубь отмечается постепенное увеличение числа спящих животных. Наибольшее их количество сосредотачивается по периметру убежища, где нами было зафиксировано 5080 особей, что составляет 56.8% от всего зимующего в данном подземелье сообщества рукокрылых.

Видовой состав, численность и относительное обилие рукокрылых, использующих штольню горы Попова как убежище в зимнее и летнее время года

Вид	Зима (ноябрь, 2004)		Лето (июль, 2005)	
	абс.	%	абс.	%
<i>M. nattereri</i>	201	2.2	—	—
« <i>mystacinus</i> »	5389	60.2	57	53.3
<i>M. daubentonii</i>	1026	11.5	3	2.8
<i>M. dasycneme</i>	300	3,4	37	34.6
<i>Pl. auritus</i>	1259	14.1	2	1.9
<i>E. nilssonii</i>	775	8.6	8	7.5
Всего особей	8950		107	

Не одинакова степень заселенности и разных частей штольни (рис. 1). В западной половине, где отмечается наибольшая плотность населения, локализуется до 79% всех рукокрылых. Здесь в отдельных залах насчитывается более 200, а местами и 300 особей рукокрылых. В восточной части подземелья располагается меньшее количество животных (21%). Их распределение по площади выглядит более равномерным, а встречаемость в залах редко превышает 10 особей.

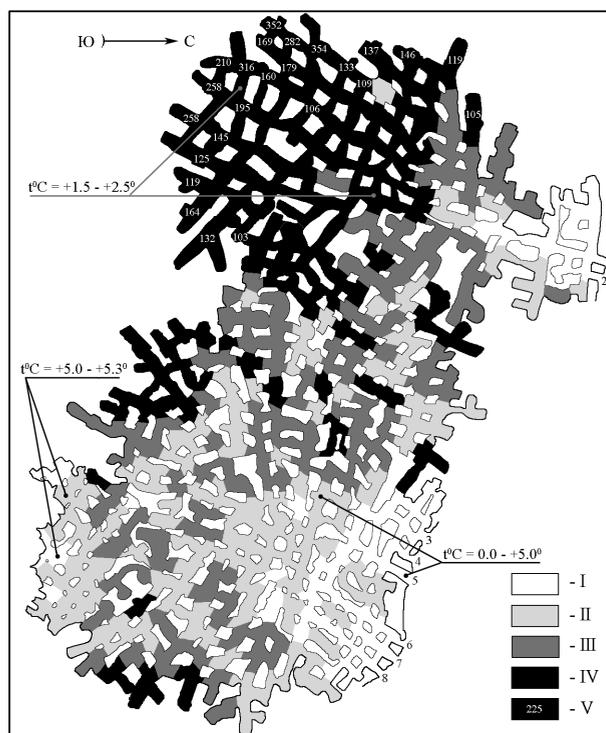


Рис. 1. Численное и пространственное распределение 7 видов рукокрылых в штольне горы Попова в ноябре 2004 г.: I – залы, в которых животные не обнаружены; II – 1 – 5 особей на зал; III – 6–10 особей на зал; IV – 11 – 100 особей на зал; V – более 100 особей на зал (цифрами указано количество учтенных животных). 1 – 8 – номера входов в подземелье

Такой неоднозначный характер рассредоточения рукокрылых по всей площади подземного убежища объясняется их избирательностью в выборе оптимальных по микроклиматическим условиям мест для спячки. Животные преимущественно скапливаются в тех участках штольни, где микроклимат очень устойчив и изменения наружной температуры и влажности не могут существенно воздействовать на зимующих зверьков. По-видимому, такими качествами в большей степени обладает западная часть штольни. Здесь температура воздуха в самых удаленных залах

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ

сохраняется неизменной на протяжении всего календарного года и не выходит за пределы $+2 - +4^{\circ}\text{C}$, относительная влажность воздуха не опускается ниже 96% и практически отсутствует циркуляция воздуха. В восточной части штольни температура более разнообразная. В одних местах, обычно около входов, она колеблется около нуля, тогда как в других не опускается ниже $+5^{\circ}\text{C}$. На таких участках рукокрылые, как правило, встречаются редко, либо вовсе отсутствуют. В целом в восточной части численность рукокрылых немного меньше, чем в западной.

Неравномерный характер в распределении по численности в пределах всего подземелья отмечается у отдельно взятых видов.

M. nattererii. Степень агрегации вида в штольне равна 1.5, средняя встречаемость 1.9 особ./зал, а показатель заселенности составляет около 32%. Первые зверьки начинают попадаться на удалении 50 – 75 м от входа, здесь они всегда прячутся в глубокие трещины потолка. Наибольшая плотность животных отмечена в западной части убежища, где сосредоточено 57.2%. Предпочитают для зимовки всевозможные трещины, ниши и углубления потолка и стен.

M. mystacinus. Из-за большого фенотипического сходства с *M. brandtii* мы не можем дать точную оценку численности *M. mystacinus*. Тем не менее, в ходе выборочного осмотра животных группы «*mystacinus*» из разных участков штольни установлено, что особи этого вида распространены по пространству подземелья значительно шире, чем *M. brandtii*. *M. mystacinus* обладает большей толерантностью к изменениям температуры и предпочитает зимовать в более прохладных местах. Отмечены случаи зимовки на расстоянии 15 м от входа при температуре ниже нуля. В основном животные сосредотачиваются в центральной части штольни и в западной ее половине, тогда как в теплых участках редки. В качестве мест локализации используют вертикальные и горизонтальные трещины и небольшие углубления преимущественно потолка, реже стен, где, как правило, зимуют по одиночке. Группы с большой численностью особей не образуют, но иногда объединяются по 2 – 3 особи. Очень редко отдельные зверьки могут находиться в компании с *M. brandtii*.

M. brandtii. В отличие от *M. mystacinus*, животные этого вида весьма требовательны к условиям спячки. В штольне горы Попова, равно как и в других искусственных подземельях Самарской Луки (Смирнов и др., 1999), ночницы преимущественно концентрируются в самых дальних и тупиковых частях убежища. Наибольшее количество сосредоточено в западной половине, где они часто встречаются крупными объединениями численностью от 10 до 60 особей. В таких скоплениях находится до 52% всех особей группы «*mystacinus*». Так как доля *M. mystacinus* в них крайне мала, то с определенной уверенностью можно утверждать, что *M. brandtii* имеет самый высокий показатель встречаемости среди всех зимующих рукокрылых. В штольни особи этого вида размещаются на небольших углообразных уступах потолка, а также в углах, образованных соединением стен и потолка.

M. daubentonii. К условиям зимовки менее требователен, чем предыдущий вид. Показатель заселенности им штольни равен 66.1%, средняя встречаемость 2.7 особ./зал, а степень агрегации 8.3. Находящиеся в спячке одиночные зверьки на-

чинают попадаться на расстоянии 28 – 80 м от входа. В центре штольни встречаемость не везде одинаковая. Среди заселенных залов встречаются места, где животные этого вида отсутствуют. Максимальное количество отмечается в дальних залах западной части штольни. В восточной половине сосредоточено 42.8% всех особей. Во время зимовки большинство зверьков размещается на потолке, где они чаще спят свободно прикрепляясь к его поверхности и реже забираются в разнообразные микроукрытия.

M. dasycneme. Вид имеет наибольшую степень неравномерности пространственного распределения по площади подземелья. Доля используемых для зимовки залов в среднем соответствует 13.6%, тогда как величина степени агрегации достигает 38.4. Такие крайние значения показателей обусловлены тем, что *M. dasycneme*, в отличие от зверьков других видов, склонен собираться большими группами в локальных местах подземелья. В исследованном подземелье основная масса животных концентрируется на двух участках. Первый расположен в 50 м западнее от третьего входа. В этой части зимует до 40 особей, которые мелкими группами (по 2 – 9 особей) располагаются в многочисленных трещинах потолка. Второй участок находится в нескольких дальних залах западной половины штольни. Здесь сосредоточено около 50% животных этого вида, зимующих в подземелье. Долевое распределение особей *M. dasycneme* между западным и восточным участками составляет 83.3 и 16.7% соответственно. Предпочтительными местами локализации являются глубокие и узкие трещины потолка.

Pl. auritus. Вид малотребовательный к условиям спячки, поэтому на зимовке занимает большую часть площади пещеры. Доля используемых видом залов достигает 81%, встречаемость 3.3 особ./зал, а степень агрегации равна 5.4. Одиночно спящие животные часто встречаются в непосредственной близости от входа на расстоянии 20 – 30 м. В центре подземелий, в 100 – 200 м от входа, встречаемость зверьков чуть выше и колеблется от 1 до 10 особей. Основная же масса сосредоточена в нескольких самых глубоких участках западной части штольни, где их численность порой достигает нескольких десятков особей на зал. Большая часть животных зимует на стенах подземелья, при этом предпочтений к спячке в микроукрытиях или в не этих мест у *Pl. auritus* не выявлено.

E. nilssonii. По абсолютной численности среди зимующих видов стоит на четвертом месте. Показатель заселенности штольни составлял 46.3%, что меньше, чем у *Pl. auritus* и *M. daubentonii*. Встречаемость составляет 2.1 особ./зал, а степень агрегации – 9.6. Животные этого вида проявляют высокую устойчивость к низким температурам. Некоторые одиночные особи могут располагаться уже на расстоянии 10 – 15 м от входа, а порой даже в зоне проникновения дневного света. В средней части подземелья вид встречается нерегулярно и имеется множество залов, где он отсутствует вовсе. Наибольшее скопление животных отмечается в западной части, в некоторых залах которой собираются до 30 особей. В целом количество зверьков, зимующих в западной и восточной частях, соотносится как 4:1. Предпочитает зимовать на потолке и, как правило, не прячется в микроукрытия.

Пространственное распределение в летнее время. Массовый весенний вылет рукокрылых из искусственных убежищ начинается с середины апреля. Большинство из зимовавших животных покидают места своего зимнего пребывания, и лето

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ

проводят на значительном удалении от последних. Однако незначительное количество все же остается в штольнях после зимовки, используя подземелья как дневное убежище. В ходе обследований, проведенных нами в начале июля, в штольне было обнаружено 107 особей 6 видов рукокрылых (см. таблицу). Самыми многочисленными здесь были *M. dasycneme* и представители группы «*mystacinus*», из которых преобладали *M. brandtii* (52 особи). Реже в пещере встречались *E. nilssonii*, а *M. daubentonii* и *Pl. auritus* были единичными. Не удалось обнаружить здесь лишь *M. nattereri*.

Среди животных, уценных летом в штольне, 91 особь была взрослыми самцами, а 16 – не принимавшие участие в размножении самки.

В светлое время суток до 93% из всех отмеченных животных пребывали в состоянии дневного покоя. При приближении сумерек они просыпались и некоторое время летали в ближайших к выходам залах, после чего вылетали из убежища на ночную охоту. В предутренние часы рукокрылые возвращались в пещеру и занимали прежние места дневок. Несколько особей *M. daubentonii* и *E. nilssonii* не проявляли признаков активности в течение ряда дней. Из-за продолжительного нахождения в состоянии глубокой гипотермии их мех был покрыт многочисленными капельками «росы». Следует отметить, что основная часть днюющих рукокрылых размещалась в пещере по одиночке, сосредотачиваясь по одной, реже по две или три особи в одном зале, и лишь *M. brandtii* и *M. dasycneme* часто, как и зимой, располагались плотными группами численностью от 4 до 7 особей в каждой.

Характер пространственного размещения рукокрылых в подземелье в летний период заметно отличается от такового зимой (рис. 2). Из-за небольшого числа зверьков в штольне общая степень заселенности убежища рукокрылыми низкая и составляла около 10%, а средняя встречаемость – 0.3 особ./зал. Наи-

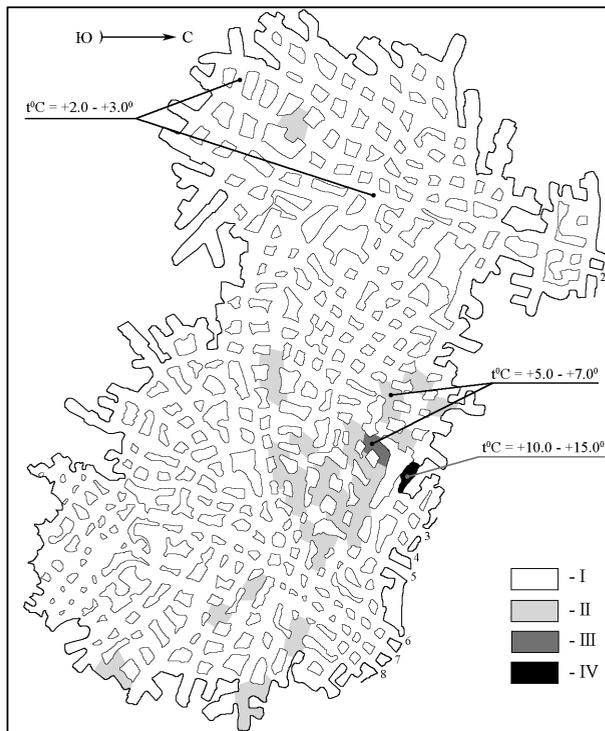


Рис. 2. Численное и пространственное распределение 6 видов рукокрылых в штольне горы Попова в июле 2005 г. Условные обозначения см. рис. 1

более используемой оказалась небольшая часть восточной половины подземелья, где в дневное время было сосредоточено почти все население рукокрылых.

Животные, как правило, занимали «теплые» залы, которые были расположены на расстоянии 50 – 100 м от входа. Температура воздуха на этих участках в течение лета сохраняется в пределах от +5 до +7°C, а у потолков в местах приближенных к входам – до +15°C.

В начале и середине лета западная половина штольни, вероятно, из-за стабильно низких температур (меньше +3°C), рукокрылыми практически не используется. Исключением являются лишь единичные особи, которые могут случайно сюда залетать при обследовании подземелья. Так, на этом участке нами в июле была обнаружена единственная летавшая особь *M. brandtii*. Животное перемещалось по галереям дальних залов, периодически присаживаясь на короткое время к разным участкам сводов. Западная часть становится обитаемой лишь с середины августа, когда начинается постепенное заселение подземелья прилетающими на зимовку животными. В это время здесь отмечаются днюющие *M. daubentonii*, *M. mystacinus*, реже *Pl. auritus* и *E. nilssonii*. Многие из них в это время находились уже в состоянии длительной гипотермии, на что указывал покрывшийся мелкими капельками росы мех животных.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследования, проведенные в штольне горы Попова, показали, что в летний и зимний периоды года степень заселенности и характер пространственного размещения рукокрылых существенно отличаются. Выбор рукокрылыми мест в подземелье в большей мере обусловлен определенной температурой, необходимой для поддержания низкого зимой и относительно высокого летом обмена веществ.

В зимнее время рукокрылые используют почти все пространство подземелья за исключением приближенных к входам участков, находящихся в зоне проникновения дневного света и наибольшего воздействия меняющихся внешних абиотических факторов. Первыми на расстоянии 10 – 30 м начинают встречаться *E. nilssonii* и *Pl. auritus*, реже – *M. daubentonii* и *M. mystacinus*. По имеющимся данным (Стрелков, 1958, 1970, 1971; Смирнов и др., 1999; Krzanowski, 1959; Bogdanowicz, 1983; Bogdanowicz, Urbańczyk, 1983), эти виды являются устойчивыми к низким температурам и даже могут встречаться в местах с температурой ниже нуля. Температурный диапазон, который оказывается оптимальным для большинства зимующих в подземелье особей, находится в пределах от +2 до +3.5°C. В местах с более высокой или низкой температурой, а также в продуваемых сквозняком залах рукокрылые редки или отсутствуют. Основное количество рукокрылых в подземелье сосредоточено по периметру, а максимальная плотность отмечается в западной его части.

Характер размещения рукокрылых в пещере определяется не только конкретными условиями зимовки, но также видовыми особенностями поведения. В силу своих видовых предпочтений часть рукокрылых располагается по одиночке, находясь на некотором расстоянии друг от друга, тогда как другая стремится образовывать скопления разной численности. Все это сказывается на показателях встречаемости, заселенности и агрегации. Так, самую высокую степень агрегации имеет

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ

M. dasycneme, который заселяет лишь небольшое количество залов подземелья, где преимущественно собираются в компактные группы. На стремление вида объединяться в большие группы указывалось и ранее (Стрелков, 1958, 1971; Смирнов и др., 1999). Охотно большими группами зимуют *M. brandtii*. Однако из-за высокой численности в подземелье вид имеет и высокий показатель встречаемости. У *M. daubentonii* и *E. nilssonii* степень скученности особей примерно одинакова, однако первый значительно шире распределен по площади штольни, чем второй. Наибольшая встречаемость и степень использования подземелья отмечалась у *Pl. auritus* и *M. daubentonii*, что объясняется отсутствием стремления особей этих видов к объединению в группы, относительно широкой их температурной толерантностью и, как следствие, большой рассредоточенностью.

Для количественной оценки встречаемости рукокрылых в подземельях многие авторы предлагают использовать показатель «плотности», рассчитывая его как среднее число особей, встреченных на 100 м учетного маршрута (Gilson, 1977; Vagrowska-Urbańczyk, Urbańczyk, 1983). В наших исследованиях, проведенных в зимнее время, это значение будет составлять 77.4 особ./100 м. В сущности, расчеты, проводимые нами на единицу площади (зал) подземелья и другими исследователями на единицу расстояния (100 м), мало отличаются и могут использоваться как эквивалентные.

Летом в штольне остается не более 1% зимовавших здесь рукокрылых. Из числа учтенных животных самцы составляли 76.9%, тогда как остальная часть – это не участвовавшие в размножении самки. Сходные результаты были получены ранее по пещерам Нижегородской области (Бакка А. И., Бакка С. В., 1999) и Южного Урала (Снитко, 2003), где доля самцов в летних сборах составляла 83 и 79.5% соответственно.

Летом животные занимают исключительно восточную часть подземелья, располагаясь в средних и близких к входу залах, где температура не опускается ниже +5°C. Выбор таких мест не случаен. Большинство летучих мышей, находящихся в подземелье, на время дня погружаются в гипотермию. Вероятно, температурный предел от +5 до +7°C является наиболее оптимальным, для того чтобы нормально засыпать и быстро просыпаться. При этом ежевечернему пробуждению и вылету из пещеры не мешает то обстоятельство, что зверьки проводят день при температуре почти такой, какая бывает здесь зимой, во время продолжительной спячки. В исследованиях зимовок рукокрылых, проведенных в Саблинских штольнях Ленинградской области, показано (Стрелков, 1971), что при температуре выше +6°C у рукокрылых резко повышается чуткость сна. При такой температуре почти невозможно рассмотреть животное вблизи, не потревожив его. Это связано с тем, что у рукокрылых в состоянии оцепенения при температуре окружающей среды +6 – +7°C уровень метаболизма составляет около 50% от этого показателя в активном состоянии, тогда как при температуре +1 – +3°C – всего лишь 0.2 – 0.4% (Ануфриева, Ревин, 2006). По-видимому, это одна из причин, по которой летучие мыши летом выбирают в штольне места с температурами выше +5°C, а в зимнее время здесь редки. Образ жизни, при котором рукокрылые летом используют пещеры как дневное убежище, впадая в непродолжительное оцепенение, вероятно, способст-

рует быстрому накоплению и эффективному сохранению внутренних энергоресурсов. Такая тактика поведения особо оправдана для не обремененных заботой о потомстве самцов и яловых самок.

Западная часть исследованного подземелья из-за низких температур и крайне высокой влажности в теплое время года рукокрылыми практически не используется.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев Т. А., Ревин Ю. В. Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии // *Plecotus et al.* 2006. № 9. С. 8 – 17.

Бака А. И., Бака С. В. Рукокрылые Нижегородской области // *Plecotus et al.* 1999. № 2. С. 44 – 59.

Глушкова Ю. В., Крускоп С. В., Федоров Н. В. Годичный мониторинг рукокрылых и их зимнем убежище в Центральной России // *Plecotus et al.* 2006. № 9. С. 25 – 31.

Ильин В. Ю. Рукокрылые лесостепной зоны Правобережного Поволжья : дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 178 с.

Ильин В. Ю., Вехник В. П., Смирнов Д. Г., Курмаева Н. М., Золина Н. Ф., Матросова О. М. Динамика численности рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) на зимовках в подземельях Самарской Луки за 20-летний период // *Экология.* 1999. № 6. С. 464 – 467.

Кузьякин А. П. Рукокрылые. М. : Сов. наука, 1950. 443 с.

Логинов В. А. Некоторые сведения о Ширяевских штольнях // *Спелеология Самарской области.* 2002. Вып. 2. С. 33 – 37.

Смирнов Д. Г. Рукокрылые Среднего Поволжья (фауна, распространение, экология, морфология) : дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 242 с.

Смирнов Д. Г., Курмаева Н. М., Вехник В. П. Динамика численности и пространственное распределение зимующих рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в одной из штолен Самарской Луки // *Plecotus et al.* 1999. № 2. С. 67 – 78.

Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М., Шепелев А. А., Ильин В. Ю. Видовая структура и динамика сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2007. № 5. С. 608 – 618.

Снитко В. П. Пещеры Южного Урала как убежище рукокрылых в период летней активности // *Plecotus et al.* 2003. № 6. С. 49 – 58.

Стрелков П. П. Материалы по зимовкам летучих мышей в Европейской части СССР // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1958. Т. 25. С. 255 – 303.

Стрелков П. П. Оседлые и перелетные виды летучих мышей в Европейской части СССР. Сообщение 1 // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1970. Т. 75, № 2. С. 38 – 52.

Стрелков П. П. Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей в Ленинградской области (Chiroptera, Vespertilionidae) // *Морфология и экология позвоночных.* Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 251 – 303.

Bagrowska-Urbańczyk E., Urbańczyk Z. Structure and Dynamics of a Winter Colony of Bats // *Acta Teriologica.* 1983. № 28. P. 183 – 196.

Bogdanowicz W. Community Structure and Interspecific Interactions in Bats Hibernating in Poznań // *Acta Teriologica.* 1983. № 28. P. 357 – 370.

Bogdanowicz W., Urbańczyk Z. Some Ecological Aspects of Bats Hibernating in City of Poznań // *Acta Teriologica.* 1983. № 28. P. 371 – 385.

Gilson R. Trois années d'observations dans la reserve souterraine de Zussen // *Bul. Rés. Nat. orn. Belg.* 1977. № 25. P. 49 – 53.

Krzanowski A. Some major aspects of population turnover in wintering bats in the cave at Pulawy (Poland) // *Acta Theriologica.* 1959. № 3. P. 27 – 42.

**ГНЕЗДОВОЙ МАТЕРИАЛ В КОЛОНИЯХ
ЧАЙКИ-ХОХОТУНЬИ (*LARUS CACHINNANS*)
НА ОСТРОВКАХ ВОДОХРАНИЛИЩА В ОКРЕСТНОСТЯХ г. МИАССА:
КОМПОНЕНТЫ И РАСПОЛОЖЕНИЕ ГНЕЗД**

И. П. Чухарева¹, С. П. Харитонов²

¹ Южно-Уральский государственный университет
Россия, 454080, Челябинск, просп. Ленина, 76
E-mail: ornis12007@yandex.ru

² Центр кольцевания птиц России ИПЭЭ РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: serpkh@gmail.com

Поступила в редакцию 15.02.11 г.

Гнездовой материал в колониях чайки-хохотуньи (*Larus cachinnans*) на островках водохранилища в окрестностях г. Миасса: компоненты и расположение гнезд. – Чухарева И. П., Харитонов С. П. – Работа проводилась в 2007 – 2009 гг. на 3 моновидовых колониях чайки-хохотуньи в окрестностях г. Миасса Челябинской области. Чайки-хохотуньи строят гнезда на территории колонии, где насчитывалось до 30 типов субстрата. Гнезда обычно строятся из того материала, который имеется на гнездовом участке. Состав гнездового материала отдельных гнезд может служить показателем социальных отношений между соседними гнездящимися парами. Расстояние между ближайшими гнездами, содержащими разноименные компоненты строительного материала, меньше, чем между гнездами с одноименными компонентами. Это указывает на то, что в ситуациях, напряженных доминантных отношений между соседями (такое встречается при малых расстояниях между гнездами), подчиненная особь вынуждена приносить материал для гнезда, собирая его за пределами гнездового участка.

Ключевые слова: структура колоний, чайка-хохотунья, гнездовой материал, доминантные отношения.

Nest material in yellow-legged gull (*Larus cachinnans*) colonies on the islets of a reservoir near Miass City: components and nest location. – Chukhareva I. P. and Kharitonov S. P. – The study was made of 3 single-species colonies of Yellow-legged Gulls near Miass City (Chelyabinsk Region) in 2007 – 2009. Yellow-legged Gulls build their nests in colonies which are posed on nearly 30 substrate types. As a rule, nests are built using materials available on the nesting territory. The nest material content may serve as an indicator of the social relations between neighbouring breeding pairs. The distance between the neighbouring nests with different kinds of their nest material components was shorter than that between the nests with the same components. This indicates that in strained dominant relations between neighbours (which takes place in case of a short inter-nest distance), the subordinate gull is forced to collect material for its nest outside its own breeding territory.

Key words: colony structure, Yellow-legged Gull, nest material, dominant relations.

ВВЕДЕНИЕ

В Южном Зауралье чайка-хохотунья гнездится небольшими колониями – до примерно полутора сотен гнезд (Чухарева, 2010). В качестве места гнездования эти птицы выбирают участки у надводной растительности (прибрежной или в цен-

тре открытой воды), сплавины на болоте или острова (Чухарева, 2010). В большинстве исследуемых моновидовых колоний гнезда чайки-хохотуни были расположены на разных островах в пределах одного водохранилища. Поэтому гнезда каждого отдельного острова образуют группу по отношению ко всем остальным гнездам. В пределах каждого отдельного острова отмечено случайное распределение гнезд (Чухарева, 2007 *а*, 2010).

Материал, из которого птицы строят свои гнезда, обычно рассматривается с двух точек зрения: как теплоизоляция для кладки и как маскировка яиц (Ламехов, 1999, 2005; Чухарева, 2007 *б*, *в*). Для изучения последнего цвет скорлупы сравнивался с цветом гнездового материала, на фоне которого размещалась кладка (Ламехов, Серая, 2006).

Однако характер гнездового материала может свидетельствовать и об особенностях пространственной структуры колоний птиц. Формирование внутривидовой пространственной структуры происходит в результате постепенного заселения территории и создания определенного типа распределения особей в пространстве, а также при образовании группировок. Упорядоченность распределения вызвана внутривидовыми механизмами и отношениями организмов со средой (Михеев, 1978). На пространственное распределение гнезд влияют социальные отношения, складывающиеся между отдельными особями (Панов, 1983). О характере отношений между соседними гнездящимися особями можно судить на основе прямых наблюдений. Однако такие наблюдения весьма трудоемки, поэтому в выяснении социальной структуры большую помощь могут оказать и косвенные признаки. В настоящем исследовании удалось показать, что одним из таких признаков может служить состав гнездового материала отдельных гнезд.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа по анализу гнездового материала проводилась в 2007 – 2009 гг. на 3 колониях чайки-хохотуни в окрестностях г. Миасса Челябинской области. Всего получены данные по 196 гнездам чайки-хохотуни. Во время посещений колоний гнезда всех найденных видов птиц картировались при помощи комбинированного использования GPS-навигатора Garmin 12XL и рулетки. Для колоний чаек-хохотуний расстояния между гнездами удавалось вычислять довольно точно, поскольку эти колонии значительно менее плотные, чем моновидовые колонии озерных чаек. Ошибка в координатах GPS здесь сказывается значительно меньше (подробно о методике см. Харитонов и др., 2011). При картировании колоний с гнезд чайковых птиц снимались биологические характеристики гнезд: стадия сезона размножения, размеры гнезда, подробно фотографировался строительный материал гнезда и т.д. Характер распределения гнезд с разными биологическими характеристиками позволяет понять характер формирования колонии и взаимоотношения между особями, т.е. собственно структуру колонии (Харитонов, 2006, 2007; Чухарева, 2010).

Во время посещения колоний фотографировались участки с гнездами. Площадь каждого анализируемого участка составляла приблизительно 2 – 4 м². Строительный материал гнезд чаек-хохотуний собирали после того, как птенцы покину-

ГНЕЗДОВОЙ МАТЕРИАЛ В КОЛОНИЯХ ЧАЙКИ-ХОХОТУНЬИ

ли гнезда. По данным фотоматериалов в базе данных отмечали: виды растений, встречающихся в районе исследуемого участка; виды и части растений, являющихся компонентами гнезда и их процентное соотношение. Виды растений определяли по форме, окраске, местоположению и чередованию листьев, форме и окраски стебля. Вид цветковых растений определяли также и по особенностям строения и окраске цветка (Горчаковский и др., 1994; Федоров и др., 1962). Проводили сравнительный анализ растительности субстрата и строительного материала гнезда: сравнивали долю местного гнездового материала и долю удаленного гнездового материала для каждого гнезда чайки-хохотуньи. При этом весь строительный материал гнезда был принят за 100%, а доля каждого составного гнездового компонента определялась визуально в процентном соотношении ко всему гнезду. Это позволило выявить виды растений, которые чайки не используют в ходе строительства, а также дополнительный материал, который отсутствует на данном участке, и чайки приносят его с другой территории. Среднюю долю того или иного использованного материала в каких-либо категориях гнезд получали стандартным образом: доли каждого представленного в гнездах материала для всех гнезд выборки суммировались, полученная сумма делилась на количество гнезд в выборке.

Были составлены карты распределения гнезд, содержащих отдельный вид растения в составе гнезда. Затем составили общую карту колонии путем наложения нескольких карт, каждая из которых содержит информацию о распределении гнезд, имеющих в составе конкретный строительный компонент. Используя программу «Карта колонии» (Харитонов, 1999), для каждого строительного компонента определенного гнезда вычисляли расстояния до всех остальных гнезд, определяли тип распределения в колонии, минимальное расстояние до гнезда, содержащего данный компонент, и до гнезда, в котором данный компонент отсутствует.

Использовали общепринятые критерии оценки достоверности отличий изучаемых выборок (Лакин, 1973). Для сравнения долей гнездового материала в разных категориях гнезд использовался непараметрический критерий Ман-Уитни (Mann-Whitney).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Состав гнездового материала. В 2007 – 2009 гг. в качестве основных компонентов гнездового материала птицами были выбраны среди местных компонентов субстрата ветки и листья березы, хвоя сосны, полынь и осока, а из удаленных от гнездовой территории компонентов субстрата: рогоз узколистый и тростник южный, осока, полынь, хвоя сосны. При сравнении гнездового материала трех лет были отмечены только 2 типа субстрата, на которых гнезда чаек-хохотуний располагались в течение всех трех лет работы: 1) ветки и листья ивы, ветки и листья березы, осока, осот, земляника; 2) листья и ветки березы, осока, мох, лапчатка, осот, одуванчик, земляника, лопух большой, грибы.

Семь типов субстрата использовались птицами в течение двух последовательных лет: 2 типа в 2007 и 2008 гг. – 1) ветки и листья березы, мох, полынь, одуванчик; 2) хвоя и ветки сосны, полынь, земляника, одуванчик, осот; и 5 типов в 2008 и 2009 гг. – 1) ветки и листья березы, крапива, лапчатка, одуванчик, земляника, осот;

2) ветки и листья березы, осот, полынь, лапчатка, одуванчик; 3) ветки и листья березы, ветки и хвоя сосны, шишки, земляника, осот, лапчатка, одуванчик; 4) ветки и листья березы, мох, осот, лапчатка; 5) ветки и листья березы, листья ивы, осока.

В 2007 – 2009 гг. в гнездах чайки-хохотуни, расположенных на субстрате из веток и листьев ивы, веток и листьев березы, осоки, осота, земляники, доля компонентов местного гнездового материала составляла 80%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистный, осока, мох, водоросли) – 20% ($N = 7$ гнезд). На субстрате из веток и листьев березы, осоки, мха, лапчатки, осота, одуванчика, земляники, лопуха большого и грибов доля компонентов местного гнездового материала составляла более 90%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистный, листья ивы, полынь, можжевельник, полиэтилен) – 7.8% ($N = 11$).

В 2007 – 2008 гг. в гнездах чайки-хохотуни, расположенных на субстрате из хвои и веток сосны, полыни, земляники, одуванчика и осота, доля компонентов местного гнездового материала составляла 85%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистный, листья березы) – 15% ($N = 3$). На субстрате из веток и листьев березы, мха, полыни и одуванчика доля компонентов местного гнездового материала составляла 75%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистный, листья ивы, осока, полынь, хвоя сосны, водоросли, полиэтилен) – 25% ($N = 14$).

В 2008 – 2009 гг. в гнездах чайки-хохотуни, расположенных на субстрате из веток и листьев березы, крапивы, лапчатки, одуванчика, земляники и осота, доля компонентов местного гнездового материала составляла 58%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистный, листья ивы, хвоя сосны, можжевельник, полынь, осока, мох, полиэтилен) – 42% ($N = 30$). На субстрате из веток и листьев березы, осота, полыни, лапчатки и одуванчика доля компонентов местного гнездового материала составляла 69%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистный, листья ивы, хвоя сосны, злаковые, осока и перья) – 31% ($N = 11$). На субстрате из веток и листьев березы, веток и хвои сосны, шишек, земляники, осота, лапчатки и одуванчика доля компонентов местного гнездового материала составляла 41%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистный, полынь, осока, мох и бумага) – 14% ($N = 15$). На субстрате из веток и листьев березы, мха, осота и лапчатки доля компонентов местного гнездового материала составляла 85%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, полынь, осока, мох, хвоя и ветки сосны, листья ивы, листья и ветки клена, злаковые и водоросли) – 15% ($N = 3$). На субстрате из веток и листьев березы, листьев ивы и осоки доля компонентов местного гнездового материала составляла 55%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (полынь и мох) – 45% ($N = 2$).

Большинство мест гнездования были заселены только в один из трех лет исследования. В последующие года некоторые из этих гнезд сохраняются, но птицами не используются. В ходе проведения исследований были обнаружены отдельные типы субстрата, на которых птицами было построено не более двух гнезд. В течение одного года работы количество использованных типов субстратов гнездо-

ГНЕЗДОВОЙ МАТЕРИАЛ В КОЛОНИЯХ ЧАЙКИ-ХОХОТУНЬИ

вания не превышало 30, как это отмечено в 2008 г. для 118 гнезд чайки-хохотуньи. Среди рассматриваемых типов субстрата 15 содержали только по 1 гнезду, 6 типов субстрата – по 2 гнезда, 1 тип субстрата – 3 гнезда, 1 тип субстрата – 5 гнезд, 1 тип субстрата – 6 гнезд, 2 типа субстрата – 7 гнезд, 1 тип субстрата – 8 гнезд, 1 тип субстрата – 13 гнезд, 1 тип субстрата – 19 гнезд, 1 тип субстрата – 22 гнезда. Например, на субстрате из листьев и веток березы, листьев и веток ивы располагались 5 гнезд. Доля компонентов местного гнездового материала в них составляла 72%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (рогоз узколистый, полынь и осока) – 28%. На субстрате из листьев и веток березы, осоки, полыни, одуванчика, крапивы, лапчатки и осота располагались 6 гнезд. Доля компонентов местного гнездового материала в них составляла 95.8%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистый, мох) – 4.2%.

На субстрате из веток и листьев березы, лапчатки, осота, одуванчика, брусники, веток ольхи, полыни располагались 7 гнезд. Доля компонентов местного гнездового материала в них составляла 94%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистый, полынь, хвоя сосны, осока и мох) – 6%.

На субстрате из веток и листьев березы, осоки, лапчатки, одуванчика, земляники и осота располагались 19 гнезд. Доля компонентов местного гнездового материала в них составляла 73%, а доля компонентов удаленного гнездового материала (тростник южный, рогоз узколистый, полынь, хвоя сосны, листья ольхи, шишки и мох) – 27%.

В 2008 г. наибольшее количество типов субстратов было занято не более чем двумя гнездами. На большинстве типов субстрата располагались гнезда, в которых преобладают компоненты местного строительного материала. Однако на субстратах из осоки, полыни и одуванчика или из листьев и веток березы, веток сосны и листьев ивы чайки-хохотуньи строили гнезда в основном из принесенного материала. В первом случае – из рогоза узколистого и тростника южного, а во втором – из осоки, полыни и полиэтилена.

В 2009 г. практически все гнезда колонии располагались по одному в различных по типу субстратах. Всего было отмечено 16 типов субстрата. Среди них по 2 гнезда было построено на каждом только из 4 типов субстрата, по 3 гнезда – на каждом из 3 типов и 8 гнезд на 1 типе субстрата. На субстрате, представленном листьями и ветками березы, осокой и мхом, было построено 3 гнезда. Наиболее предпочитаемый тип субстрата состоял из одних только листьев и веток березы, без примеси другой растительности. На нем было обнаружено 8 гнезд. На некоторых из рассматриваемых типов субстрата чайки-хохотуньи построили не более двух гнезд.

Расположение гнезд с разным гнездовым материалом. Чайки-хохотуньи независимо от продолжительности заселения образуют группы гнезд в моно- и поливидовых колониях, так как гнезда располагают на островах водохранилища или сплавилах одного болота (хотя на каждом острове или сплавине гнезда распределены случайно (Чухарева, 2010)). В моновидовой колонии чайки-хохотуньи гнезда располагались под березой, сосной или ивой на островах водохранилища в окрестностях г. Миасс. У чайки-хохотуньи при строительстве гнезда получались менее

заметными по отношению к субстрату (Чухарева, 2007 б, 2010; Чухарева, Харитонов, 2007).

По данным Ю. А. Исакова с соавторами, чайки обычно строят гнезда из близко расположенного материала. Только в одной группе рядом расположенных гнезд были принесенные с берега веточки березы (Исаков и др., 1947). Наши исследования подтверждают, что чайки-хохотуньи используют в основном тот материал, который находится поблизости от гнезда. Этим обеспечивается меньшая замет-



Рис. 1. Гнездо чайки-хохотуньи, расположенное на вершине острова под сосной. Гнездо обведено штриховой линией

ности гнезд на окружающем субстрате (рис. 1, 2).

Некоторые компоненты субстрата чайки-хохотуньи не использовали для строительства гнезда, несмотря на их обилие в районе гнездования. К ним относятся кора сосны, одуванчик, земляника, лопух большой, осот, мать-и-мачеха. Некоторые чайки-хохотуньи не брали для строительства гнезда осоку, мох и ветки березы. Однако некоторые компоненты гнезд явно не присутствовали в биотопе гнездования. Дополнительный материал, который чайки-хохотуньи приносили не с территории биотопа: рогоз узко-

лиственный, тростник южный, листья ивы, листья и соцветия березы, листья и ветки клена, листья ольхи, хвоя, ветки и шишки сосны, можжевельник, мох, полынь, водоросли, осока, злаковые, перья, полиэтилен, металл и бумага (Чухарева, 2010). Птицы приносили его с большого расстояния. Это касается, в частности хвои, можжевельника и полыни. Данные компонента являются



Рис. 2. Гнездо чайки-хохотуньи, расположенное под березой у воды. Гнездо обведено штриховой линией

остропахучими, велика вероятность, что чайки приносили их для очистки гнезд от паразитов. Подобное явление известно и у других видов птиц.

ГНЕЗДОВОЙ МАТЕРИАЛ В КОЛОНИЯХ ЧАЙКИ-ХОХОТУНЬИ

Сравнение расстояний между гнездами с одноименными и разноименными компонентами проводили следующим образом: для каждого гнезда чайки определяли минимальное расстояние до соседнего гнезда с одноименными компонентами и до соседнего гнезда с разноименными компонентами; попарно сравнивались расстояния от рассматриваемого гнезда до двух указанных типов гнезд. При сравнении расстояний между гнездами с одноименными и разноименными компонентами строительного материала по отношению к субстрату получилось, что расстояние между гнездами, содержащими разноименные компоненты строительного материала, было меньше, чем между гнездами, содержащими одноименные компоненты гнезда (таблица) (Чухарева, 2010).

Статистические данные для гнезд с одноименными и разноименными компонентами

Год	Число пар расстояний	Среднее расстояние до гнезда с одноименными компонентами \pm стандартная ошибка, м	Среднее расстояние до гнезда с разноименными компонентами \pm стандартная ошибка, м	Достоверность различий (Z Mann-Whitney, P)
2007	11	44.56 \pm 28.0	5.49 \pm 1.42	2.49, $P = 0.012$
2008	28	10.23 \pm 3.47	2.32 \pm 0.34	3.05, $P = 0.0023$
2009	24	18.6 \pm 4.29	6.65 \pm 1.66	3.26, $P = 0.0011$

Возможно, что при определенном близком расположении гнезд друг к другу происходит перекрытие охранных зон или охранные зоны вплотную соприкасаются. Минимальное расстояние между центрами гнезд серебристых чаек на территории Восточной Сибири составляет 1.28 м (Пыжьянов, 1997). Минимальное расстояние между краями гнезд для данного вида равно 15 – 20 см (Татаринкова, 1982). У таких чайковых птиц, как озерные чайки, во время заселения территории проявляется стремление построить гнездо как можно ближе к гнезду соседа. Оптимальное расстояние между центрами соседних гнезд L у озерных чаек составляет 70 – 100 см. В случаях, когда $L < 70$ см, между соседними гнездящимися парами чаек устанавливаются доминантные отношения. Эта закономерность наблюдается практически всегда. Хотя в некоторых случаях расстояние между центрами гнезд при проявлении доминантных отношений может превышать 70 см (Харитонов, 1989).

Отличия видового состава растительности у наиболее близкорасположенных гнезд, несмотря на однородность субстрата, в наших изучаемых колониях 2007 – 2009 гг. указывают на возможные случаи проявления агрессии доминирующей особи при попытках подчиненной особи собрать с гнездового участка строительный материал. Поэтому в ситуациях, когда расстояние между гнездами мало, между соседними парами чаек-хохотуней, как и в колониях озерной чайки, скорее всего, образуются доминантные отношения. Подчиненная особь в таких условиях не может чувствовать себя полностью свободной даже на своем гнездовом участке, временами она подвергается агрессии со стороны доминантного соседа (Харитонов, 1989). При наличии доминантных отношений подчиненная особь вынуждена приносить материал для гнезда, собирая его за пределами гнездового участка. Это предположение подтверждается также данными устного сообщения К. Е. Литвина, изучавшего особенности гнездования гусеобразных: в пределах колонии в основ-

ном гнезда представлены сходным строительным материалом; однако были отмечены единичные случаи строительства гнезда из крупных ветвей деревьев, которых в районе колонии не встречалось; такое гнездо по форме напоминает гнездо дневного хищника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кроме характерных моновидовых пространственных агрегаций и различной предпочтительности (значимости) для чаек разных частей колонии, что было выяснено для чайковых ранее, удалось выявить и другие особенности структуры колоний чайковых. Удалось понять, что такая, казалось бы, нейтральная характеристика, как гнездовой материал, зависит от взаимоотношений между соседями. Поэтому состав гнездового материала отражает структуру колонии в случае возникновения более плотных группировок гнездящихся пар в части социальных отношений между особями.

Чайки-хохотуни строят гнезда на гнездовой территории колонии, насчитывающей до 30 типов субстрата. Гнезда обычно строятся из того материала, который имеется на гнездовом участке. Тем не менее, расстояние между ближайшими гнездами, содержащими разноименные компоненты строительного материала, меньше, чем между гнездами с одноименными компонентами. Это указывает на то, что в ситуациях напряженных доминантных отношений между соседями подчиненная особь вынуждена приносить материал для гнезда, собирая его за пределами гнездового участка.

Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук Рязановой Лидии Васильевне за помощь в определении видовой принадлежности растений, входящих в состав гнездового материала чайковых птиц, а также кандидату биологических наук руководителю Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН Литвину Константину Евгеньевичу за предоставление некоторых материалов исследований по гнездованию гусеобразных и помощь в обработке материала. Авторы признательны студентам Южно-Уральского государственного университета Дацко Светлане, Курочкиной Веронике, Малыгину Денису и Таг Евгению за бескорыстную помощь при сборе материалов в ходе полевых исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-90700).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский Л. П., Шурова Е. А., Князев М. С. Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М. : Наука, 1994. 316 с.

Исаков Ю. А., Крумина М. К., Распопов М. И. Материалы по экологии обыкновенной чайки (*Larus ridibundus* L.) // Очерки природы Подмосковья и Московской области. М. : МОИП, 1947. С. 104 – 187.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1973. 343 с.

Ламехов Ю. Г. Характеристика гнезд колоний видов птиц на примере озерной чайки и черношейной поганки // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. 1999. № 3. С. 131 – 141.

ГНЕЗДОВОЙ МАТЕРИАЛ В КОЛОНИЯХ ЧАЙКИ-ХОХОТУНЬИ

Ламехов Ю. Г. Биология гнездовой жизни озерных чаек (*Larus ridibundus*) при обитании в разных группировках гнездового биотопа // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. 2005. № 7. С. 242 – 255.

Ламехов Ю. Г., Серая Е. А. Окраска скорлупы яиц озерной чайки // Орнитологические исследования в Северной Евразии : тез. XII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2006. С. 476 – 477.

Михеев А. В. Пространственная структура популяций у птиц // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 12. С. 1834 – 1841.

Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М. : Наука, 1983. 424 с.

Пыжьянов С. В. Серебристая чайка на Байкале. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та, 1997. 70 с.

Татаринкова И. П. Экология большой морской и серебристой чаек на Айновых островах в период гнездования // Экология и морфология птиц на крайнем северо-западе СССР. М. : Наука, 1982. С. 66 – 79.

Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 352 с.

Харитонов С. П. Доминантные отношения между гнездящимися озерными чайками (*Larus ridibundus*) // Зоол. журн. 1989 Т. 68, № 7. С. 110 – 118.

Харитонов С. П. Компьютерная программа «Карта колонии», исполняемый файл – colonmap.exe. М., 1999.

Харитонов С. П. Пространственно-этологическая структура колоний околородных птиц : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 49 с.

Харитонов С. П. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии // Методы и теоретические аспекты исследований морских птиц : материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов н/Д : Изд-во Юж. науч. центра РАН, 2007. С. 83 – 97.

Харитонов С. П., Иваненко Н. Ю., Чухарева И. П., Анисимов Ю. А. Использование GPS-навигатора для картирования колоний птиц: методическая проверка // Поволж. экол. журн. 2011. № 1. С. 59 – 69.

Чухарева И. П. Влияние защитной покровительственной окраски кладки и гнезда на успешность размножения колониальных видов птиц в Челябинской области // Конкурс грантов студентов, аспирантов и молодых ученых вузов Челябинской области, 2007 : сб. рефератов науч.-исслед. работ аспирантов. Челябинск : Изд-во Юж.-Урал. гос. ун-та, 2007 а. С. 34 – 35.

Чухарева И. П. Значение покровительственной окраски кладки яиц в защите потомства колониальных околородных птиц // Экология и безопасность жизнедеятельности : сб. статей VII Междунар. науч.-практ. конф. Пенза : Изд-во Пензен. гос. с.-х. акад., 2007 б. С. 210 – 212.

Чухарева И. П. Особенности гнездования серебристых чаек и лысух в пос. Сухомесово // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц : материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов н/Д : Изд-во Юж. науч. центра РАН. 2007 в. С. 247 – 248.

Чухарева И. П. Пространственно-этологическая структура колоний чайковых птиц Южного Зауралья : распределение гнезд и виды-сателлиты : дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. С. 20 – 31, 109 – 140.

Чухарева И. П., Харитонов С. П. Влияние защитной покровительственной окраски гнезд на успешное размножение чайковых птиц // Экология и научно-технический прогресс : материалы VI Междунар. науч.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь : Изд-во Перм. гос. техн. ун-та, 2007. С. 331 – 334.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.272.6 (470.44)

СИРИЙСКИЙ ДЯТЕЛ (*DENDROCOPOS SYRIACUS*) – НОВЫЙ ГНЕЗДЯЩИЙСЯ ВИД САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А. В. Беляченко, Е. Ю. Мельников

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: veliger59@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.02.10 г.

Сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus*) – новый гнездящийся вид Саратовской области. – Беляченко А. В., Мельников Е. Ю. – В пригородном лесопарке г. Саратова 15.05.2011 г. найдено гнездовое дупло сирийского дятла. Кроме того, пара спаривавшихся дятлов была отмечена в окрестностях г. Энгельса в конце апреля. Здесь же 21.06.2011 г. у гнездового дупла обнаружены два птенца-слетка сирийского дятла. Третьего птенца взрослый самец выкармливал в гнезде. Перечисленные факты подтверждают гнездование сирийского дятла в Саратовской области.

Ключевые слова: сирийский дятел, гнездование, Саратовская область.

Syrian woodpecker (*Dendrocopos syriacus*) as a new nesting species of the Saratov region. – Belyachenko A. V. and Melnikov E. Y. – A nesting hole of the Syrian woodpecker was found at a suburban woodland park of Saratov City on 15 May, 2011. Moreover, a pair of copulating woodpeckers was revealed at Engels City suburbs (Saratov region) in late April. Two baby birds of the Syrian woodpecker were found in the nesting hole on 21 June, 2011. The adult male brought up a third baby bird inside the nest. These facts confirm the nesting of Syrian woodpecker in the Saratov region.

Key words: Syrian woodpecker, nesting, Saratov region.

Ареал сирийского дятла (*Dendrocopos syriacus* Hemprich et Ehrenberg, 1833) в последнее столетие в результате различных причин глобального масштаба значительно расширился. С конца XIX в. из мест первоначального исторического гнездования в Турции дятел последовательно проник сначала в Ливан и Израиль, а затем на Балканы, в страны Центральной и Восточной Европы (Munteanu, Samwald, 1997). Динамика расселения этого вида по Украине, западным, южным и юго-восточным регионам Европейской части России была подробно изучена (Белик и др., 2003; Завьялов и др., 2008; Zavalov et al., 2008). От западных границ России ареал расширился в восточном и северо-восточном направлениях: было установлено гнездование сирийского дятла в Брянской (Косенко, 1998), Белгородской (Бардин, 2005) и Воронежской (Барышников, 2001) областях. На территории Нижнего Поволжья сирийский дятел впервые зарегистрирован в сентябре 1993 г. в Калмыкии; в 1997 г. вид отмечен на гнездовании в г. Элиста (Кукиш, Музаев, 2001). В Волгоградской области три особи этого вида были встречены в январе-феврале 1995 г. (Завьялов, Альберти, 1996), а в следующий полевой сезон регистрации дятлов становятся регулярными (Завьялов и др., 1996). В феврале 2005 г. вид встречен

СИРИЙСКИЙ ДЯТЕЛ (*DENDROCOPOS SYRIACUS*)

в черте г. Саратова (Завьялов и др., 2007). Через два года, в ноябре 2007 г., несколько особей сирийского дятла наблюдали в окрестностях с. Усовка Воскресенского района Саратовской области (Завьялов и др., 2008).

По наблюдениям авторов, сирийский дятел в Саратовской области появился несколько ранее: в зимние периоды 1994 – 1996 гг. одиночные особи держались несколько недель в ольшанниках по берегам ручья у с. Вязовка Тагитцевского района Саратовской области. Возможно, эти встречи объясняются далекими и нерегулярными трофическими кочевками птиц, так как в последующие годы, несмотря на периодические зимние учеты других видов дятлов в лесах Саратовского района и ближайших окрестностях г. Саратова, сирийский дятел не встречался.

Зимой 2010 – 2011 гг. самка и самец сирийского дятла обитали на территории Городского парка культуры и отдыха г. Саратова, где держались преимущественно у кормушек. Следует отметить, что в парке в зимнее время дятлы встречались еще годом ранее: в январе – марте 2009 г. (Завьялов и др., 2010). Гнездовое дупло сирийского дятла было найдено 15.05.2011 г. в лесопарке «Кумысная поляна» в черте г. Саратова (здесь и далее координаты даны по GPS-навигатору, калиброванному с использованием программы Google Earth 6.0.2 – 51°33'43" с.ш., 45°53'57" в.д.). Его гнездовой участок расположен на северо-западном макросклоне водораздельного Лысогорского плато, в низовьях крупного лесного оврага. На пологом склоне

преобладает осина, встречаются клен остролиственный, липа сердцелистная, у ручья на дне оврага – ольха клейкая. Дупло устроено в осине, леток находится на высоте 5 м, ориентирован на юг (рисунок). В момент обнаружения дятлы насиживали кладку, сменяясь через каждый час. Выкармливание птенцов, находящихся в гнезде, наблюдалось 30.05.2011 г. Взрослые птицы вели себя очень осторожно и подолгу не подлетали к дуплу, если исследователь находился рядом с ним. В результате следующего наблюдения 20.06.2011 г. установлено, что на гнездовом участке постоянно держалась одна молодая птица, взрослых особей обнаружено не было. К описанным выше фактам следует добавить, что в низовьях оврага, где расположен индивидуальный участок сирийского дятла, в непосредственной близости от его границ гнездятся и другие дятлы – желна, средний и две пары большого пестрого (Мельников, Беляченко, 2009); сирийский дятел использовал для гнездования старое дупло, в котором в 2010 г. выводил птенцов большой пестрый дятел.

Вторая пара сирийских дятлов была отмечена 23.04.2011 г. в лесопарке г. Энгельса, на левом берегу р. Волги (51°29'30" с.ш., 46°04'10" в.д.). Зафиксировано



Сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus*) у гнездового дупла в лесопарке «Кумысная поляна» г. Саратова. Фото Е. Ю. Мельникова

спаривание особей, однако гнездового дупла долгое время обнаружить не удалось. Только 21.06.2011 г. по громким крикам двух слетков был найден гнездовой участок сирийского дятла. Взрослый самец с интервалом в 15 – 20 мин. кормил третьего птенца, еще находящегося в гнезде, изредка подлетая к слеткам. Гнездовой участок находится в глубине высокой левобережной поймы р. Волги, в роще тополя белого площадью около двух гектаров. Дупло размещено в стволе тополя на высоте 11 – 12 м от поверхности земли. На исследованном участке гнездятся также большой пёстрый дятел, 6 пар скворцов, использующих старые дупла пёстрого дятла и полости в стволах сухих деревьев.

Таким образом, приведенные факты подтверждают гнездование сирийского дятла в Саратовской области. Птица в значительной степени приурочена к антропогенному ландшафту и к лесным массивам с высокой антропогенной нагрузкой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бардин А. В. Сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* гнездится в окрестностях «Леса на Ворскле» // Рус. орнитол. журн. 2005. Т. 14, № 291. С. 554 – 556.
- Барышников Н. Д. Сирийский дятел – новый гнездящийся вид Воронежской области // Орнитология. 2001. № 29. С. 282.
- Белик В. П., Поливанов В. М., Тильба П. А., Джамирзоев Г. С., Музаев В. М., Букреева О. М., Русанов Г. М., Реуцкий Н. Д., Мосейкин В. Н., Чернобай В. Ф., Хохлов А. Н., Ильяхов М. П., Мнацеканов Р. А., Комаров Ю. Е. Современные популяционные тренды гнездящихся птиц Южной России // Стрепет. 2003. Вып. 1. С. 10 – 30.
- Завьялов Е. В., Альберти Л. Г. Сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* в Волгоградской области // Рус. орнитол. журн. 1996. Экспресс-вып. № 1. С. 3–4.
- Завьялов Е. В., Капранова Т. А., Альберти Л. Г. Характеристика зимнего населения птиц юга Волгоградской области // Кавказ. орнитол. вестн. 1996. Вып. 8. С. 11 – 14.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю., Угольников К.В. Птицы севера Нижнего Поволжья : в 5 кн. Кн. III. Состав орнитофауны. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2007. С. 277 – 278.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Мосолова Е. Ю. Динамика распространения сирийского дятла (*Dendrocopos syriacus*) в Нижнем Поволжье // Вестн. Южного научного центра РАН. 2008. Т. 4, № 2. С. 109 – 112.
- Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. Экологические аспекты распространения и численности пестрых дятлов (*Dendrocopos*) на севере Нижнего Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. 2010. Т. 10. Сер. Химия. Биология. Экология. Вып. 2. С. 70 – 78.
- Косенко С. М. Гнездование сирийского дятла в Брянской области // Орнитология. 1998. Вып. 28. С. 226.
- Кукиш А. И., Музаев В. М. Сирийский дятел – новый гнездящийся в Калмыкии вид // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : материалы Междунар. конф. (XI Орнитол. конф.). Казань : Изд-во «Матбугат йорты», 2001. С. 341 – 342.
- Мельников Е. Ю., Беляченко А. В. Особенности обитания желны (*Dryocopus martius* L., 1758) в пригородном лесу Саратова // Экология, эволюция и систематика животных : материалы Всерос. конф. с междунар. участием. Рязань : Изд-во Рязан. гос. ун-та, 2009. С. 231 – 233.
- Munteanu D., Samwald O. Syrian Woodpecker *Dendrocopos syriacus* // The EBCC Atlas of European Breeding Birds : Their Distribution and Abundance. London : T & A. D. Poyser Ltd, 1997. P. 450 – 451.
- Zavialov E. V., Tabachishin V. G., Mosolova E. Y. Expansion of Syrian Wood-pecker in European Russia and Ukraine // Dutch Birding. 2008. Vol. 30, № 4. P. 236 – 238.

УДК 595.771:576.312.37(470.64)

**ФАУНА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ХИРОНОМИД
CHIRONOMUS MEIGEN И *CAMPTOCHIRONOMUS* KIEFFER
(CHIRONOMIDAE, DIPTERA) В ВОДОЁМАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА
И ПРЕДКАВКАЗЬЯ**

М. Х. Кармоков¹, Н. В. Полуконова²

¹ Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова
Россия, 360004, Нальчик, Чернышевского, 173
E-mail: lacedemon@rambler.ru

² Саратовский государственный медицинский университет им. В. И. Разумовского
Россия, 410012, Саратов, Б. Казачья, 112
E-mail: polukonovanv@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.10.11 г.

Фауна и особенности распространения хирономид *Chironomus* Meigen и *Camptochironomus* Kieffer (Chironomidae, Diptera) в водоёмах Центрального Кавказа и Предкавказья. – Кармоков М. Х., Полуконова Н. В. – На территории Центрального Кавказа и Предкавказья с использованием кариотипического анализа выявлено 18 видов *Chironomus* (17 – подрода *Chironomus* s.str. и 1 – *Lobochironomus*) и 2 – *Camptochironomus*. Виды *Chironomus* и *Camptochironomus* относились к пяти цитологическим комплексам: thummi, pseudothummi, parathummi, lacunarius и camptochironomus. Число видов уменьшалось с увеличением высоты над уровнем моря. На равнине и предгорье, до 1000 м н.у.м., преобладали виды *Chironomus* цитологического комплекса thummi. В высокогорных водоёмах (выше 1000 м н.у.м.) преобладали виды *Chironomus* цитологического комплекса pseudothummi.

Ключевые слова: *Chironomus*, *Camptochironomus*, видовой состав, распространение, Кавказ.

Fauna and distribution peculiarities of chironomids *Chironomus* Meigen and *Camptochironomus* Kieffer (Chironomidae, Diptera) in the waterbodies of Central Caucasus and Ciscaucasia. – Karmokov M. Ch. and Polukonova N. V. – 18 *Chironomus* species (17 *Chironomus* s.str. subspecies and 1 *Lobochironomus*) and 2 *Camptochironomus* were identified in the Central Caucasus and Ciscaucasia by karyotype analysis. The *Chironomus* and *Camptochironomus* species belong to five cytological complexes, namely: thummi, pseudothummi, parathummi, lacunarius, and camptochironomus. The number of species decreased with increasing of altitude above sea level. On the plain and foothills lower 1,000 m above sea level, *Chironomus* of the cytological complex thummi prevailed. In the highland waterbodies (1,000 m asl), *Chironomus* of the cytological complex pseudothummi prevailed.

Key words: *Chironomus*, *Camptochironomus*, species composition, distribution, Caucasus.

Несмотря на хорошую изученность массовых видов *Chironomus* Meigen, 1803 и *Camptochironomus* Kieffer, 1918 по морфологии и кариотипу, их видовой состав и особенности распространения во многих регионах до сих пор не исследованы. Видовую идентификацию позволяет проводить анализ политенных хромосом. Поэтому о фауне *Chironomus* и *Camptochironomus* можно судить только в регионах, где определение видов сопровождалось цитогенетическим исследованием. К регионам, совсем не изученным ни в отношении фауны *Chironomus* и *Camptochironomus*, ни в отношении их распространения, относится Кавказ.

Цель работы: изучить видовой состав и распространение *Chironomus* и *Camptochironomus* Центрального Кавказа и Предкавказья.

Материалом послужили преимагинальные стадии *Chironomus* и *Camptochironomus*, собранные в 2005 – 2011 гг. из водоёмов Центрального Кавказа и Предкавказья: Кабардино-Балкарской Республики (КБР), Республики Северная Осетия – Алания (РСО-Алания), Карачаево-Черкесской Республики (КЧР) и Ставропольского края (СтК) (таблица). Использованы общепринятые гидробиологические и морфологические методы (Шилова, 1976; Кикнадзе и др., 1991). Оценку сходства водоёмов по видовому составу проводили с помощью коэффициента сходства Жаккара (K_j). При статобработке применены методы описательной статистики и корреляционный анализ (пакеты Statistica 6.0, Past v. 2.12 и модуль AtteStat в MS Excel).

Материал и места сбора видов *Chironomus* и *Camptochironomus* Центрального Кавказа и Предкавказья

Виды	Регион				Число выбо- рок, % от общего числа
	КБР	КЧР	РСО-А	СтК	
<i>Chironomus</i> цитокоткомплекс thummi					
<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus, 1758)	6, 10, 11	–	–	9	8 (5.6)
<i>Ch. balatonicus</i> Devai et al., 1983	–	–	–	6, 9	5 (3.5)
<i>Ch. usenucus</i> Loginova et Beljanina, 1994	–	–	–	9	1 (0.7)
<i>Ch. nudatarsis</i> Str. (Keyl, 1961)	3, 6, 9, 10, 11	–	11	9, 11	24 (16.9)
<i>Ch. annularius</i> Strenzke, 1804	7, 11	–	11	11	5 (3.5)
<i>Ch. piger</i> Strenzke, 1959	4, 5, 7, 8, 9, 10, 11	–	–	–	23 (16.3)
<i>Ch. riparius</i> Meigen, 1804	4, 8, 10, 11	–	11	9, 10	18 (12.8)
<i>Ch. salinarius</i> Kieffer, 1915	2	–	–	–	1 (0.7)
<i>Ch. sp. 2</i> (Kub)	–	–	–	11	1 (0.7)
<i>Chironomus</i> цитокоткомплекс pseudothummi					
<i>Ch. pseudothummi</i> Strenzke, 1956	7	–	–	–	1 (0.7)
<i>Ch. aprilinus</i> Meigen, 1838	2	–	–	–	1 (0.7)
<i>Ch. luridus</i> Strenzke, 1959	3, 8, 10	–	–	11	9 (6.3)
<i>Ch. dorsalis</i> Meigen, 1818	5, 7, 8, 11	–	–	–	15 (10.5)
<i>Ch. melanescens</i> Keyl, 1961	5, 6, 11	–	11	10	8 (5.6)
<i>Ch. kabardensis</i> , sp.n.	1, 3, 8	–	–	–	1 (0.7)
<i>Ch. sp. 1</i> (Kuden).	7	–	–	–	1 (0.7)
<i>Chironomus</i> цитокоткомплекс parathummi					
<i>Ch. parathummi</i> Keyl, 1961	8	–	–	–	1 (0.7)
<i>Chironomus</i> цитокоткомплекс lacunarius					
<i>Ch. bernensis</i> Klötzli, 1973	4, 10, 11	4, 11	5	9, 11	12 (8.5)
<i>Camptochironomus</i> цитокоткомплекс camptochironomus					
<i>Camptochironomus tentans</i> (Fabricius), 1805	9, 10	–	–	–	2 (1.4)
<i>C. pallidivittatus</i> (Malloch), 1915	7, 8	–	10, 11	–	5 (3.5)

Примечание. Цифры обозначены водоёмы: 1 – горячие источники, 2 – солоноводные водоёмы, 3 – озёра, 4 – горные реки, 5 – временные водоёмы, 6 – рыболовные пруды, 7 – водопойные запруды на горных речках, 8 – заболоченные ручьи, 9 – водохранилища равнинных рек, 10 – равнинные реки, 11 – пойменные лужи.

ФАУНА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ХИРОНОМИД

Изученные водоёмы Центрального Кавказа и Предкавказья локализованы в равнинной (до 500 м), предгорной (500 – 1000 м) и горной (выше 1000 м) зонах. Исследованы разные водоёмы естественного и антропогенного происхождения (см. таблицу). Нами в водоёмах Кавказа выявлено 18 видов *Chironomus* (17 – подрода *Chironomus* s.str. и 1 – *Lobochironomus*) и 2 – *Camptochironomus*. Обнаруженные виды *Chironomus* и *Camptochironomus* относились к пяти цитологическим комплексам: thummi, pseudothummi, parathummi, lacunarius и camptochironomus (рис. 1).

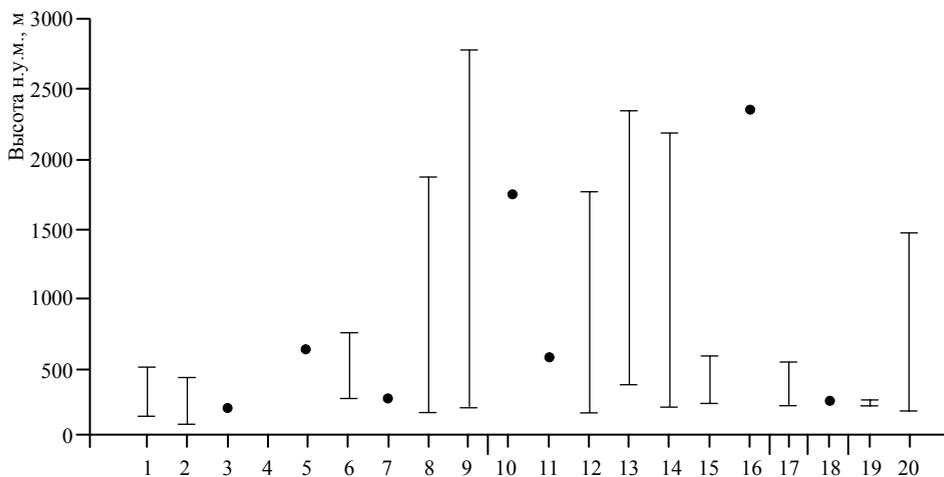


Рис. 1. Высотное распределение мест находок исследованных видов *Chironomus* и *Camptochironomus* Центрального Кавказа и Предкавказья. Виды цитоконплекса thummi: 1 – *Ch. plumosus*, 2 – *Ch. balatonicus*, 3 – *Ch. usenucus*, 4 – *Ch. nuditarsis*, 5 – *Ch. salinarius*, 6 – *Ch. annularius*, 7 – *Ch. sp. 2* (Kub), 8 – *Ch. riparius*, 9 – *Ch. piger*; цитоконплекса pseudothummi: 10 – *Ch. pseudothummi*, 11 – *Ch. aprilinus*, 12 – *Ch. luridus*, 13 – *Ch. dorsalis*, 14 – *Ch. melanescens*, 15 – *Ch. kabardensis*, 16 – *Ch. sp. 1* (Kuden); цитоконплекса lacunarius: 17 – *Ch. bernensis*; цитоконплекса parathummi: 18 – *Ch. parathummi*; цитоконплекса camptochironomus: 19 – *C. tentans*, 20 – *C. pallidivittatus*

Наиболее часто встречаемые виды на Кавказе: *Ch. nuditarsis*, отмечен в 16.9% исследованных водоёмов, *Ch. piger* (16.3%), *Ch. riparius* (12.8%) и *Ch. dorsalis* (10.5%). Наиболее разнообразные водоёмы занимали *Ch. nuditarsis* и *Ch. piger*. Наибольшее количество видов выявлено в пойменных лужах (11 видов), равнинных реках (9) и водохранилищах равнинных рек (8). Менее разнообразны видами заболоченные ручьи (7 видов), водопойные запруды на горных речках (6), рыбноводные пруды (5), временные водоёмы (4), озёра (3) и горные реки (3). В солончковых водоёмах встречено два вида (*Ch. salinarius* и *Ch. aprilinus*), в горячих источниках – только один вид (*Ch. kabardensis*). Наиболее сходны по видовому составу равнинные реки и водохранилища на них ($K_J = 1.55$); равнинные реки и пойменные лужи (11) ($K_J = 1.54$), которые, наряду с водохранилищами равнинных рек

и рыбоводными прудами, образуют группу наиболее сходных по видовому составу водоёмов (рис. 2). Обособленное положение занимали солонowodные водоёмы, значение K_J при сравнении с каждым из исследованных водоёмов равно 0.

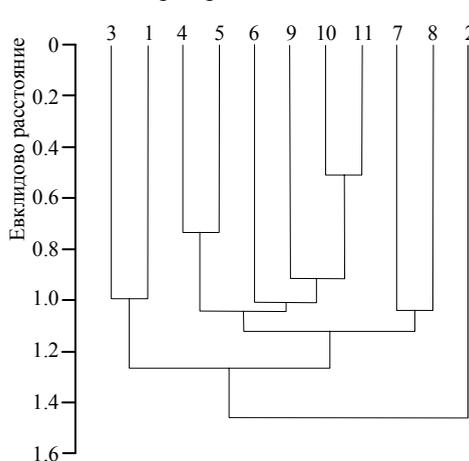


Рис. 2. Дендрограмма сходства водоёмов по видовому составу, построенная по коэффициенту сходства Жаккара методом одиночной связи (ближайшего соседа). Цифровое обозначение водоёмов см. таблицу

в высокогорных водоёмах обитали виды только из цитоконплексов *pseudothummi*, *thummi* и *samptochironomus*.

Распределение изученных видов на Кавказе показало, что число видов уменьшалось с увеличением высоты над уровнем моря ($r = 0.98$, $p < 0.001$). Распространение *Chironomus* и *Samptochironomus* в горах Кавказа в основном ограничено положением водоёма выше 1000 м н.у.м. (см. рис. 1). Наибольший размах высот отмечен у *Ch. piger* и *Ch. dorsalis*. Наибольшую высоту занимал *Ch. piger* (2763 м н.у.м.). В высокогорных водоёмах преобладали виды *Chironomus* цитологического комплекса *pseudothummi* (56%), в то время как до 1000 м н.у.м. преобладали виды цитоконплекса *thummi* (53%). На долю видов других цитоконплексов (*parathummi*, *lacunarius* и *samptochironomus*) равнины и предгорья приходилось по 6%. С увеличением высоты количество цитоконплексов снижалось с пяти до трех, в

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Е., Шобанова Н. А., Зеленцов Н. И., Гребенюк Л. П., Истомина А. Г., Прасолов В. А. Каринотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние., 1991. 115 с.

Шилова А. И. Хириноиды Рыбинского водохранилища. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 249 с.

УДК 561.263(470.56)

**О НАХОДКЕ ГАЛОТОЛЕРАНТНОЙ ВОДОРОСЛИ
ASTEROMONAS GRACILIS ARTARI
В ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ**

Н. В. Немцева, М. Е. Игнатенко

*Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН
Россия, 460000, Оренбург, Пионерская, 11
E-mail: nemtsevanv@rambler.ru*

Поступила в редакцию 13.11.10 г.

О находке галотолерантной водоросли *Asteromonas gracilis* Artari в Оренбургской области. – Немцева Н. В., Игнатенко М. Е. – Галотолерантная водоросль *Asteromonas gracilis* Artari выделена из планктонного сообщества грязе-рапного озера Тузлучное, относящегося к группе грязе-рапных озёр Соль-Илецкого курорта. Данный вид зеленой водоросли отсутствует в списке альгофлоры Соль-Илецких водоёмов и является новым для территории Степного Предуралья. Морфология данной водоросли изучена с использованием световой фазово-контрастной микроскопии, представлены оригинальные фотографии. В лабораторных условиях выявлен диапазон галотолерантности, подобран оптимальный режим культивирования. Экспериментально продемонстрировано наличие антилизосимной и антагонистической активности у данной водоросли.

Ключевые слова: галотолерантная водоросль, *Asteromonas gracilis*, антилизосимная активность, антагонистическая активность.

Discovery of halotolerant alga *Asteromonas gracilis* Artari from phitoplancton in the Orenburg region. – Nemtseva N. V. and Ignatenko M. E. – The halotolerant alga *Asteromonas gracilis* Artari was isolated from the planktonic association of the Tusluchnoye Lake, related to the group of salt lakes of the Sol-Iletsk resort. This type of green alga is absent in the algae vegetation list of the Sol-Iletsk reservoirs and is new for the Steppe Pre-Ural area. The morphological structure of this alga was studied by means of phase-contrast microscopy (original photos are enclosed). The range of halotolerance was estimated and an optimum regime of cultivation was chosen in laboratory conditions. The presence of antilysocyme and antagonistic activity was experimentally shown for this alga.

Key words: halotolerant alga, *Asteromonas gracilis*, antilysocyme activity, antagonistic activity.

Соленые континентальные водоёмы, концентрация рассолов в которых может достигать до 300 г/л, представляют собой уникальные естественные местообитания. Сообщества микроорганизмов, населяющие эти водоёмы, привлекают внимание исследователей как аналоги древних экосистем, а также как рефугиумы для современных микроорганизмов.

На территории Оренбургской области располагается оз. Тузлучное, входящее в группу из шести Соль-Илецких водоёмов, солёность в которых убывает в ряду: оз. Развал (свыше 270 г/л), Новое (228 г/л), Дунино (170 г/л), Тузлучное (65 – 130 г/л), Малое Городское (10 – 26 г/л). Геохимические и флористические исследования озёр начаты приблизительно с 50-х гг. XX в. и продолжаются по настоящее время. За более чем полувековую историю изучения различными исследователями была дана детальная оценка сообществ бактери-, фито- и зоопланктона этих озёр (Блюмина, 1958; Абдрахманов, 2001; Плотников, 2002; Яценко-Степанова и др., 2005;

Селиванова, 2007). В планктонных сообществах выделены представители основных функциональных групп, свидетельствуя о полноценности этих природных биоценозов. Определен трофический статус Соль-Илецких водоёмов, продукционные процессы в которых осуществляются зелеными и динофитовыми водорослями, а также цианеями (Селиванова, 2007).

В структуре альгоценоза в разных озерах этой группы отмечено преобладание *Dunaliella salina* Teodorescu, 1905, *Dunaliella viridis* Teodorescu, 1906, *Carteria salina* Wislouch, *Oscillatoria subtilissima* Kütz., *Prorocentrum* sp., в оз. Тузлучное на протяжении ряда лет также регистрировались зеленые водоросли, относящиеся к семейству Dunaliellaceae (Яценко-Степанова и др., 2005; Селиванова, 2007).

Начиная с октября 2008 г. по сентябрь 2009 г. в составе фитопланктона отмечено появление новой водоросли, относящейся к семейству Asteromonadaceae.

Целью работы явилась морфологическая и экофизиологическая характеристика этого микроорганизма.

Материалом для исследования послужили пробы фитопланктона оз. Тузлучное, собранные в 2008 – 2009 гг. Альгологические пробы обрабатывали общепринятыми методами (Вассер и др., 1989). Подсчет численности водорослей проводили в камере Нахотта объёмом 0.01 мм³; определение биомассы осуществляли счетно-объемным методом (Методика..., 1975; Вассер и др., 1989). Водоросли изучали в живом и фиксированном состоянии под световым микроскопом марки «Axiostar plus» (Carl Zeiss). Учет размеров клеток производили микроскопически при помощи электронной линейки (Cool Ruler), предварительно откалиброванной по изображению сеток при увеличении от 400 до 1000. Средние размеры указаны с доверительным интервалом при уровне значимости $p = 0.05$. Микрофотографии водорослей выполнены с использованием цифровой фотокамеры Canon PowerShot G5 при увеличении от 400 до 1000.

Культивирование проводили на среде ОПС следующего состава: NaCl – 116.0 г/л; MgSO₄×7H₂O – 50.0 г/л; KNO₃ – 2.5 г/л; K₂HPO₄ – 0.2 г/л; NaHCO₃ – 1.0 г/л. Для выяснения зависимости урожая биомассы от осмотических характеристик культуру водоросли выращивали на минеральной среде при градиенте концентраций NaCl от 32.9 до 279.2 г/л. В зависимости от задач водорослевые клетки выращивали в плоскодонных колбах объёмом 250 мл или в пробирках по 10 мл в условиях искусственной непрерывной инсоляции (5000 лк) при температуре + 25°C. Содержание NaCl, а также pH и температуру рапы измеряли с помощью анализатора жидкостей «Эксперт-001». Антилизозимную активность водорослей оценивали чашечным методом (Бухарин, 1999). Антагонистическую активность клеточных экстрактов оценивали фотометрически (Бухарин и др., 2001) в отношении коллекционных штаммов бактерий, культивируемых *in vitro* в лаборатории природных микробиоценозов ИКВС УрО РАН.

Выделение галотерантной водоросли из грязе-рапного озера Тузлучное. Исследования проводились на оз. Тузлучное, входящего в группу грязе-рапных озёр Соль-Илецкого курорта и являющегося одним из старых водоёмов Соль-Илецкого соляного купола. Площадь озера составляет 23750 м², глубина – примерно 2.5 м, приблизительный объём – 25000 м³. На дне озера залегают мощный слой иловых отложений, толщина которого достигает более 2 м. Наиболее активную

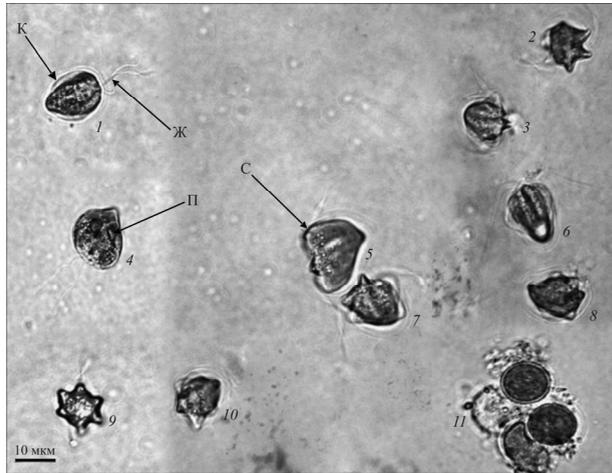
О НАХОДКЕ ГАЛОТОЛЕРАНТНОЙ ВОДОРΟΣЛИ *ASTEROMONAS GRACILIS*

часть пелоида составляет коллоидный комплекс, в состав которого входят сернистое железо, кремниевая кислота, мельчайшие глинистые частицы. Уровень минерализации рапы оз. Тузлучное варьирует в диапазоне от 65 до 130 г/л, с максимальной концентрацией солености 320 г/л, зафиксированной в 1955 г. (Блюмина, 1958).

Начиная с октября 2008 г. по сентябрь 2009 г. в составе фитопланктона данного озера были зарегистрированы водоросли, относящиеся к семейству *Asteromonadaceae*, массовая доля которых составляла от 30 до 99.9%. Высокая численность последних позволила выделить их в монокультуру. Выделенный изолят, получивший условный номер МТ5, был адаптирован к лабораторным условиям и культивировался на среде ОПС.

Определение систематического положения штамма МТ5 по морфологическим и культуральным свойствам. Штамм МТ5, культивируемый на жидкой минеральной среде ОПС, имел насыщенный зеленый цвет. Морфологически представлял собой одноклеточную, лишённую клеточной стенки водоросль. Клетки веретеновидной, а в ряде случаев обратно-яйцевидной формы с шестью продольно идущими килеподобными гребнями. В связи с отсутствием клеточной стенки штамм водоросли характеризуется полиморфностью и представлен типичными, звездчатыми и спирально изогнутыми формами. Четко заметен пристенный чашевидный хлоропласт с явно различимой стигмой (рисунок). Длина клетки исследуемого штамма варьировала от 13 до 20 мкм, а ширина – от 7 до 13 мкм, при средних значениях 15.26 ± 0.29 мкм \times 11.12 ± 0.25 мкм. Vegetативные формы несли 2 жгутика, длина которых колебалась от 16 до 26 мкм (22.18 ± 1.96), превышая длину самой клетки в 1–2 раза.

Обычно *A. gracilis* размножалась продольным делением. Это согласуется с данными, полученными L. S. Peterfi, I. Manton (1968). Аналогично этим исследователям у данной водоросли нам не удалось выявить наличие процесса полового размножения, однако имеются сведения, что в редких случаях для нее характерно половое размножение способом изогамии с конъюгацией (Горбунова, 1961). При неблагоприятных условиях наблюдали процесс инцистирования, при котором клетки обездвиживались, утрачивали жгутики, приобретали сферическую форму, покрываясь плотной оболочкой.



Морфология выделенной из оз. Тузлучное зелёной водоросли *Asteromonas gracilis* Artari, световая иммерсионная микроскопия, фазовый контраст $\times 1000$: 1–10 – вегетативные формы, характеризующиеся полиморфизмом; К – капшон, Ж – жгутики; С – стигма; П – пиреноид; 11 – цисты

По морфологическим характеристикам с использованием светомикроскопического изучения морфологии в сравнении с оригинальными рисунками, микрофотографиями и описаниями, ранее выполненными рядом исследователей (Artari, 1913; Peterfi, Manton, 1968), выделенный штамм водоросли отнесен к роду *Asteromonas* и виду *Asteromonas gracilis* Artari, 1913.

Данный вид галотолерантной водоросли – *A. gracilis* (*Eukaryota*, *Viridiplantae*, *Chlorophyta*, *Chlorophyceae*, *Chlamydomonadales*, *Asteromonadaceae*, *Asteromonas*) впервые выявлен на территории Оренбургской области и является новым представителем альгофлоры этого региона.

На территории России *A. gracilis* обнаружен лишь в нескольких районах: оз. Эльтон (Ермаков, 1926), соленые озёра Южно-Астраханской группы (Руденко и др., 1948), озёра Кулундинской степи (Исаченко, 1951), Балтийское море (Hälltr, 2004). Полученные нами данные расширяют представления о распространении *A. gracilis* на территории России, включая район Степного Приуралья.

Ростовые и физиологические характеристики. *A. gracilis* в сообществе с водорослями *D. salina* и *Pinullaria* sp. был зарегистрирован в планктоне оз. Тузлучное в октябре 2008 г. при уровне минерализации рапы 111.2 г/л, pH 8.55 и температуре 13.3°C. Численность *A. gracilis* на тот период составила 35634.0 тыс. кл/л.

Повторно *A. gracilis* был выявлен в феврале 2009 г. при уровне минерализации рапы 130 г/л, pH 6.99 и температуре -8°C. В отличие от предшествующих осенних проб в зимний период обнаруживались как вегетативные формы водоросли, так и цисты, сконцентрированные преимущественно в придонном слое.

Исследования рапы оз. Тузлучное, проводимые в мае 2009 г., выявили преобладание в фитопланктоне водорослей рода *Dunaliella* (84.7% от общей численности фитопланктона), тогда как численность *A. gracilis* составила лишь 400 тыс. кл/л, т.е. 0.2% от общего числа водорослей.

В сентябре 2009 г. структура альгоценоза оз. Тузлучное качественным образом изменилась. Было зафиксировано «цветение» водоёма, обусловленное массовым развитием водоросли *A. gracilis*, численность которой составила 3745440 тыс. кл/л (99.9% от общей численности фитопланктона) при минерализации рапы 134.1 г/л, pH 8.3 и температуре 25.6°C.

Установлено, что местный изолят водоросли давал рост и развивался в диапазоне солёности от 32.9 до 279.2 г/л, при этом максимальные величины численности были зафиксированы при уровне минерализации 54.9 – 82.4 г/л.

Отмечено, что при повышении солёности клетки приобретали большую веретеновидность по сравнению с водорослями, выросшими при низкой минерализации. Четкая зависимость морфологии клеток от концентрации солей выявлена ранее и рассматривается как результат адаптации данного микроорганизма к условиям среды (Peterfi, Manton, 1968; Ben-Amotz, Grunwald, 1981).

Анализ физиологических свойств показал, что клеточные экстракты *A. gracilis* проявляют антагонистические свойства по отношению к условно-патогенным бактериям, подавляя их рост. Выявлено ингибирование тест-культуры *Staphylococcus aureus* на 39.3% по сравнению с контролем, *Pseudomonas aeruginosa* – на 33.0%, *Enterobacter cloacae* – на 27.8%, *Salmonella* sp. – на 9.4%. Антагонистическая ак-

О НАХОДКЕ ГАЛОТОЛЕРАНТНОЙ ВОДРОСЛИ *ASTEROMONAS GRACILIS*

тивность *A. gracilis*, направленная на самоочищение рапы, может представлять интерес в плане ее практического использования.

Установлено, что водоросль *A. gracilis* обладает антилизотимной активностью, равной 4 мкг/мл. Ранее антилизотимный признак обнаружен у ряда пресноводных зеленых водорослей (Бухарин и др., 1997).

Поскольку антилизотимная активность является фактором персистенции, ее наличие у данной водоросли свидетельствует о способности выживать в сообществах с другими микроорганизмами. С одной стороны, полученные результаты позволяют рассматривать *A. gracilis* в качестве одного из участников функциональной системы «лизотим – антилизотим» гидробионтов в соленых местообитаниях, аналогично тому, как это описано ранее для ряда пресноводных сообществ (Бухарин, Немцева, 2008). С другой стороны, наличие у *A. gracilis* антилизотимного признака, обеспечивающего преимущественное развитие и доминирующее положение водорослей, может привести к изменению структуры биоценоза и всей экосистемы оз. Тузлучное. Учитывая, что данное озеро является основой грязе-рапного курорта, анализ состава его биоценоза требует постоянного пристального внимания. Это является мотивацией для включения обнаруженной водоросли в список видов для ведения постоянного мониторинга.

Таким образом, обнаружен новый для территории Оренбургской области вид галотолерантной водоросли *Asteromonas gracilis* Artari, что представляет интерес в плане определения распространения данного вида на территории России, а также для пополнения флористического списка соленых озёр Степного Предуралья. Практическим аспектом работы является анализ участия местного штамма в процессе самоочищения и грязеобразования водоёмов, а также рекультивации лечебной грязи.

Авторы выражают благодарность кандидату медицинских наук, доценту А. О. Плотникову за помощь в работе по получению водорослевых изолятов, а также кандидату биологических наук, доценту Т. Н. Яценко-Степановой за помощь в идентификации культуры.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразии» (проект «Биологическое разнообразие микробных сообществ водных экосистем»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдрахманов А. Р. Микрофлора соленого водоема (озеро Развал Оренбургской области) : автореф. дис. ... канд. мед. наук. Оренбург, 2001. 21 с.

Блюмина Л. С. Биология соленых Соль-Илецких озер : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 1958. 17 с.

Бухарин О. В., Немцева Н. В., Алехина Г. П. Лизотимная и антилизотимная активность альгофлоры // Микробиология, 1997. Т. 66, № 3. С. 429 – 432.

Бухарин О. В. Персистенция патогенных бактерий. М. : Медицина, 1999. 267 с.

Бухарин О. В., Немцева Н. В. Микробиология биоценозов природных водоемов. Екатеринбург : УрО РАН, 2008. 156 с.

Бухарин О. В., Забирова Т. М., Чертков К. Л., Черкасов С. В., Иванов Ю. Б. Способ определения колонизационной резистентности экологической ниши тела человека // Патент РФ № 2175673. Б.И. 2001. № 31. С. 20.

Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П., Паламарь-Мордвинцева Г. М., Ветрова З. И., Кордюм Е. Л., Мошкова Н. А., Приходькова Л. П., Коваленко О. В., Ступина В. В., Царенко П. М., Юнгер В. П., Радченко О. В., Виноградова О. Н., Бухтиярова Л. Н., Разумна Л. Ф. Водоросли. Справочник. Киев : Наук. думка, 1989. 608 с.

Горбунова Н. П. Половой процесс у *Asteromonas gracilis* Artari // Бот. журн. СССР. 1961. Т.46, вып. 7. С. 993 – 998.

Ермаков Н. В. О природе и физическом состоянии розовой окраски рапы и соли озера Эльтон // Изв. краевед. ин-та изучения Южно-Волжской области Сарат. ун-та. 1926. Т. 1. С. 31 – 45.

Исаченко Б. Л. Хлористые, сульфатные и содовые озера Кулундинской степи и биогенные процессы в них // Избранные труды. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. Т. 2. С. 143 – 162.

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

Плотников А. О. Механизмы формирования протозойно-бактериальных ассоциаций в водных экосистемах (экспериментальное исследование) : автореф. дис. ... канд. мед. наук. Оренбург, 2002. 24 с.

Руденко Е. И., Вепринцев И. И., Мурыгин И. И. О возможности использования некоторых соляных озер Южно-Астраханской групп для лечебных целей // Тр. Астраханского гос. мед. ин-та. 1948. Т. 9. С. 41 – 52.

Селиванова Е. А. Симбиотические связи микроорганизмов в планктонных сообществах соленых водоемов : автореф. дис. ... канд. мед. наук. Оренбург, 2007. 23 с.

Яценко-Степанова Т. Н., Немцева Н. В., Шабанов С. В. Альгофлора Оренбуржья. Екатеринбург : УрО РАН, 2005. 202 с.

Artari A. Zur physiologie der Chlamydomonaden. Versuche und Beobachtungen an *Chlamydomonas Ehrenbergii* Gorosch. und verwandten Formen // Jahrbücher auf für Wissenschaftliche Botanik. 1913. Bd. 52. S. 410 – 416.

Ben-Amotz A., Grunwald T. Osmoregulation in the halotolerant alga *Asteromonas gracilis* // Plant Physiol. 1981. Vol. 67, № 4. P. 613 – 616.

Hälltrö G. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups) // Baltic sea environment proceedings. 2004. № 95. P. 208.

Péterfi L. S., Manton I. Observations with the electron microscope on *Asteromonas gracilis* Artari emend. (*Stephanoptera gracilis* (Artari) Wisl.), with some comparative observations on *Dunaliella* sp. // British Phycological Bul. 1968. № 3. P. 423 – 440.