



СОДЕРЖАНИЕ

Афони́на Е. Ю. Коловратки и ракообразные нижнего течения р. Турга (Забайкальский край)	123
Болотов С. Э., Крылов А. В., Цветков А. И., Соколова Е. А., Поддубный С. А. Водные массы и зоопланктон зоны подпора притока Рыбинского водохранилища	134
Быкова С. В., Жариков В. В. Сравнительный анализ сообществ инфузорий (Ciliophora) высокоминерализованных водоёмов двух тектонических подъятий Поволжья	142
Вартапетов Л. Г., Исаев А. П., Ларионов А. Г., Егоров Н. Н. Классификация и структура населения птиц Алданского нагорья	157
Вилков Е. В. Оценка состояния популяций чайковых птиц (Laridae) в районе лагун западного побережья Среднего Каспия	165
Дубровная С. А., Волков О. И. Изменчивость популяционной структуры видов лугово-опушечной эколого-ценотической группы в условиях сукцессионного типа динамики лесного биогеоценоза	178
Ерофеева Е. А. Устойчивость проростков пшеницы к действию меди и формальдегида в широком диапазоне доз	187
Завьялов Н. А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения	196
Князева Т. В., Поршаков А. М., Кузнецов А. А., Мокроусова Т. В., Матросов А. Н. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих саратовского Заволжья	208
Новикова Н. М., Новикова А. Ф., Конюшкова М. В. Антропогенная трансформация почв и растительности в результате лесоразведения в опустыненных степях	216
Хайров И. Х., Козаченко М. А. Место осины (<i>Populus tremula</i> Linnaeus, 1753) в сукцессионных процессах нагорных лесов юга Приволжской возвышенности	231



CONTENTS

Afonina E. Yu. Rotatoria and Crustacea in the lower stream of the Turga river (Transbaikalian Region)	123
Bolotov S. E., Krylov A. V., Zvetkov A. I., Sokolova E. A., and Poddubnyi S. A. Water masses and zooplankton in a tributary of the Rybinsk Reservoir in its backwater zone	134
Bykova S. V. and Zharikov V. V. Comparative analysis of ciliate communities (Ciliophora) in brackish waterbodies of two tectonic heights in the Volga region	142
Vartapetov L. G., Isaev A. P., Larionov A. G., and Egorov N. N. Classification and structure of bird communities in the Aldan upland region	157
Vilkov Ev. V. Population estimation of larine birds (Laridae) in lagoons of the Middle Caspian Sea west coast	165
Dubrovnaja S. A. and Volkov O. I. Variability of the population structure of meadow-glade ecological-coenotic groups in the conditions of the succession type of dynamics of a wood biogeocenose	178
Erofeeva E. A. Wheat shoots resistance to the influence of copper and formaldehyde in a wide dose range	187
Zavyalov N. A. Condition dynamics of the beaver food base in their settlements after several settling cycles	196
Knyazeva T. V., Porshakov A. M., Kuznetsov A. A., Mokrousova T. V., and Matrosov A. N. Fleas (Siphonaptera) on small mammals in the Saratov Trans-Volga region	208
Novikova N. M., Novikova A. F., and Konyushkova M. V. Anthropogenic transformation of soils and vegetation as a result of afforestation in deserted steppes	216
Khayrov I. Kh. and Kozachanko M. A. Place of aspen (<i>Populus tremula</i> Linnaeus, 1753) in the succession processes in mountain forests of the Southern Volga Upland	231

КОЛОВРАТКИ И РАКООБРАЗНЫЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ТУРГА (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ)

Е. Ю. Афонина

*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН
Россия, 672014, Чита, Недорезова, 16а
E-mail: kataf@mail.ru*

Поступила в редакцию 16.03.10 г.

Коловратки и ракообразные нижнего течения р. Турга (Забайкальский край). – Афонина Е. Ю. – Показано, что гидрологические особенности, гидрохимический режим и антропогенное влияние отражаются на видовом составе, структуре и временной динамике зоопланктона реки. Биогенная насыщенность, низкая проточность, разнообразие биотопов искусственного устья благоприятствуют формированию ракообразных лимнофильного комплекса. В условиях неустойчивого уровня режима и высокого водообмена дренажного канала развивается ротаторное сообщество.

Ключевые слова: зоопланктон, численность, биомасса, пространственное распределение, временная динамика, естественное и искусственное русло.

Rotatoria and Crustacea in the lower stream of the Turga river (Transbaikalian Region). – Afonina E. Yu. – Hydrological features, hydrochemical regime, and anthropogenic influence are shown to affect the specific composition, structure and time dynamics of the river zooplankton. The biogenic saturation, low current rate, and biotope variety of the artificial river mouth favor the formation of a limnophilous complex of Crustacea. A rotifer community develops in the conditions of high water exchange of the drainage channel.

Key words: zooplankton, abundance, biomass, spatial distribution, natural and artificial channel.

ВВЕДЕНИЕ

Фауна реки, ее развитие и состав определяются комплексом факторов – как естественно-гидрологических (скорость течения, характеристика грунтов, морфометрия русла и др.), так и антропогенных (строительство гидротехнических сооружений, сброс сточных вод и др.). Эти факторы формируют связанные между собой морфометрические, гидрологические и химические параметры среды, изменяющиеся в пространстве и во времени (Крылов, 2005). Нарушение естественного режима стока меняет характер русловых процессов и жизнедеятельность водных организмов (Вендров и др., 1981).

Река Турга – правый приток р. Онон, одной из крупных водных систем Забайкальского края, относящейся к бассейну Верхнего Амура. Потомапланктон р. Турга является стартовым составляющим биофонда водохранилища-охладителя Харанорской ГРЭС. Дренажный канал входит в состав сложной системы технического водоснабжения Харанорской ГРЭС и напрямую сопряжен с устьем р. Турга. Водоток испытывает значительную антропогенную нагрузку. В него поступают фильтративные воды из гидрозолошлакоотвала (ГЗШО), с которыми попадают тонны опасных загрязняющих веществ, также сбрасываются не очищенные сточные воды с предприятий, организаций, расположенных в населенных пунктах Ясная, Мирная, Ясногорск (Водоём-охладитель..., 2005; Абакумова, 2009).

Сведения о видовом составе водных организмов р. Турга и влиянии водотока на формирование зоопланктоценоза водохранилища-охладителя Харанорской ГРЭС представлены в работах автора (Афонина, Итигилова, 2005; Водоём-охладитель..., 2005).

Цель работы – рассмотреть временную динамику зооценоза нижнего течения реки и дренажного канала в антропогенно измененных условиях среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Турга протекает на юге Забайкальского края, протяженность ее 168 км, площадь водосбора 3510 км². Станции отбора проб показаны на рис. 1.

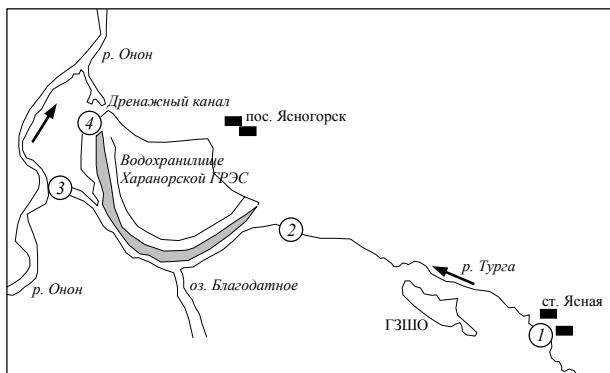


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб р. Турга: 1 – ст. Ясная, 2 – ГЗШО, 3 – устье, 4 – дренажный канал

Гидробиологические исследования проводились в нижнем течении р. Турга (от населенного пункта Ясная до устья) на станциях 1 – 3, общей протяженностью участка около 25 км, и в дренажном канале (станция 4). Естественное русло реки (станция 1) протекает по холмисто-увалистой равнине, имеет ширину 2 – 5 м, глубину 0.1 – 0.5 м, скорость течения 0.3 – 0.5 м/с. Берега невысокие, местами обрывистые, разрушенные паводками и редко поросшие кустарниками, грунты песчано-гравийные и галечно-песчаные. На станции 2, расположенной ниже ГЗШО (50°50'49.32" С; 115°42'27.63" В), водоток характеризуется меньшей скоростью течения – 0.18 – 0.32 м/с, шириной 5 – 10 м, глубиной 0.50 – 0.75 м. Русло здесь сильно меандрирует по пойме, формируя различные биотопы: перекаты чередуются с тихими заросшими водной растительностью заводьями. Устьевая область реки (50°51'08.27" С; 115°39'19.98" В) (станция 3), в связи со строительством наливного водохранилища-охладителя, претерпела ряд гидротехнических реконструкций, в результате чего устье было отведено и спрямлено. Теперь длина его составляет около 3 км, средняя ширина – 100 м, средняя глубина – 5.5 м, скорость течения – 0.08 м/с. Берега здесь пологие, грунт каменистый заиленный с детритом. Хорошо развита водная и околородная растительность. Спрявленное устье напрямую сопряжено с дренажным каналом (станция 4). Последний представляет собой узкий канал длиной около 2 км, шириной 150 – 250 м, глубиной до 7 – 8 м, проложенный параллельно плотине водоёма-охладителя со стороны долины р. Онон, с каменисто-галечным ложем и значительно дренирующий. Водная растительность практически не развита. Из водохранилища вода фильтруется в дренажный канал, а оттуда в зимний период закачивается обратно в водоём. Связь между реками Онон и Турга и дренажным каналом осуществляется во время полной воды.

Гидробиологические исследования проводились в нижнем течении р. Турга (от населенного пункта Ясная до устья) на станциях 1 – 3, общей протяженностью участка около 25 км, и в дренажном канале (станция 4). Естественное русло реки (станция 1) протекает по холмисто-увалистой равнине, имеет ширину 2 – 5 м, глубину 0.1 – 0.5 м, скорость течения 0.3 – 0.5 м/с. Берега невысокие, местами обрывистые, разрушенные паводками и редко поросшие кустарниками, грунты песчано-гравийные и галечно-песчаные. На станции 2, расположенной ниже ГЗШО (50°50'49.32" С; 115°42'27.63" В), водоток характеризуется меньшей скоростью течения – 0.18 – 0.32 м/с, шириной 5 – 10 м, глубиной 0.50 – 0.75 м. Русло здесь сильно меандрирует по пойме, формируя различные биотопы: перекаты чередуются с тихими заросшими водной растительностью заводьями. Устьевая область реки (50°51'08.27" С; 115°39'19.98" В) (станция 3), в связи со строительством наливного водохранилища-охладителя, претерпела ряд гидротехнических реконструкций, в результате чего устье было отведено и спрямлено. Теперь длина его составляет около 3 км, средняя ширина – 100 м, средняя глубина – 5.5 м, скорость течения – 0.08 м/с. Берега здесь пологие, грунт каменистый заиленный с детритом. Хорошо развита водная и околородная растительность. Спрявленное устье напрямую сопряжено с дренажным каналом (станция 4). Последний представляет собой узкий канал длиной около 2 км, шириной 150 – 250 м, глубиной до 7 – 8 м, проложенный параллельно плотине водоёма-охладителя со стороны долины р. Онон, с каменисто-галечным ложем и значительно дренирующий. Водная растительность практически не развита. Из водохранилища вода фильтруется в дренажный канал, а оттуда в зимний период закачивается обратно в водоём. Связь между реками Онон и Турга и дренажным каналом осуществляется во время полной воды.

Полевой материал собирался в нижнем течении реки и дренажном канале в 1995 г. (август, октябрь), 1996 г. (август), 1997 г. (июнь, август), 2000 г. (сентябрь, октябрь), 2001 г. (май – август, октябрь), 2002 г. (июнь, сентябрь – ноябрь), 2003 г. (март – июнь), 2005 г. (июнь, август). Пробы отбирались с берега ведром путем процеживания из поверхностного слоя 100 – 150 л воды через гидробиологический сачок (диаметр входного отверстия 38 см, размер ячеей 0.094 мм), затем фиксировались 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проводили в лабораторных условиях с использованием стандартной количественно-весовой методики (Киселев, 1969; Методические рекомендации..., 1982). Коэффициент общности видового состава зоопланктона рассчитывался по индексу видового сходства Чекановского – Сьеренсена (Вайнштейн, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав коловраток и ракообразных реки. Список водных организмов по данным 1995 – 2003 гг. включал 62 вида (Водоём-охладитель..., 2005). Последующие исследования дополнили его еще 12 видами и вариантами коловраток (*Polyarthra vulgaris* Carlin, *P. dolychoptera* Idelson, *Synchaeta* sp., *Bipalpus hudsoni* (Imhof), *Lepadella ovalis* (Müller), *Euchlanis lyra* Hudson, *Brachionus quadridentatus zernovi* Voronkov, *B. diversicornis diversicornis* (Daday), *Keratella cochlearis tecta* (Gosse), *Conochilus unicornis* Rousselet, *Pompholyx sulcata* Hudson, *Filinia longiseta* (Ehrenberg)) и 13 видами ракообразных (*Sida crystallina* (O.F. Müller), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller), *Daphnia longispina* (O.F. Müller), *Bosmina longispina* Leydig, *Eurycercus lamellatus* (Müller), *Biapertura intermedia* (Leydig), *Monospilus dispar* Sars, *Heterocope appendiculata* Sars, *Mixodiaptomus incrassatus* (Sars), *Eucyclops denticulatus* (Graeter), *Megacyclops viridis* (Jurine), *Cryptocyclops bicolor* (Sars), *Mesocyclops arakhlensis* (Alekseev)). Таким образом, показателем разнообразия по-тамопланктона нижнего течения р. Турга являются 87 видов и подвидов, относящихся к 10 отрядам, 24 семействам, 56 родам (таблица).

Таксономическая структура зоопланктона нижнего течения р. Турга и дренажного канала

Таксоны	Река Турга				Дренажный канал			
	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего
Отряд	5	2	3	10	4	2	3	9
Семейство	14	7	3	24	9	5	2	16
Род	20	20	16	56	12	9	7	28
Вид/подвид	34/4 (44)	29 (33)	20 (23)	83/4	15 (43)	11 (31)	9 (26)	35

Примечание. В скобках дана доля от общего числа видов.

В зоогеографическом отношении зооценоз реки типичен для Восточной Сибири и представлен в большей мере (52%) космополитами, голаркты и палеаркты составляют соответственно 36 и 12%. В состав доминирующего комплекса в разные годы входили виды: *Keratella quadrata* (Müller), *K. cochlearis* (Gosse), *Brachionus angularis* Gosse, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Kellicottia longispina* (Kel-

licott), *Notholca acuminata* (Ehrenberg), *Trichocerca longiseta* (Schrank), *Asplanchna priodonta* Gosse, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Alona guttata* Sars, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller), *Eucyclops serrulatus* (Fischer), *E. denticulatus*, *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Thermocyclops crassus* (Fischer). Широко распространенные виды (*Trichocerca longiseta*, *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Diaphanasoma* sp., *Daphnia galeata* Sars, *Bosmina longirostris*, *Bosminopsis deitersi* Richard, *Chydorus sphaericus*, *Disparalona rostrata* (Koch), *Alona guttata*, *A. rectangularis* Sars, *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg), *Macrocyclops albidus* (Jurine), *Eucyclops serrulatus*, *E. macruroides* (Lilljeborg), *Cyclops vicinus* Uljanin, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*) обитали практически на всем протяжении обследованного участка реки. Коловратки *Notommata* sp., *Trichocerca elongata* (Gosse), *Synchaeta stylata* Wierzejski, *Trichotria curta* (Skorikov), *Brachionus urceus* (Linnaeus), *B. nilsoni* Ahlstrom, *Lepadella ovalis*, *Pompholyx sulcata*, *Philodina* sp. и ракообразные *Moina* sp., *Pyocryptus sordidus* (Lievin), *Biapertura intermedia*, *Acantocyclops vernalis* (Fischer), *Cryptocyclops bicolor*, *Metadiaptomus asiaticus* (Uljanin) встречались однажды и единично. К постоянным компонентам планктона отнесены виды: *Chydorus sphaericus*, *Alona rectangularis*, *Bosmina longirostris*, *Eucyclops serrulatus*.

Анализ собственных и литературных данных по видовому разнообразию показал, что по количеству видов гидробионты р. Турга имеют сходство с таковыми крупных Забайкальских рек: Онон (72 вида) (Афонина, Итигилова, 2010 а), Шилка (71 вид), Ингода (65 видов) (Добрынина, 1997), Аргунь (59 видов) (Афонина, Итигилова, 2008). Наибольшая общность фауны р. Турга, выявленная на основе индекса Чекановского – Сьеренсена, отмечена с фауной рек Онон (0.64) и Аргунь (0.58).

Видовой состав зоопланктона дренажного канала. Идентифицировано 35 видов: 15 коловраток и 20 ракообразных, относящихся к 9 отрядам 16 семействам и 28 родам (см. таблицу). Виды *Asplanchna sieboldi* (Leydig), *Brachionus quadridentatus cluniorbicularis* Skorikov, *Trichotria truncata* (Whitelegge), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller), *Neutrodiaptomus incongruens* (Poppe), *Cyclops kolensis* Lilljeborg не зарегистрированы в р. Турга. Руководящими формами планктона являлись *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Synchaeta* sp., *Bosmina longirostris*. Наибольшее видовое сходство зоопланктона канала отмечено с сопряженным с ним техногенным устьем р. Турга (0.59).

Сезонная динамика. Региональные особенности сезонного функционирования коловраток и низших ракообразных рек Забайкалья мало изучены (Добрынина, 2007; Зыкова, Иванова, 2006; Афонина, Итигилова, 2010 б). Динамика сезонного развития гидробионтов рассмотрена для естественного русла р. Турга (станция 2) и дренажного канала (станция 4). За основу взяты данные наблюдений в 2001 г. (лето), 2002 г. (осень), 2003 г. (весна). Следует отметить, что в отмеченных точках отбора проводились длительные наблюдения с целью изучения влияния водотока и канала на формирование зоопланктонного сообщества водохранилища-охладителя Харанорской ГРЭС в разные периоды (Афонина, Итигилова, 2005; Водоём-охладитель..., 2005), что позволило проанализировать вариации показателей развития зоопланктона в зависимости от особенностей температуры воды.

КОЛОВРАТКИ И РАКООБРАЗНЫЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ТУРГА

Сезонная динамика коловраток и ракообразных реки. В апреле при температуре воды 8 – 9°C зоопланктоценоз был бедным (4 вида) и скудным (0.45 тыс. экз./м³ и 6.5 мг/м³). Основной обитатель – *Eucyclops serrulatus*, его первые копепоиды занимали 64% всей численности, а яйценозные самки – до 48% всей биомассы. Единично встречались *Asplanchna priodonta*, *Ectocyclops phaleratus*, *Chydorus sphaericus* (рис. 2, а, б).

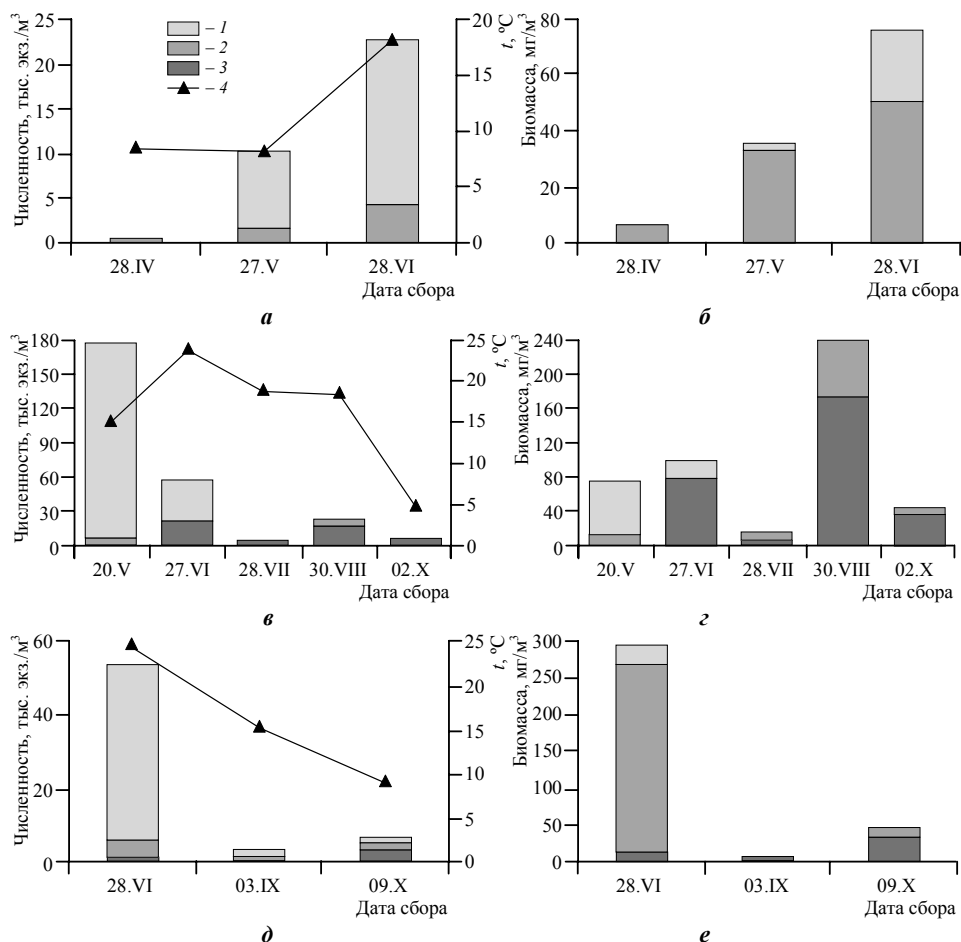


Рис. 2. Сезонная динамика численности, биомассы коловраток и ракообразных и температуры воды (t , °C) нижнего течения р. Турга за 2003 г. (а, б), 2001 г. (в, г), 2002 г. (д, е): 1 – Rotifera, 2 – Copepoda, 3 – Cladocera, 4 – температура воды

В майском зооценозе господствовали коловратки, образующие 84 – 97% всей численности. В 2001 г. при температуре 15°C регистрировался максимум численности – 178.38 тыс. экз./м³ при биомассе 70.5 мг/м³. Разнообразие сообщества сла-

гальось 13 видами. Ядром сообщества являлись *Brachionus angularis* (66% всей численности и 45% всей биомассы) и *Keratella quadrata* (29 и 28%) (рис. 2, в, з). Пониженная температура воды (8°C) в 2003 г., по сравнению с предыдущим маем, обусловила и низкие качественные (9 видов) и количественные показатели зоопланктона (10.26 тыс. экз./м³ и 35 мг/м³). По численности доминировали *Kellicottia longispina* (54%) и *Notholca acuminata* (28.5%), по биомассе – половозрелые особи *Eucyclops serrulatus* (87.5%) (см. рис. 2, а, б).

В начале лета в планктоне по-прежнему массовыми были Rotifera. Вода в реке прогрелась от 18°C (в 2003 г.) до 25°C (в 2001, 2002 гг.). Соответственно этим годам, варьировали и значения численности зоопланктона: от 22.77 до 53.4 – 56.7 тыс. экз./м³. Основу численности в 2001 г. создавали *Euchlanis dilatata* (46%) и молодь *Bosmina longirostris* (38%), в 2002 г. – *Keratella quadrata* (56%), *Kellicottia longispina* (20%) и *Euchlanis dilatata* (12%), в 2003 г. – *Euchlanis dilatata* (79%) (см. рис. 2, а, в, д). Биомасса организмов колебалась от 75 мг/м³ (в холодном 2003 г.) до максимальных величин 294 мг/м³ (в жарком 2002 г.), в 2001 г. она составляла 92 мг/м³. Основной вклад в создании биомассы принадлежал ракообразным. В 2001 г. – это *Bosmina longirostris* (79 %), в 2002 г. – копеподиты *Acanthodiptomus denticornis* (95%) и в 2003 г. – копеподиты и половозрелые особи *Eucyclops serrulatus* (66%) и *Euchlanis dilatata* (32%) (см. рис. 2, б, з, е). В составе планктона в холодном году насчитывалось 7 видов, в теплые годы – 16 – 17.

В июле при снижении температуры воды до 19°C регистрировался спад численности и биомассы до очень низких величин (3.28 тыс. экз./м³ и 18 мг/м³ соответственно). Первое место принадлежало ювенильным стадиям Cyclopoida (35% по численности и 50% по биомассе), второе – *Chydorus sphaericus* (32% по численности) и *Acroperus harpae* (31% по биомассе) (см. рис. 2, в, з). Разнообразие фауны определяли 8 видов.

В августе при такой же температуре воды регистрировался пик биомассы (233 мг/м³) при небольшой численности (22.42 тыс. экз./м³). Массовым видом среди 13 видов был *Chydorus sphaericus* (32% всей численности и 22% всей биомассы), ему сопутствовали *Bosmina longirostris* (19% и 14%) и копеподитные стадии Cyclopoida (по 14% численности и биомассы). Довольно часто также встречались *Alona guttata*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus harpae*, суммарно создающие более 30% биомассы (см. рис. 2, в, з).

В сентябре при температуре воды 16°C отмечались минимальные значения количественных показателей (2.87 тыс. экз./м³ и 8.25 мг/м³) при самом высоком разнообразии организмов (20 видов). Превалировала коловратка *Euchlanis dilatata* (41% от общей численности и 23% от общей биомассы), подчиненное положение занимал рачок *Chydorus sphaericus* (21 и 17%) (см. рис. 2, д, е). Другие виды встречались редко.

При понижении температуры воды в октябре до 5 – 9°C количество гидробионтов в 2001 – 2002 гг. было одинаковым (7.28 тыс. экз./м³ и 43 мг/м³ и 6.5 тыс. экз./м³ и 47 мг/м³ соответственно). В оба года превалировали *Chydorus sphaericus* (44 – 47% по численности и 55 – 61% по биомассе) и младшевозрастные стадии Cyclopoida (28 – 42 и 21 – 29%) (см. рис. 2, в – е). Разнообразие сообщества слагалось из 8 – 10 видов.

КОЛОВРАТКИ И РАКООБРАЗНЫЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ТУРГА

Сезонные изменения зоопланктона дренажного канала. Температура поверхностных слоев воды канала отличалась от таковой реки на 2 – 8°C, но имела одинаковый характер сезонных изменений (рис. 3, а, в, д). В апреле численность трех видов беспозвоночных достигала 75 тыс. экз./м³ при биомассе 78 мг/м³. Доминировали коловратка *Kellicottia longispina* (94% по численности) и ювенильные стадии *Cyclops vicinus* (91% по биомассе) (рис. 3, а, б).

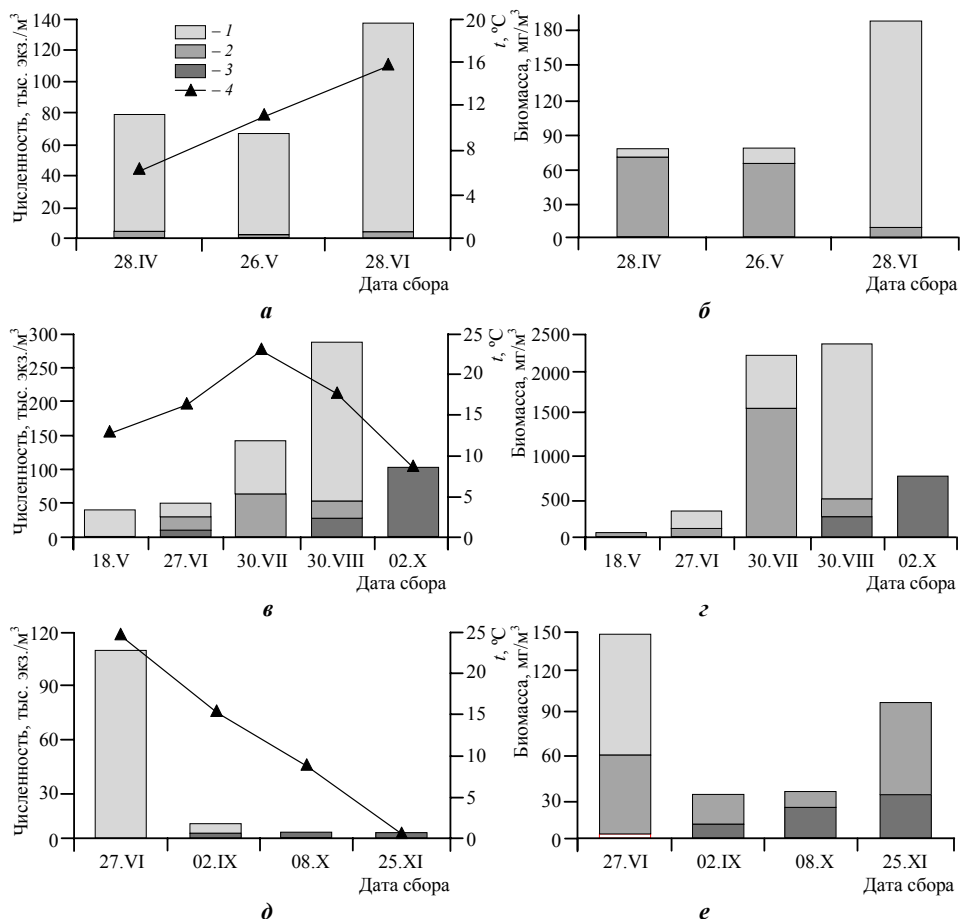


Рис. 3. Сезонная динамика численности, биомассы зоопланктона и температуры воды (t , °C) дренажного канала за 2003 г. (а, б), 2001 г. (в, г), 2002 г. (д, е). Условные обозначения см. рис. 2

В мае значения количественных показателей колебались от 42,47 тыс. экз./м³ и 29 мг/м³ (в 2001 г.) до 67,66 тыс. экз./м³ и 78 г/м³ (в 2003 г.). Основу численности в 2001 г. составляли коловратки *Brachionus angularis* (36%) и *Keratella quadrata*

(53%), в 2003 г. – *Kellicottia longispina* (90 – 94%), основу биомассы в оба года – копеподиты *Cyclopoidea* (80 – 90%) (см. рис. 3, а – з).

В июне численность зоопланктона в 2001 – 2003 гг. изменялась соответственно от 49.5 до 136.8 тыс. экз./м³, биомасса – от 145 мг/м³ (в 2002 г.) до 352 мг/м³ (в 2001 г.). Зоопланктонное сообщество по численности возглавляли науплии *Cyclops vicinus* (33%), *Asplanchna priodonta* (26%), *Bosmina longirostris* (14%) в 2001 г., *Kellicottia longispina* (81%) в 2002 г., *Conochilus unicornis* (78%) в 2003 г. (см. рис. 3, а, в, д). Основная доля в создании биомассы всегда принадлежала коловратке *Asplanchna priodonta* (61, 54 и 86% соответственно) (см. рис. 3, б, з, е).

В июле доминировали молодь *Cyclops vicinus* (47 и 70% по численности и биомассе соответственно) и *Asplanchna priodonta* (44% всей численности) при общих значениях количественных показателей 136.68 тыс. экз./м³ и 2166 мг/м³ (рис. 3, в, з).

Августовский максимум численности (275.7 тыс. экз./м³) и биомассы (2276 мг/м³) обеспечивали крупные особи хищной коловратки *Asplanchna priodonta*, создающие до 76% всей численности и 79% всей биомассы зоопланктона (см. рис. 3, в, з).

Осенний период 2002 г. характеризовался минимальным уровнем развития планктонтов. С сентября по ноябрь численность зоопланктона уменьшалась от 10.05 до 3.93 тыс. экз./м³, биомасса, наоборот, увеличивалась от 33 до 95 мг/м³. В зооценозе сентября преобладали *Kellicottia longispina* (54% общей численности) и копеподиты *Cyclops vicinus* (55% общей биомассы), в октябре – *Bosmina longirostris* (69% по численности и 65% по биомассе), в ноябре – *Bosmina longirostris* (79% по численности) и половозрелые особи *Cyclops vicinus* (62% общей биомассы) (см. рис. 3, д, е). В октябре 2001 г. количественные показатели зоопланктона, наоборот, были высокими и равнялись 100.87 тыс. экз./м³ и 728 мг/м³ за счет доминирования *Bosmina longirostris* (98% по численности и 99% по биомассе) (см. рис. 3, в, з).

Таким образом, в сезонном развитии гидробионтов р. Турга наблюдался весенне-летний (май – июнь) максимум численности, создаваемый коловратками, и летний (август) максимум биомассы, формируемый ветвистоусыми ракообразными. В начале лета при благоприятных температурных условиях регистрировался еще один пик биомассы за счет развития веслоногих рачков. В июле отмечалась депрессия гидробионтов. Температурные условия обуславливают межгодовые вариации количества гидробионтов в весенне-летний период. Более позднее развитие организмов в 2003 г. вызвано низкими температурами воды на фоне малого количества атмосферных осадков, по сравнению с предыдущими годами. График сезонных изменений численности зоопланктона дренажного канала обусловлен развитием *Rotifera* и представлен в виде кривой с двумя пиками: первый, менее выраженный, весенне-летний (май – июнь), вызван развитием весеннего комплекса коловраток; второй, хорошо выраженный, – летний (август) за счет *Asplanchna priodonta*. Сезонные изменения биомассы характеризовались одновершинной кривой в летний период за счет интенсивного размножения копепод (июль) и *A. priodonta* (август). Наименьшее количество организмов наблюдалось осенью.

Разница картин сезонных изменений гидробионтов реки и канала в большей степени, на наш взгляд, связана с гидрологическим режимом. Маленькие глубины

и течение способствуют раннему вскрытию льда и быстрому прогреванию воды в водотоке, а следовательно, и более раннему развитию зоопланктона, по сравнению с глубоким и холодноводным каналом. Минимальные значения количественных показателей коловраток и ракообразных в основном русле водотока в засушливое и жаркое время (июль), возможно, связано со значительным сокращением речного стока в этот период и снижением содержания растворенного кислорода под действием сточных вод (Водоём-охладитель..., 2005). Высокие количественные показатели планктонтов дренажного канала обеспечиваются за счет отсутствия в нем течения.

Межгодовая динамика зоопланктона представлена по данным, полученным в период максимального развития зоопланктона (в августе) в устье реки в 1995 – 1997 и 2005 гг., дренажном канале – 1997, 2001 – 2003 гг.

В устье реки в первый год исследования отмечалось всего 9 видов с численностью 0.15 тыс. экз./м³ и биомассой до 6 мг/м³ при доминировании ювенильных стадий Cyclopoidea и *Alona guttata*. В следующем году количественные показатели 12 видов возросли до 0.43 тыс. экз./м³ и 10 мг/м³. Преобладал *Chydorus sphaericus*. В 1997 г. в планктоне насчитывалось 13 видов, среди которых преобладали копеподитные стадии Cyclopoidea и *Alona rectangula*. Общая численность составляла 0.52 тыс. экз./м³, а биомасса – 12.5 мг/м³. К 2005 г. в сообществе уже регистрировалось 57 видов и подвидов. Довольно разнообразно была представлена группа фитофильных, литоральных и бентических форм: *Bipalpus hudsoni*, *Trichotria tetractis* (Ehrenberg), *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Macrothrix laticornis* (Fischer), *Eurycercus lamellatus*, *Ilyocryptus sordidus*, *Paracyclops affinis* (Sars), *Eucyclops macruroides*, *Ectocyclops phaleratus* (Koch), *Cryptocyclops bicolor*. Значения общей численности и биомассы равнялись соответственно 126.0 тыс. экз./м³ и 512 мг/м³. К массовым видам относились *Bosmina longirostris* и *Euchlanis dilatata*.

В дренажном канале, наоборот, формировался в большей степени ротаторный ценоз. Зоопланктонное сообщество на начальном этапе формирования только что созданного искусственного канала очень бедное, всего 8 видов, и крайне малочисленное (0.10 тыс. экз./м³ и 2 мг/м³). Преобладали ювенильные стадии циклопов. В дальнейшем происходило обогащение и пополнение зоопланктона. В 2001 г. количество видов увеличилось до 12, а численность и биомасса – до 249.51 тыс. экз./м³ и 352 мг/м³ соответственно. К доминантам относились Cyclopoidea и *Asplanchna priodonta*. В последующие годы лидирующее положение в сообществе стало принадлежать только коловраткам, составляющие до 80% всей численности. В 2002 г. – это *Kellicottia longispina* при общих значениях численности и биомассы 108.34 тыс. экз./м³ и 145 мг/м³ соответственно, в 2002 г. – *Conochilus unicornis* – 136.81 тыс. экз./м³ и 188 мг/м³.

Таким образом, доминантный комплекс зоопланктона искусственных каналов испытывает значительные межгодовые флуктуации, вследствие нестабильности гидрологических условий среды и гидрохимического режима. Замедленное течение и практически отсутствующий сток в р. Онон, разбавление высоко минерализованной и богатой биогенными элементами и органикой речной воды постоянно дренирующими водами водохранилища, развитие водной растительности и заи-

ленных грунтов способствуют количественному и качественному развитию ракообразных в устье реки. Гидрологические особенности дренажного канала (постоянное обновление водной массы, неустойчивый уровенный режим, вследствие поступления инфильтрационных вод водохранилища и забора ее для подкачки, высокий водообмен, большая глубина, наличие в литорали грунтов в виде галечника) способствуют развитию зоопланктона с низким видовым разнообразием и превалированием мелких форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие планктонной фауны нижнего течения р. Турга складывается из 87 видов и разновидностей, дренажного канала – из 36. В искусственно созданных каналах развивается свой тип ценоза. Замедленное течение, широкое русло, большая глубина, наличие различных биотопов (заросли водной растительности, илистые грунты), биогенная насыщенность искусственного устья реки благоприятствуют качественному развитию ракообразных лимнофильного комплекса. Гидрологические особенности дренажного канала (постоянное обновление водной массы, неустойчивый уровенный режим, высокий водообмен, большая глубина) способствуют развитию мелкоразмерного планктона. В сезонном развитии зооценоза реки наблюдался весенний максимум численности и летний – биомассы, в середине лета отмечалось резкое сокращение количества гидробионтов. График сезонных изменений зоопланктона дренажного канала характеризовался летним максимумом и осенним минимумом.

Автор выражает искреннюю благодарность кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику Института природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН М. Ц. Итигиловой, кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику Лимнологического института СО РАН Н. Г. Шевелевой за содействие и помощь в подготовке публикации.

Работа выполнена при финансовой поддержке «ОАО «ОГК-3» Харанорская ГРЭС» («Гидробиологическая характеристика рек Онон, Турга и водоёма-охладителя Харанорской ГРЭС»), «Влияние гидротехнических сооружений Харанорской ГРЭС на экосистемы рек Онон и Турга»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумова В. Ю. Водоём-охладитель Харанорской ГРЭС (Забайкальский край) : проблемы водопользования // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов : тр. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2009. Т. II. С. 3 – 6.

Афонина Е. Ю., Итигилова М. Ц. Влияние рек на формирование зоопланктоценоза водохранилища // Фундаментальные проблемы изучения и использования воды и водных ресурсов : материалы науч. конф. / Ин-т географии СО РАН. Иркутск, 2005. С. 251 – 253.

Афонина Е. Ю., Итигилова М. Ц. Состояние зоопланктонного сообщества реки Аргунь // Биоразнообразие : проблемы и перспективы сохранения : материалы Междунар. науч. конф. Пенза : Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та им. В. Г. Белинского, 2008. С. 120 – 122.

Афонина Е. Ю., Итигилова М. Ц. Зоопланктон реки Онон (Забайкальский край) // Вестн. Краснояр. гос. аграр. ун-та. 2010 а. № 2. С. 62 – 68.

КОЛОВРАТКИ И РАКООБРАЗНЫЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ТУРГА

Афонина Е. Ю., Итигилова М. Ц. Сезонная и межгодовая динамика зоопланктона реки Онон (Забайкальский край) // Вестн. Краснояр. гос. аграр. ун-та. 2010 б. № 3. С. 89 – 93.

Вайнштейн Б. А. Об оценке сходства между биоценозами // Биология, морфология, и систематика водных организмов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. С. 156 – 164.

Вендров С. Л., Коронкевич Н. И., Субботин А. И. Проблемы малых рек // Вопр. географии. 1981. Вып. 118. С. 11 – 18.

Водоём-охладитель Харанорской ГРЭС и его жизнь. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2005. 192 с.

Добрынина Н. А. Зоопланктон рек Верхнеамурского бассейна : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1997. 21 с.

Зыкова Е. Х., Иванова Г. Г. Сезонная и межгодовая динамика зоопланктона р. Хилок // Исследовано в России : электрон. журн. 2006. Т. 9. С. 769 – 779. URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2006/079.pdf> (дата обращения : 14.03.2010).

Киселев И. А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 243 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М. : Наука, 2005. 263 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях. Л. : ГосНИОРХ, 1982. 28 с.

УДК 574.583 (285.2):591+597-19

ВОДНЫЕ МАССЫ И ЗООПЛАНКТОН ЗОНЫ ПОДПОРА ПРИТОКА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

С. Э. Болотов, А. В. Крылов, А. И. Цветков,
Е. А. Соколова, С. А. Поддубный

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

Поступила в редакцию 26.03.10 г.

Водные массы и зоопланктон зоны подпора притока Рыбинского водохранилища. – Болотов С. Э., Крылов А. В., Цветков А. И., Соколова Е. А., Поддубный С. А. – В зоне подпора вод притока Рыбинского водохранилища в 2008 г. по электропроводности воды определены переходный (градиентный) и стабильный участки. Наибольшие показатели БПК₅ и максимальное количество зоопланктона, как в пределах зоны подпора, так и по сравнению с граничащими системами – рекой и водохранилищем, зарегистрированы в переходном участке, где проявляется краевой эффект.

Ключевые слова: малая река, водохранилище, зоопланктон, численность, биомасса, число видов.

Water masses and zooplankton in a tributary of the Rybinsk Reservoir in its backwater zone. – Bolotov S. E., Krylov A. V., Zvetkov A. I., Sokolova E. A., and Poddubnyi S. A. – In 2008, transitive (gradiental) and stable sites were resolved in the Rybinsk reservoir' tributary and its backwater zone by water conductivity. The highest BOD₅ (biochemical oxygen demand) values and the maximum zooplankton abundance, within the backwater zone as well as in comparison with the neighboring systems (the river and reservoir), were observed within the transitive site, where a marginal effect appeared.

Key words: small river, reservoir, zooplankton, abundance, biomass, number of species.

ВВЕДЕНИЕ

В водохранилища Волжского каскада впадает большое количество рек, в частности в Рыбинском водохранилище 64 притока (Рыбинское водохранилище, 1972). Они испытывают значительное влияние водорегулирующих мероприятий ГЭС, бывшие участки их нижнего течения и устья затоплены, а современные находятся в подпоре, волна которого, в зависимости от общей морфологии долины, может распространяться от 2 до ≥ 40 км вверх по течению. В результате в зонах смешения разнотипных водных масс (зонах подпора речных вод (ЗП)) образуются маргинальные участки, в которых существование гидробионтов определяется температурой и минерализацией воды, а также количеством органических и биогенных веществ, поступающих с речным потоком и аккумулирующихся в устьевой области (Охалкин, Юлова, 1993; Крылов, 2005).

Цель работы – изучение распределения водных масс и зоопланктона в зоне подпора притока Рыбинского водохранилища в 2008 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили 1 – 3 раза в месяц с мая по октябрь 2008 г. в нижнем течении и ЗП притока второго порядка Волжского плёса Рыбинского водохранилища – р. Ильд, в устьевой области водотока-приёмника – р. Сутка и на глубоководном участке плеса водохранилища (рис. 1).

Электропроводность, содержание кислорода и температуру воды определяли с помощью портативного зонда «YSI-85», биохимическое потребление кислорода за 5 суток (БПК₅) – по стандартной методике (Руководство по химическому анализу..., 1977). Зоопланктон собирали на медиали; на мелководных участках (станции 1 и 2) ведром, на глубоководных – планктобатором объёмом 5 и 10 л в столбе воды от поверхности до дна. Через газ с размером ячеек 64 мкм процеживали 20 – 50 л воды, пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). Для статистического анализа материалов использовали программу STATISTICA 6.0, часть показателей представлена в виде средних и их ошибок ($\bar{x} \pm m_x$), для оценки достоверности использовали *t*-критерий Стьюдента при $p \leq 0.05$.

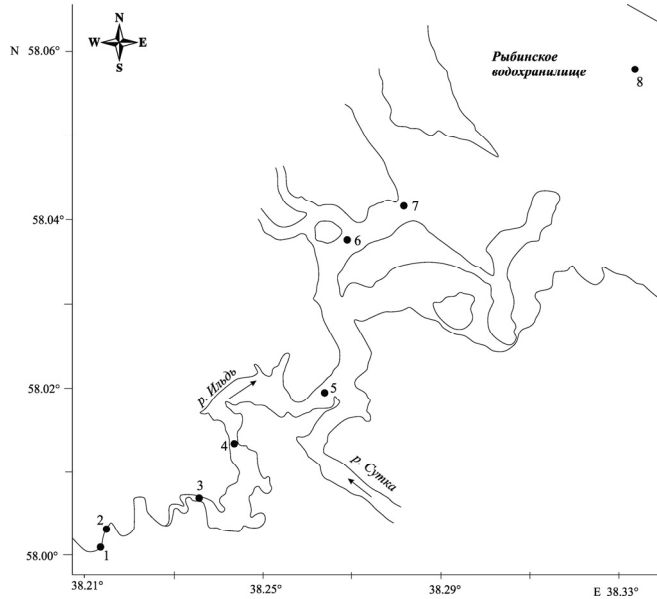


Рис. 1. Станции отбора проб на исследованной акватории

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На исследованной акватории по электропроводности воды выделена зона свободного течения р. Ильд (станции 1 и 2), переходный (градиентный) (станции 3 и 4) и стабильный (станции 5 – 7) участки ЗП вод притока и водотока-приёмника, глубоководная зона водохранилища (станция 8) (рис. 2, а, д).

Устьевая область р. Сутка (станции 6 – 7) и участок устьевой области р. Ильд (историческое устье) (станция 5), по существу, представляют собой единую водную массу, формируемую водами этих рек и водохранилища. Именно поэтому исследования проведены на всем протяжении подпора – от его верхних границ в р. Ильд до слияния р. Сутка с водохранилищем. Т.е. в данном случае не имеет значения, что р. Ильд является притоком второго порядка.

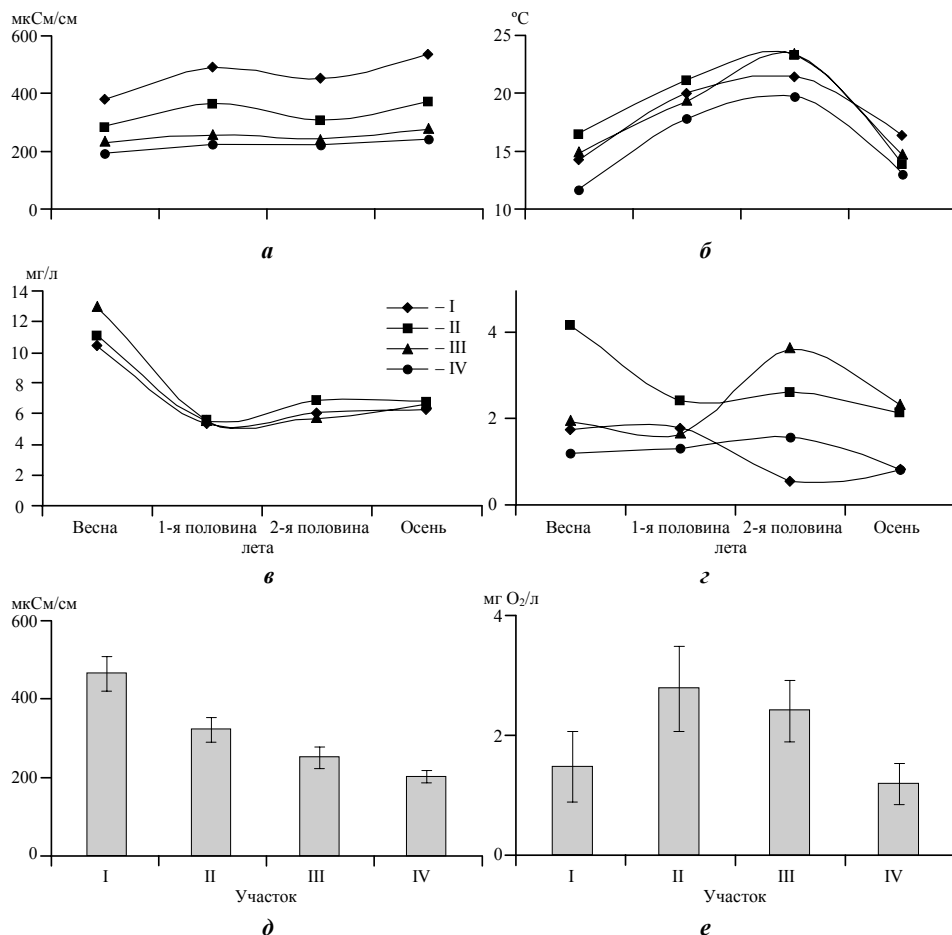


Рис. 2. Электропроводность (а), температура воды (б), содержание кислорода (в), БПК₅ (г) в разные периоды наблюдений, средняя за вегетационный период величина электропроводности (д) и БПК₅ (е). Участки: I – зона свободного течения реки, II – переходный участок ЗП, III – стабильный участок ЗП, IV – глубоководный участок водохранилища

Максимальная электропроводность в разные сроки наблюдений и в среднем за исследованный период зарегистрирована в зоне свободного течения р. Ильд. В градиентом участке ЗП электропроводность достоверно снижалась, но была значимо выше, чем в стабильном участке. Минимальная электропроводность зарегистрирована в Волжском плесе водохранилища.

Весной и в первой половине лета температура воды в переходном участке ЗП была несколько выше: по сравнению с зоной свободного течения реки на 0.9 – 2.2°C, со

ВОДНЫЕ МАССЫ И ЗООПЛАНКТОН ЗОНЫ ПОДПОРА

стабильным участком ЗП – на 1.5 – 1.7°C, с водохранилищем на протяжении всего вегетационного периода – на 0.9 – 4.7 °C (рис. 2, б).

Значимых отличий по содержанию в воде растворенного кислорода не обнаружено, отмечены лишь несколько большие его величины в ЗП (на 0.2 – 2.6 мг/л) (рис. 2, в).

Максимальное количество органического вещества, определяемого по БПК₅, весной и в первой половине лета зафиксировано в переходном участке ЗП, что связано с аккумуляцией здесь веществ, приносимых рекой; минимальное количество отмечено в водохранилище (рис. 2, г). Во второй половине лета в связи с сокращением поверхностного стока и, следовательно, снижением поступления органических веществ с водосбора минимальное БПК₅ отмечено в зоне свободного течения реки, а наибольшее – в стабильном участке ЗП, где в круговорот вступали вещества, накопленные здесь за предыдущий период. Осенью высокое БПК₅ наблюдалось в ЗП, низкое – в проточной части реки и глубоководном участке водохранилища. В среднем за вегетационный период достоверно большее БПК₅ по сравнению с рекой и водохранилищем обнаружено в градиентном участке ЗП, в стабильном участке значимые отличия зафиксированы относительно глубоководной зоны Волжского плёса (рис. 2, е).

Скорость течения регистрировалась лишь в зоне свободного течения реки: на станции 1 она составляла 0.08 – 0.3, на станции 2 – 0.04 – 0.2 м/с.

Во все периоды наблюдений максимальная численность планктонных животных отмечалась в переходном участке ЗП и превышала количество организмов в реке (в 3.2 – 1960 раз) и в водохранилище (в 7 – 220 раз) (таблица).

Число видов, общая численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³),
доля таксономических групп от общей численности и биомассы (%) зоопланктона

Периоды наблюдений	Участок	Число видов*				Численность				Биомасса			
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Весна	I	4	1	1	5	73.2	21.6	5.2	0.6	50.6	36.5	14.6	0.0007
	II	10	3	4	17	64.7	19.0	16.3	1177.8	56.4	22.7	20.9	7.3135
	III	10	5	5	20	64.7	20.7	14.6	327.2	44.8	31.6	23.6	1.5754
	IV	10	5	5	20	41.5	34.4	24.1	5.3	23.7	58.9	17.5	0.0324
Первая половина лета	I	7	1	3	11	46.8	4.4	48.8	1.5	10.3	6.7	83.0	0.0100
	II	10	5	7	21	30.3	23.3	46.4	623.8	12.5	27.0	60.5	4.8661
	III	8	7	11	26	39.2	27.7	31.1	232.3	9.3	23.3	67.4	2.0878
	IV	10	6	9	25	50.0	25.2	24.9	16.9	42.6	31.0	26.4	0.1199
Вторая половина лета	I	8	1	7	16	58.2	4.8	37.0	2.5	11.3	7.3	81.5	0.0220
	II	6	4	10	20	14.5	67.7	17.8	457.2	1.0	46.4	52.6	3.1903
	III	7	7	10	24	11.2	60.7	28.1	242.8	0.6	28.6	65.0	3.1435
	IV	8	7	12	26	20.0	55.4	31.3	65.2	0.7	17.3	82.0	1.3281
Осень	I	5	1	1	7	87.9	10.0	2.2	4.0	84.4	10.4	5.1	0.0064
	II	11	3	6	20	76.4	17.6	6.0	697.3	57.6	21.9	20.6	1.4269
	III	8	2	6	16	65.5	32.4	11.1	99.4	39.1	37.5	23.5	0.4685
	IV	8	3	4	14	20.7	70.6	8.7	2.6	5.1	68.0	26.0	0.0086

Примечание. * 1 – Rotifera; 2 – Copepoda; 3 – Cladocera; 4 – общая численность (биомасса). Условные обозначения участков см. рис. 2.

Количество зоопланктона в стабильном участке ЗП также было выше, чем в реке и водохранилище (в 25 – 540 и 4 – 62 раза соответственно), но ниже, чем в

градиентном участке (в 2 – 7 раз). Весной основу численности на всех участках составляли коловратки (см. таблицу). В проточном участке реки доминировали *Brachionus calyciflorus* Pallas, *Keratella quadrata* (Müller), ювенильные особи циклопов, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg; в ЗП – *Brachionus calyciflorus*, *Synchaeta pectinata* Ehrb., *Conochilus unicornis* Rousselet, ювенильные циклопы, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *Polyarthra dolichoptera* Idelson, *Keratella quadrata*; в водохранилище – *Keratella quadrata*, *Bosmina longirostris*, *B. longispina* Leydig., науплиусы и копеподиты Cyclopoida. В первой половине лета первенство коловраток в общей численности сохранялось, исключение составлял лишь зоопланктон градиентного участка ЗП, где максимального обилия достигали ветвистоусые рачки (см. таблицу). В зоне свободного течения реки доминировали *Euchlanis dilatata*, *Cephalodella ventripes* (Dixon-Nuttall), *Lecane cornuta* (Müller), *L. luna* (Müller), *Keratella quadrata*, *Polyarthra major* Burckhardt, *Testudinella patina* (Herm.), *Brachionus quadridentatus* Hermann, ювенильные циклопы; в ЗП – *Polyarthra major*, *Conochilus unicornis*, ювенильные Cyclopoida, *Daphnia cucullata* G. Sars, *Thermocyclops oithonoides* (Sars); в водохранилище – науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Synchaeta* sp., *Bosmina longirostris*, *B. longispina*, *Conochilus unicornis*, *Daphnia galeata* G.O. Sars. Во второй половине лета на проточном участке реки по численности преобладали коловратки, в ЗП и в водохранилище – веслоногие ракообразные (см. таблицу). В реке массового развития достигали *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, науплиусы циклопов; в ЗП – *Polyarthra major*, *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Thermocyclops oithonoides*, *Daphnia cucullata*, *D. cristata* G. Sars, ювенильные циклопы; в водохранилище – *Keratella quadrata*, ювенильные Cyclopoida, *Daphnia cristata*, *Bosmina longispina*, *Mesocyclops leuckarti*. Осенью в проточной части реки и в ЗП господствовали коловратки, в водохранилище – веслоногие рачки (см. таблицу). Среди доминантов в реке отмечены науплиусы циклопов, *Euchlanis dilatata*; в ЗП – *Keratella cochlearis* (Gosse), *Polyarthra major*, *Asplanchna priodonta* Gosse, ювенильные циклопы, *Synchaeta pectinata*; в водохранилище – ювенильные циклопы, *Synchaeta* sp.

В среднем за вегетационный период достоверно бóльшая общая численность зоопланктеров, а также численность коловраток и веслоногих ракообразных наблюдалась в градиентном участке ЗП (рис. 3, а). В стабильном участке эти показатели были ниже, однако значимо выше, чем в зоне свободного течения реки и в водохранилище.

Различия доли таксономических групп зоопланктеров в общей численности были менее выражены, лишь в реке по сравнению с водохранилищем достоверно больше была доля коловраток, а веслоногих ракообразных – меньше по сравнению со стабильным участком ЗП и водохранилищем (рис. 3, б).

Максимальная биомасса зоопланктона в разные периоды наблюдений обнаруживалась в пределах градиентного участка ЗП и была выше, чем в реке (в 220 – 10440 раз) и водохранилище (в 2 – 243 раза) (см. таблицу). В стабильном участке подпора биомасса зоопланктона по сравнению с рекой и водохранилищем также была выше (соответственно 72 – 2240 и в 2 – 54 раза), а по сравнению с градиентным участком – ниже (в 2 – 5 раз), за исключением второй половины лета, когда

ВОДНЫЕ МАССЫ И ЗООПЛАНКТОН ЗОНЫ ПОДПОРА

отличий между участками ЗП не наблюдалось. Весной основу биомассы зоопланктона в реке и ЗП составляли коловратки, в водохранилище – веслоногие ракообразные (см. таблицу).

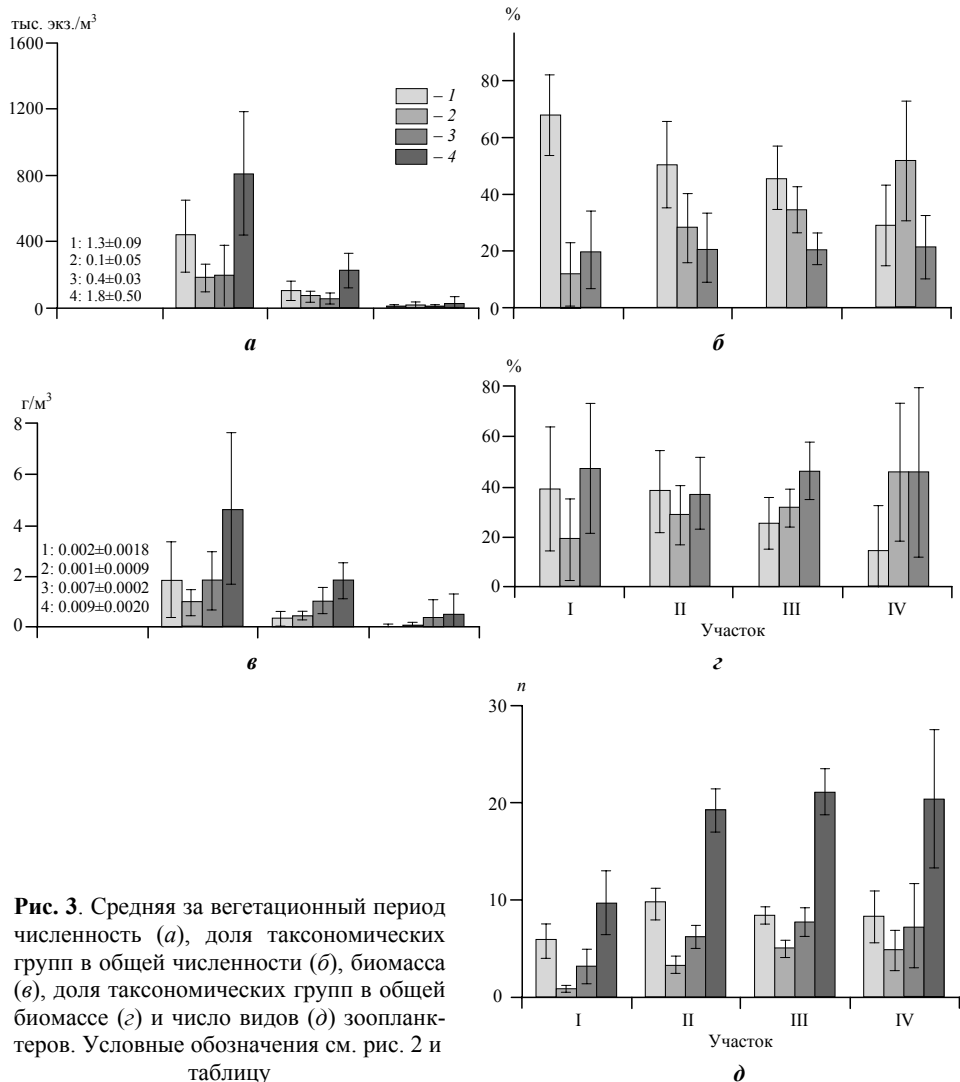


Рис. 3. Средняя за вегетационный период численность (а), доля таксономических групп в общей численности (б), биомасса (в), доля таксономических групп в общей биомассе (г) и число видов (д) зоопланктонов. Условные обозначения см. рис. 2 и таблицу

В реке доминировали *Synchaeta pectinata*, *Brachionus calyciflorus*, ювенильные особи *Bosmina* и циклопов, *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller); в ЗП – *Asplanchna priodonta*, *Brachionus calyciflorus*, *Synchaeta pectinata*, ювенильные циклопы, *Bosmina longirostris*, *Thermocyclops oithonoides*; в водохранилище –

Asplanchna priodonta, *Bosmina longirostris*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida. В первой половине лета в реке и ЗП наибольшую долю в общей биомассе составляли ветвистоусые рачки, в водохранилище – коловратки (см. таблицу). В проточной части реки доминировали *Euchlanis dilatata*, *Cephalodella ventripes*, ювенильные циклопы, *Eucyclops macruroides* (Lilljeborg), *Acroperus harpae* (Baird), *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller); в ЗП – *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata*, ювенильные циклопы, *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Thermocyclops oithonoides*, *T. crassus* (Fischer), *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *Leptodora kindtii* (Focke), *Bosmina longirostris*, *Mesocyclops leuckarti* (Claus); в водохранилище – копеподиты циклопов, *Synchaeta* sp., *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata*, *Leptodora kindtii*, *Mesocyclops leuckarti*. Во второй половине лета на всех участках по биомассе первенствовали ветвистоусые рачки (см. таблицу). В реке доминировали *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyphemus pediculus* (L.), копеподиты циклопов; в ЗП – ювенильные циклопы, *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Thermocyclops oithonoides*, *T. crassus*, *Leptodora kindtii*, *Mesocyclops leuckarti*, *Diaphanosoma brachyurum* Lievin; в водохранилище – *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus* Leydig., копеподиты циклопов, *Bosmina longispina*. Осенью в реке и в ЗП наибольшая доля в общей биомассе приходилась на коловраток, в водохранилище – на веслоногих ракообразных (см. таблицу). Среди доминантов в реке отмечены *Euchlanis dilatata* и ювенильные циклопы; в ЗП – *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata*, *Bosmina longirostris*, *B. longispina*, *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Keratella quadrata*; в водохранилище – *Alona quadrangularis* (Fischer), *Thermocyclops oithonoides*, *Synchaeta* sp., *Bosmina longispina*, *Mesocyclops leuckarti*, науплиусы и копеподиты циклопов.

В среднем за исследованный период общая биомасса зоопланктона и биомасса таксономических групп в переходном участке ЗП достоверно отличалась от таковой в реке и в водохранилище (исключение составляла биомасса ветвистоусых рачков по сравнению с глубоководным участком водохранилища) (рис. 3, в). Значимых отличий доли таксономических групп беспозвоночных в общей биомассе на исследованных участках в среднем за исследованный период не выявлено (рис. 3, з).

Весной и летом наибольшее число видов в среднем за одну съемку зарегистрировано в водохранилище и в стабильном участке подпора, а осенью максимальным видовым богатством отличался зоопланктон переходного участка ЗП (см. таблицу). В среднем за весь период исследований достоверно меньшее число видов в одной пробе отмечено в зоне свободного течения реки, видовое богатство отдельных таксономических групп здесь было значимо меньше только относительно участков ЗП (рис. 3, д).

Всего в составе зоопланктона обнаружен 101 вид беспозвоночных, среди которых 50 коловраток, 17 веслоногих и 34 ветвистоусых рачков. Зона подпора притока и водохранилище по видовому богатству ярких различий не имели: в градиентном участке ЗП и в водохранилище зарегистрировано по 58 видов, в стабильном – 57. Незначительная разница наблюдалась в разнообразии отдельных таксономических групп: в градиентном и стабильном участках ЗП коловраток было по 23 вида,

ВОДНЫЕ МАССЫ И ЗООПЛАНКТОН ЗОНЫ ПОДПОРА

веслоногих ракообразных – 10 и 12, ветвистоусых – 21 и 22, в водохранилище – соответственно 28, 10 и 20. Наименьшее количество видов обнаружено в зоне свободного течения реки – 47 (30 коловраток, 5 веслоногих и 12 ветвистоусых ракообразных).

Следовательно, аккумуляция переносимых рекой органических веществ в большей степени происходила в переходном участке ЗП, о чем свидетельствуют высокие величины БПК₅. Это, наряду с несколько большими температурами воды, отсутствием проточности и максимальной защищенностью от ветрового перемешивания, способствовало формированию здесь качественно и количественно богатого зоопланктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зоне подпора притока водохранилища происходит смешение двух водных масс – собственно реки и водохранилища, благодаря чему создаются отличные от граничащих систем условия среды. По величине электропроводности воды в ЗП выделяются два участка – переходный (градиентный) и стабильный. Формирование оптимальных абиотических и биотических условий среды в градиентном и стабильном участках ЗП способствует развитию зоопланктона, отличающегося от граничащих систем – зоны свободного течения реки и глубоководного участка водохранилища – качественным составом, численностью, биомассой и соотношением таксономических групп.

Авторы выражают благодарность Е. М. Бикбулатовой и Н. Г. Отюковой (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН) за предоставленные данные по БПК₅.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Крылов А. В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М. : Наука, 2005. 263 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / отв. ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. М. : Наука, 1975. 240 с.
- Охапкин О. Г., Юлова Г. А.* Анализ динамических взаимодействий водохранилища и эвтрофированного притока по показателям видовой структуры фитопланктона // Экологические проблемы бассейнов крупных рек / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1993. С. 112 – 113.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л. : Гидрометеоздат, 1977. 542 с.
- Рыбинское водохранилище / отв. ред. Б. С. Кузин. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.

УДК 593.17(289):574.52(470.4)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНФУЗОРИЙ (CILIOPHORA) ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ ВОДОЁМОВ ДВУХ ТЕКТОНИЧЕСКИХ ПОДНЯТИЙ ПОВОЛЖЬЯ

С. В. Быкова, В. В. Жариков

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

Поступила в редакцию 15.04.10 г.

Сравнительный анализ сообществ инфузорий (Ciliophora) высокоминерализованных водоёмов двух тектонических поднятий Поволжья. – Быкова С. В., Жариков В. В. – Проведен анализ видового состава, общих количественных и структурных характеристик сообществ инфузорий высокоминерализованных водоёмов, расположенных в бассейне Средней и Нижней Волги. Показана зависимость состава фауны, видовой и трофической структуры сообщества инфузорий не от географической близости водоёмов, а от гидрологических и гидрохимических условий, обусловленных стадиями лимногенеза «голубых» озёр (начиная от «молодых» – холодноводных, с высоким водообменом и прозрачностью, до «старых» – стратифицированных, с опреснённой водой). Установлено, что количество видов, численность и биомасса сообществ инфузорий в высокоминерализованных малых водоёмах ниже, чем в пресных.

Ключевые слова: инфузории, разнообразие, водоёмы, анаэробные условия.

Comparative analysis of ciliate communities (Ciliophora) in brackish waterbodies of two tectonic heights in the Volga region. – Bykova S. V. and Zharikov V. V. – A comparative analysis of the specific composition, quantitative and structural parameters of ciliate communities in highly mineralized waterbodies of the Middle and Lower Volga basin was carried out. The specific composition, specific and trophic structure of a ciliate community have been shown to depend not only on the geographical proximity of waterbodies but also on the hydrological and hydrochemical conditions therein. These conditions are caused by the limnogenetic stages of «blue» lakes, beginning from «young» waterbodies (cold-water ones, with high water exchange and high transparency) to «old» waterbodies (stratified ones, with freshened water). The quantity of species, the abundance and biomass of ciliate communities in small brackish waterbodies have been revealed to be lower than in freshwater ones.

Key words: ciliates, diversity, waterbodies, anaerobic conditions.

ВВЕДЕНИЕ

Среднее течение р. Волги и ее притоков приурочено к четырем крупным антеклинальным поднятиям: Вятскому, Алатырскому, Жигулевскому и Соко-Шешминскому (рис. 1), в районе которых располагаются карстовые водоёмы. В гидробиологическом отношении данные озёра, несмотря на возросший к ним в последнее время интерес, относятся к малоизученным объектам мира (Уникальные экосистемы..., 2001). Особенно это касается наиболее редких сульфатных карстовых водоёмов, распространение которых связано с разгрузкой по трещинам в породах из карбонатно-сульфатной толщи нижней перми и казанского яруса сульфатных вод,

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

отличающихся повышенной минерализацией. Азональность и аномальность данных водоёмов для региона во многом обуславливает также специфичность биоты, в частности одного из ее компонентов – инфузорий. Данные о них, в отличие от фитопланктона и зоопланктона, крайне редки. Некоторая информация о специфике сообществ инфузорий некоторых из таких водоёмов приводятся в наших предыдущих публикациях (Горбунов и др., 2004; Быкова, 2008; Быкова, Жариков, 2009, *а, б*; Жариков и др., 2009). Цель данной работы – сравнение фауны и особенностей развития сообществ инфузорий малых водоёмов, территориально удаленных друг от друга и приуроченных к различным валоподобным тектоническим поднятиям: Вятскому (Среднее Поволжье, лесная зона) и Соко-Шешминскому (Нижнее Поволжье, лесостепная зона).

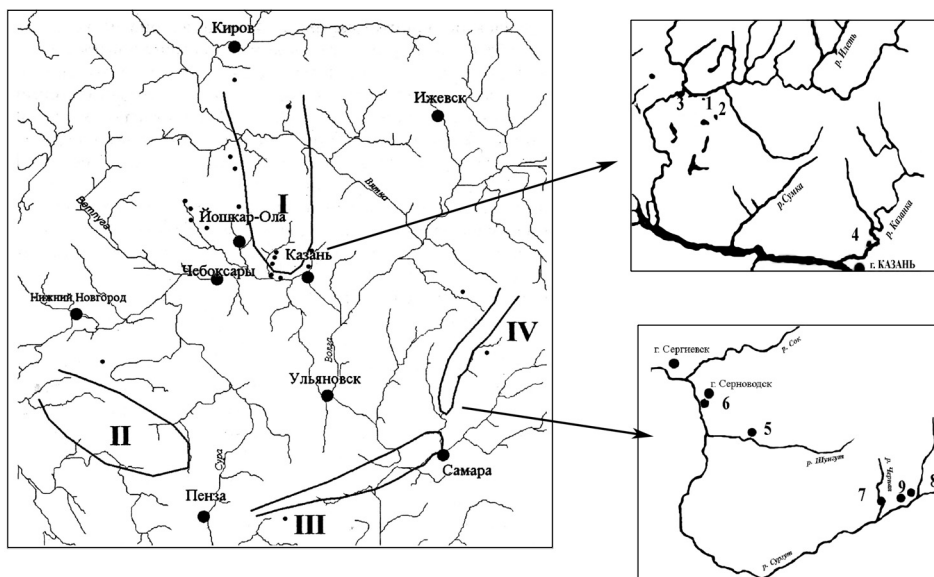


Рис. 1. Тектонические поднятия (по: Дедков, 2001) и схемы расположения исследованных озёр. Поднятия: I – Вятское, II – Алатырское, III – Жигулёвское, IV – Соко-Шешминское. Озёра: 1 – Зелёный Ключ; 2 – Шунгалдан; 3 – Голубая Старица; 4 – Большое Голубое; 5 – Голубые -1,-2,-3; 6 – Серное; 7 – Молочка; 8 – Солодовка; 9 – Коржовские Голубые

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования инфузорий проводили на солоноватоводных озёрах северо-востока Самарской области (Соко-Шешминское поднятие) в 2004 – 2007 гг. и на водоёмах, расположенных на территории республик Марий Эл и Татарстан (Вятское поднятие), в 2006, 2008 гг. Подробно характеристика исследованных водоёмов приведена в работах: (Уникальные экосистемы..., 2001; Голубая книга..., 2007; Краснова и др., 2008; Жариков и др., 2009). Отметим лишь, что по уровню

общей минерализации (1357 – 2816 мг/л в водоёмах Соко-Шешминского поднятия и 1090 – 2849 мг/л в водоёмах Вятского поднятия) и составу главных ионов (вода во всех водоёмах кальций-сульфатного типа) озёра двух групп близки между собой. Однако концентрации сульфидов (до 100 мг/л) в озёрах Соко-Шешминского поднятия в большинстве водоёмов значительно превышают характерные для аналогичных проточных озёр Вятского Вала. Исключение составляет слабопроточное, стратифицированное марийское оз. Шунгалдан (концентрация H_2S в придонном слое – 308.7 мг/л), однако происхождение сероводорода и сульфидов в нем – за счет сульфатредукции бактерий, а не за счет поступления с напорными водами.

Водоёмы Вятского тектонического поднятия (ВП) расположены на территории республик Марий Эл (РМЭ: водоток Зелёный Ключ, озёра Голубая Старица и Шунгалдан) и Татарстан (РТ: оз. Большое Голубое). При изучении вопроса развития и эволюции «голубых» озёр Среднего Поволжья Н. М. Мингазовой (2001) был применен метод процессуальных реконструкций, в результате чего определены стадии лимногенеза водоёмов и их характерные черты. При этом каждый водоём рассматривается как модель определенной стадии развития «голубых» озёр. Так, на первых стадиях (I – II) – зарождения (водоток Зелёный Ключ) и молодости (старично-карстовое оз. Б. Голубое) – для голубых озёр характерны холодноводность, высокая скорость водообмена, высокая прозрачность, голубой цвет воды, отсутствие градиента в толще воды по общей минерализации, олиготрофия. Но уже для зарастающего старично-карстового оз. Голубая Старица, находящегося на стадии зрелости и старения (II – III), характерно снижение скорости водообмена и прозрачности, появление дефицита кислорода, увеличение содержания сероводорода и уровня трофности (до мезо-эвтрофности). Оз. Шунгалдан – вариант вероятного будущего «голубых» озёр (стадии их угасания, IV) – представляет собой эвтрофный или даже гипертрофный слабосточный водоем, для которого характерны умеренный или теплый температурный режим, более низкая прозрачность воды, значительное количество сероводорода в придонном слое и распреснение поверхностного слоя воды (Мингазова, 2001).

Водоёмы Соко-Шешминского поднятия (СШП) расположены на северо-востоке Самарской области (СО), на пойменных террасах р. Сургут и ее притоков р. Шунгут и р. Черная (Голубая книга..., 2007). Их происхождение – карстовое (озёра Голубое-1, -2, -3), старично-карстовое (озёра Солодовка, Коржовские Голубые) и искусственное (озёра Серное и Молочка). Оз. Солодовка представляет собой водно-болотный комплекс (ветланд), состоящий из небольших водотоков (ст. 4) и их озёровидных расширений (ст. 3), питающихся несколькими источниками с минерализованной сероводородной водой (ст. 1, 2), на заболоченной из-за притока подземных вод территории. Коржовские Голубые озёра аналогичны оз. Солодовке. Оз. Молочка – русловое озеро, на дне которого бьют сероводородные источники. Их вода смешивается с аэрированной водой р. Черной, что способствует образованию коллоидной серы, придающей воде молочный цвет. Оз. Серное – пруд петровских времен, расположенный на территории курорта Сергиевские минеральные воды. Оно питается водой нескольких прибрежных источников и, в отличие от всех исследованных озёр, имеет наиболее минерализованную воду с наи-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

большим содержанием ионов хлора (157 мг/л) и наибольшим содержанием сероводорода (100 мг/л). Глубокими являются лишь озёра на месте провалов с мощными (дебит – 72 л/с) восходящими источниками на дне (24 м – оз. Голубое-1; 4 м – оз. Голубое-2) и аналогичное им оз. Голубое-3 (глубина 4.5 м), которое, вероятно, вследствие снижения скорости водообмена, постепенно заилилось и приняло со временем облик обычного стратифицированного водоёма; остальные водоёмы – мелкие (менее 1.5 м). Высокая прозрачность, холодноводность, голубой цвет воды характерны для «голубых» озёр (Голубое-1 и -2). В остальных прозрачность не превышает 0.25 – 0.4 м из-за присутствия коллоидной серы, которая образуется как в результате деятельности тионовых бактерий (Голубая книга..., 2007). Трофический статус разнообразен: от олиготрофного (озёра Голубые-1 и -2, Коржовские Голубые, Серное, Солодовка – ст. 1, 2) и мезотрофного (озёра Молочка, Солодовка – ст. 3, 4) до мезо-эвтрофного (оз. Голубое-3).

Сравнение физико-химических и морфометрических параметров данных озёр с озёрами Вятского поднятия позволяет провести аналогию между марийским Зелёным Ключом, татарским Большим Голубым и самарскими Голубое-1 и Голубое-2 (стадия начала формирования озера «голубого типа»), с одной стороны, и марийским оз. Шунгалдан и самарским оз. Голубое-3 (стадии старения-угасания озёр «голубого типа»), с другой. Пруды (Серное и Молочка) и ветланды Соко-Шешминского поднятия (Солодовка и Коржовские Голубые), вероятно, не имеют явных аналогов в Вятском поднятии, но, возможно, находятся на стадиях лимногенеза II – III, а отдельные их станции (например, в области источников) соответствуют I – II стадиям.

Отбор проб и обработку материала осуществляли стандартными протозоологическими и гидробиологическими методами в пелагической, литоральной (без зарослей макрофитов) и зарослевой частях водоёма. Пробы для исследования инфузорий и гидрохимического анализа среды отбирались синхронно. В «голубых» озерах отбирали интегральные пробы в области пучин; в глубоких стратифицированных озёрах – дифференциальные, в точках с максимальной глубиной, с шагом 1 – 2 м от поверхности до дна, в зарослях макрофитов – в приповерхностном горизонте. Методы отбора проб для гидрохимического анализа и их обработка подробно описаны в работах, опубликованных ранее (Голубая книга..., 2007; Краснова и др., 2008; Жариков и др., 2009).

Численность инфузорий определяли на материале, фиксированном насыщенным раствором сулемы (Ротарь, 1995; Bereszky, 1985). Ядерный аппарат выявляли на тотальных препаратах окраской по Фельгену. Идентификацию видов инфузорий производили на живом материале, фиксированном сулемой, и на препаратах, импрегнированных серебром (Chatton, Lwoff, 1936), используя определитель Каля (Kahl, 1930 – 1935) и современные публикации разных авторов (Янковский, 2007; Curds, 1982; Curds et al., 1983; Krainer, Foissner, 1990; Foissner et al., 1991, 1999; Berger, 1999). Материал обобщали в таксономической системе инфузорий Смолла и Линна (Small, Lynn, 2000). В работе использована классификация стадий лимногенеза не вообще озёрных экосистем, а только озёр типа «голубые» (образованных

на напорных восходящих источниках подземных вод из карстовых провалов), предложенная Н. М. Мингазовой (2001) для солоноватых водоёмов Среднего Поволжья.

Сходство сообществ инфузорий по видовой структуре определяли по Сьеренсену. Условное деление инфузорий на трофические группы и названия групп даются по работе Пратта и Кэрнса (Pratt, Caerns, 1985) с учетом данных Н. В. Мамаевой (1979), В. В. Жарикова (1996) и Ю. М. Ротаря (1995). Индивидуальную сырую массу рассчитывали методом подобия тела инфузорий геометрическим фигурам, принимая плотность цитоплазмы равной единице.

Для классификации сообществ по сходству фауны инфузорий использовали кластерный анализ методом Уорда. Для выявления связи между сообществами инфузорий – их ординацию методом главных компонент (в основе – численность видов доминантов и субдоминантов). Расчеты производили, используя Excel 2010 и пакет статистических программ Stat Soft Statistica 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего авторами статьи было выявлено более 140 видов инфузорий: более 100 в водоёмах СШП и 70 видов – в водоёмах Вятского поднятия (ВП) (Быкова, Жариков, 2008; Жариков и др., 2009).

Все виды, обнаруженные нами в солоноватых водоёмах, не специфичны по отношению к уровню общей минерализации воды и характерны для пресных водоёмов бассейна р. Волги, что отчасти подтверждает вывод о том, что «значения общей минерализации порядка 2000 мг/л не играют существенной роли в формировании специфичной солоноватоводной фауны инфузорий» (Смуров, 2001). Известно также, что для развития действительно солоноватоводной фауны инфузорий и других гидробионтов крайне важна не просто сумма солей (общая минерализация), а соотношение их ионов, в частности хлорид-ионов. Поэтому наиболее вероятно, что в оз. Серное значительное содержание хлорид-ионов (157 мг/л – максимальное значение среди всех исследованных водоёмов) в сочетании с наибольшим содержанием сероводорода и общей минерализацией воды обусловили практически отсутствие инфузорий в его водной толще.

Сходство фауны инфузорий водоёмов двух групп (тектонических поднятий) – 42%. Водоёмы внутри каждой группы тоже отличаются своеобразием фауны. Коэффициент Сьеренсена не превышает 50% в водоёмах Самарской области и 40% в группе водоёмов РТ и РМЭ.

Характеристика различных сообществ инфузорий солоноватых водоёмов (на примере водоёмов Соко-Шешминского поднятия) приведена в табл. 1.

По сходству фауны инфузорий самарских озёр выделено 3 кластера (рис. 2, а):
– 1-й кластер объединяет *сульфидные проточные «голубые»* озёра и источники: Голубое-1 и Голубое-2, ст. 2 Солодовки, литоральная станция оз. Молочка – возможное место выхода родников;

– 2-й – *мелкие, заболачивающиеся сульфидные* водоёмы: озера Солодовка, ст. 3 и 4; пелагическая часть озёр Молочка и Коржовские Голубые;

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

Таблица 1

Характеристика сообществ инфузорий всех исследованных водоёмов

Водоёмы	Биотоп (станция)	Количество видов	Индекс Шеннона, бит/экз.	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, мг/м ³	Доминанты
1	2	3	4	5	6	7
Соко-Шешминское поднятие						
Г-1	П	1-9	0-3.1	0.2-5	0.009-0.51	<i>Trithigmostoma cucullulus</i> (O.F. Muller, 1786), <i>Euplotes diadaleos</i> Diller, Kounarius, 1966, <i>Clathrostoma ovum</i> Faure-Fremuet, 1924, <i>Paramecium aurelia</i> (Ehrenberg, 1838) complex
	Л	7	2.50	37	13.32	<i>Frontonia leucas</i> (Ehrenberg, 1838), <i>Paramecium bursaria</i> (Ehrb., 1831), <i>Monodinium balbianii</i> (Fabre-Dom., 1888), <i>Spirostomum</i> sp.*
Г-2	П	1-12	0-2.60	1-36	0.49-3.55	<i>P. aurelia</i> complex, <i>P. bursaria</i> , <i>Pseudovorticella fascicullata</i> (Mull., 1773), <i>Coleps</i> sp., <i>Pseudochilonopsis piscatoris</i> (Blochm., 1895)
	Л	9	2.90	20	6.71	<i>Cyclidium</i> sp. , <i>P. bursaria</i> , <i>Lacrymaria olor</i> (O.F. Muller, 1786)
	з (хара)	10	1.40	500	101.18	<i>P. bursaria</i> , <i>Cinetochilum margaritaceum</i> Perty, 1852, <i>Stentor coeruleus</i> (Pallas, 1766), <i>Loxodes magnus</i> Stokes, 1887, <i>L. olor</i> (с зхл)
	з (рогоз)	18	3.54	1411	38.64	<i>Coleps</i> sp., <i>C. margaritaceum</i> , <i>Urotricha farcta</i> Clap. & Lachmann, 1859
	з (пузырчатка)	7	-	-	-	<i>Caenomorpha sapropelica</i> Kahl, 1927, <i>Amphileptus pleurosigma</i> (Stokes, 1884), <i>P. bursaria</i> , <i>Urocentrum turbo</i> (O.F. Muller, 1786), <i>Histiobalanium natans</i> Clap. & Lachm., 1858, <i>Plagiopyla nasuta</i> Stein, 1860
Ист.	Ист.	0	-	0	0	
	з (хара)	5	-	-	-	<i>Holosticha</i> sp., <i>Spathidium</i> sp.
Сер.	п	1	-	9.9	0.12	инфузории п/кл. <i>Hypotrichia</i>
	ст.1, п	0	-	0	0	
Сол.	ст.2, п	1-5	1.53-1.69	2-964	0.12-3.97	<i>Strombidium</i> sp., <i>T.cucullulus</i> , <i>P. bursaria</i> , <i>Tachysoma pellationellum</i> (O.F. Muller, 1773)
	ст.3, п	6-9	2.48-2.50	12-32	0.86-1.32	<i>Askenasia volvox</i> (Eichwald, 1852), <i>Paramecium caudatum</i> Ehrb., 1833, <i>Peritrichia</i> spp. (бродажки)
	ст.4, п	19	3.50	280	178.26	<i>H. grandinella</i> , <i>U. turbo</i>
Мол.	п	3-8	0.70-2.65	83-208	0.17-30.22	<i>P. aurelia</i> complex, <i>P. bursaria</i> , <i>Pseudovorticella fascicullata</i> , <i>E. diadaleos</i>
	л	2	-	746	10.13	<i>Coleps</i> sp.
Корж.	ст.1, п	8	2.59	56	32.36	<i>Frontonia</i> sp.2, <i>U. turbo</i> , <i>P. bursaria</i>
	ст.2, п	4	1.92	17	1.68	<i>Frontonia</i> sp.1, <i>U. turbo</i> , <i>Pseudovorticella</i> sp.
	ст.3, п	3	1.37	17	1.50	<i>Cyclidium glaucoma</i> (O.F. Mull., 1773)
	з (хара)	17	2.30	2142	60.13	<i>U. farcta</i> , <i>Coleps hirtus</i> (Muller, 1786) Nitzsch, 1827, <i>C. glaucoma</i>
	з (пузырчатка)	10	1.65	696	19.25	<i>U. farcta</i> , <i>P. bursaria</i> , <i>Peritrichia</i> spp., <i>Hypotrichia</i> spp.
	з (рогоз)	26	3.28	3346	1345.80	<i>Frontonia</i> sp. (с зхл.)

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Г-3	п	(10–21) 46	1.55–3.01	1202– 2528	27.66– 138.09	<i>A. volvox</i> , <i>H. natans</i> , <i>Pelagothrix plancticola</i> Foissner et al., 1995, <i>Coleps hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831, <i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stein, 1863), <i>Rimostrombidium humile</i> (Penard, 1922), <i>H. grandinella</i>
Вятское поднятие						
ЗК	п	8	2.1	182	5.18	<i>Cyclidium</i> sp., <i>Vorticella</i> sp.
БГ	ст. 1, п	3	1.58	0.75	0.09	<i>Litonotus</i> sp., <i>Spirostomum</i> sp., <i>E. diadaleos</i>
	ст. 2, п	1		1	1.90	<i>Holophrya teres</i> (Ehrenberg, 1833)
	протока	11	0.34	380	4.38	<i>H. grandinella</i> , <i>Clathrostoma ovum</i> , <i>Glaucoma</i> sp.
ГСт	п	25	2.69	140	2.34	<i>Rabdoaskenasia minima</i> Kr. & Foiss., 1990, <i>Balanion planctonicum</i> Foissner et al., 1994
Ш	п	35	3.09	456	44.41	<i>Halteria</i> sp. (с Зхл), <i>P. plancticola</i> , <i>Epistylis procumbens</i> Zacharias, 1897

Примечание. п – пелагиаль, л – литораль, з – заросли макрофитов, ист. – источник, зхл – зоохлореллы. Водоёмы: Г-1, Г-2, Г-3 – Голубое-1,2,3; Ист. – источник около оз. Голубое-2; Сер. – Серное; Сол. – Солодовка; Мол. – Молочка; Корж. – Коржовские Голубые озёра; ЗК – Зелёный Ключ; БГ – Большое Голубое; ГСт – Голубая Старица; Ш – Шунгалдан. * – Жирным шрифтом выделены виды, развивающиеся в анаэробных условиях.

– 3-й – «несульфидные» озёра (оз. Голубое-3), в которых сульфиды все-таки присутствуют, но поступают они в основном не с водами сероводородных источников, а имеют биологическое происхождение (за счет сульфатредукции), а также «макрофитные» станции сульфидных водоёмов, характеризующиеся низким содержанием сероводорода или его полным отсутствием и наличием кислорода (за- послева часть озера Голубое-2 и Коржовских Голубых).

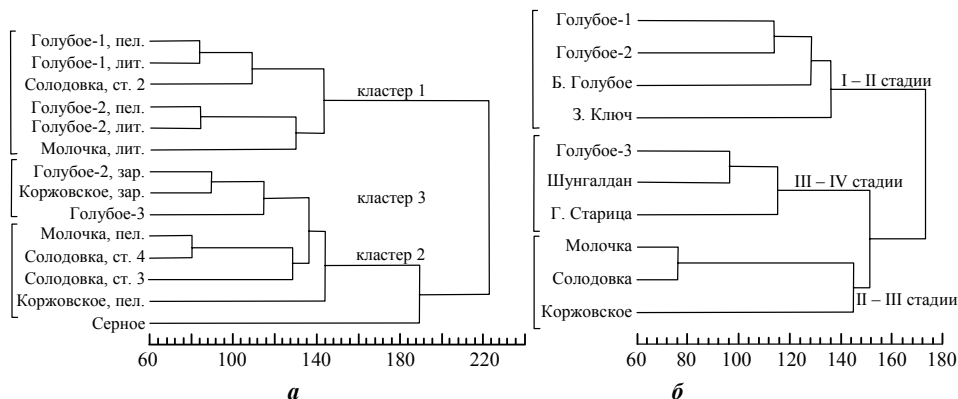


Рис. 2. Кластерный анализ водоёмов по сходству фауны (коэффициент Сьеренсена) инфузорий методом Урда: *а* – водоёмы Соко-Шешминского поднятия, *б* – водоёмы Вятского и Соко-Шешминского поднятий

Озеро Серное, в котором обнаружен лишь 1 вид из подкласса Nudoricchia, не вошло ни в один кластер водоёмов.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

Развитие инфузорий в пелагической части серных водоёмов, как и всего планктона в целом, ограничено (см. табл. 1) высокой проточностью, холодноводностью, высоким содержанием сульфидов и т.д. Недостаточность их развития компенсируется развитием инфузорий в зарослях высших водных растений (если они есть, см. табл. 1), обрастаниях и матах (табл. 2). Основу бактериальных матов в данных водоёмах составляют фототрофные прокариоты (*Oscillatoriales*, *Chloroflexales*, *Chlorobiales*), тионовые и бесцветные серобактерии, а также эукаритические водоросли, в основном диатомовые (Горбунов, Уманская, 2008). Инфузории в бактериальных матах и обрастаниях (см. табл. 2) используют данный специфический субстрат в качестве биотопа, т.е. речь идет не об истинно перифитонных (прикрепленных) инфузориях, а вообще о видах, развитие которых связано с матами и обрастанием. Ниже приведены виды (см. табл. 2), в основном анаэробные, развитие которых приурочено к разным видам матов.

Таблица 2

Сообщества инфузорий в различных озёрах*, приуроченные к бактериальным матам (анаэробные и микроаэробные условия)

Водоём (диапазон Eh**)	Вид мата или обрастания	Виды инфузорий
Голубое-1 (-60 – +40)	Слизистые маты на харе с преобладанием нитчатых зелёных бактерий, в меньшей степени цианобактерий и бесцветных серобактерий	<i>Caenomorpha lata</i> Kahl, 1927, <i>C. medusula</i> Perty, 1852, <i>C. uniserialis</i> Levander, 1894, <i>C. lauterbornii</i> Kahl, 1927, <i>Plagiopyla</i> sp., <i>P. nasuta</i> , <i>Epalxella</i> sp., <i>Metopus</i> es (O.F. Muller, 1776), <i>Metopus</i> spp., <i>S. teres</i> , <i>Spathidium</i> sp., <i>Condylostomides</i> sp., <i>Clathrostoma ovum</i> , <i>Prorodon</i> sp., <i>Ophrydium</i> sp., <i>Blepharisma</i> sp.,
Голубое-2 (-50 – -15)	Мох	<i>Phialina pupula</i> (O.F. Muller, 1773), <i>Brachonella spiralis</i> (Smith, 1897), <i>Metopus</i> spp.
	Маты с преобладанием осцилляторий	<i>P. bursaria</i> , <i>Frontonia leucas</i> (Ehrb., 1838), <i>H. natans</i>
	Маты с преобладанием аноксигенных фототрофных бактерий	<i>Loxodes magnus</i> , <i>Lacrymaria</i> sp. (с зхл), <i>C. ovum</i>
Источник (у оз. Голубое-2) (нет данных)	Хара, обросшая бесцветными серобактериями <i>Thiothrix</i>	<i>Holosticha</i> sp., <i>Spathidium</i> sp., <i>Trochiloides</i> sp.,
Солодовка (-170 – -20)	<i>Oscillatoria</i> sp., нитчатые зелёные бактерии, бесцветные серобактерии, пурпурные бактерии	<i>Dexiotricha</i> sp., <i>Frontonia</i> sp. (с зхл), <i>F. leucas</i> , <i>Paramecium caudatum</i> , <i>U. turbo</i> , <i>S. teres</i> , <i>Aspidisca cicada</i> (O.F. Muller, 1786), <i>Stentor coeruleus</i> (Pallas, 1766), <i>Uroleptus piscis</i> (O.F. Muller, 1773) Ehrenberg, 1831, <i>Metopus fuscus</i> Kahl, 1927, <i>M. micrans</i> Jankowski, 1964, <i>M. es</i> , <i>C. hirtus</i>
Молочка (-10 – +230)	Мат с поверхности: с преобладанием диатомовых (<i>Navicula</i> sp.)	<i>Nassula</i> sp., <i>F. leucas</i> , <i>P. caudatum</i> , <i>Frontonia</i> sp. (с зхл), <i>Caenomorpha lauterborni</i> , <i>C. sapropelica</i> , <i>B. spiralis</i> , <i>Cyclidium</i> spp., <i>M. es</i>
	Мат у берега со дна: с преобладанием <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Frontonia</i> sp. (с зхл), <i>F. leucas</i> , <i>P. caudatum</i> , <i>U. turbo</i> , <i>Plagiopyla</i> sp., <i>Cyclidium citrulus</i> Cohn, 1865, <i>S. coeruleus</i> , <i>Spirostomum minus</i> (Roux, 1901)
Коржовское (+ 30)	Пурпурные бактерии, цианобактерии	<i>S. coeruleus</i> , <i>Climacostomum virens</i> Ehrb., 1833, <i>F. leucas</i> , <i>Phialina</i> sp., <i>Ophryoglena</i> sp.

Примечание. зхл – зоохлореллы. * – В водоёмах Вятского поднятия исследования инфузорий в микробных матах не проводились; ** – значения окислительно-восстановительного потенциала приведены по: Краснова и др., 2008.

Выявленная фауна инфузорий сульфидных озёр Соко-Шешминского поднятия представлена в основном довольно специфичным комплексом видов. Многие из них можно отнести к анаэробному сапробионтному сообществу, обитающему в условиях высоких концентраций сероводорода и отсутствия кислорода и богато

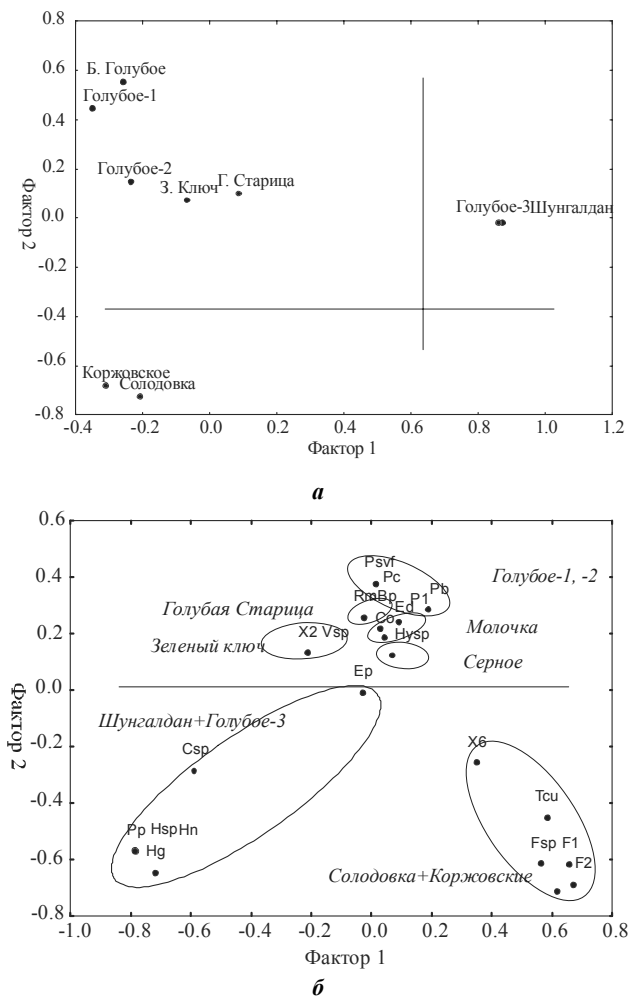


Рис. 3. Результаты ординации водоёмов по доминирующим видам (а) и комплексам структурообразующих видов инфузорий в них (б): Вр – *Balanion planctonicum*, Со – *Clathrostroma ovum*, Csp – *Cyclidium* spp., Ed – *Euplotes diadaleos*, Ep – *Epistylis procumbens*, F1 – *Frontonia leucas*, Fsp – *Frontonia* с зхл, F1 – *Frontonia* sp. 1, F2 – *Frontonia* sp. 2, Hg – *Halteria grandinella*, Hn – *Histiobalantium natans*, Hsp – *Halteria* sp., Hysp – *Hypotrichia* spp., Pb – *Paramecium bursaria*, Pc – *Paramecium caudatum*, P1 – *Paramecium* sp., Pp – *Pelagothrix plancticola*, Psvf – *Pseudovorticella fasciculata*, Rm – *Rabdoaskensia minima*, Tcu – *Trithigmostoma cucullulus*, Vsp – *Vorticella* sp.; неопределённые до рода: X2, X6

представленных здесь серобактерий, являющихся пищей инфузорий. Некоторые авторы выделяют инфузорий, живущих в подобных условиях в самостоятельный тип сообщества, называемый «сульфидной системой» (Fenchel, 1969) и «тиобиозом», сульфорефумом. Анаэробные свободноживущие инфузории находятся в симбиотической ассоциации с метан-продуцирующими бактериями и вместе с другими свободноживущими анаэробными простейшими являются важным звеном в коротких пищевых цепях анаэробных сред.

Казанские и марийские озёра распределились по качественному составу инфузорий, согласно стадиям лимногенеза озёр (Мингазова, 2001; Быкова, Жариков, 2009 а). Для данных водоёмов учитывалась фауна инфузорий только пелагических станций; исследование матов и обрастания не проводилось (см. табл. 1). По сходству видового состава инфузорий в одну группу вошли водоток Зелёный Ключ и оз. Большое Голубое (стадия зарождения и молодости), в другую – оз. Голубая Старица и оз. Шунгалдан (находящиеся на стадии зрелости и угасания).

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

Результат кластерного анализа *по сходству качественного состава инфузорий* водоёмов двух тектонических поднятий Вятского и Соко-Шешминского продемонстрировал зависимость распределения не от географического расположения, а от стадии развития водоёма (рис. 2, б). Так, в одной группе по сходству видового состава инфузорий оказались «молодые» «голубые» водоёмы: самарское оз. Голубое-1, марийский водоток Зелёный Ключ и казанское оз. Б. Голубое. Самарское оз. Голубое-3, вероятно, ранее имевшее большую проточность, концентрацию сероводорода и минерализацию, а теперь напоминающее обычный водоём, аналогично марийским «голубым» озёрам находится на стадии зрелости и угасания (озёра Голубая Старица и Шунгалдан) и образует с ними одну группу по составу фауны инфузорий. В отдельный кластер выделена и фауна инфузорий самарских озёр Солодовка, Молочка и Коржовские Голубые, которые, вероятно, как по морфометрическим и физико-химическим свойствам, так и по фауне простейших не имеют аналогов в Вятском поднятии.

Количественное развитие сообществ инфузорий. На основании полученных данных о численности видов-доминантов и субдоминантов методом главных компонент нами выделено 2 фактора, в пространстве которых показано как расположение сообществ инфузорий из разных водоёмов относительно друг друга (рис. 3, а), так и комплексов доминирующих в них видов (рис. 3, б). Фактор 1 (ось абсцисс), вероятно, определяет сходство и различие водоёмов по способу поступления и образования сероводорода, несмотря на их географическое положение. Так, водоёмы разделились на водоёмы с эндогенным образованием сероводорода за счет сульфат-редукции в придонных слоях воды (самарское оз. Голубое-3 и марийское оз. Шунгалдан) и на водоёмы (все остальные), в которые сероводород поступает с водой источников. С другой стороны, этот же фактор обособляет сообщества инфузорий водоёмов, находящихся на последней стадии развития озёр типа «голубые», т.е. превращающихся в обычные, постепенно опресняющиеся водоёмы. Фактор 2 (ось ординат), вероятно, связан каким-то образом с глубиной водоёма и, возможно, с происхождением (см. рис. 3, а): отдельно от озёр в карстовых воронках различной глубины (но более 1.5 м) стоят мелководные ветланды Солодовка и Коржовское. Комплексы доминирующих видов инфузорий «голубых» озёр (см. рис. 3, б) отделены (относительно оси ординат) от комплексов доминирующих видов стратифицированных водоёмов (озёра Голубое-3 и Шунгалдан) и мелких заболачивающихся (ветландов – Коржовка, Солодовка). Таким образом, результаты ординации комплексов инфузорий (на основании количественных данных) в целом повторяют результаты кластерного анализа по сходству фауны инфузорий (качественные данные) водоёмов (см. рис. 2, б) и подтверждают мысль о зависимости фауны, видовой структуры и количественного развития не столько от географической близости водоёмов, сколько от гидрологических и гидрохимических условий в водоёмах (от стадии развития озёр). В целом, за небольшим исключением, прослеживается аналогия между сообществами инфузорий водоёмов Вятского и Соко-Шешминского поднятий, находящихся на соответствующих стадиях лимногенеза озёр типа «голубые».

При расположении водоёмов по группам, выявленным в результате кластерного анализа (рис. 2, б), т. е. соответствующим стадиям лимногенеза озёр, прослеживается тенденция увеличения количественных показателей сообществ инфузорий (количества видов, численности и биомассы) в них с увеличением стадии развития водоёмов (рис. 4). При этом, за небольшим исключением, близки показатели сообществ инфузорий «одновозрастных» водоёмов, но различных тектонических поднятий (см. табл. 1, рис. 4).

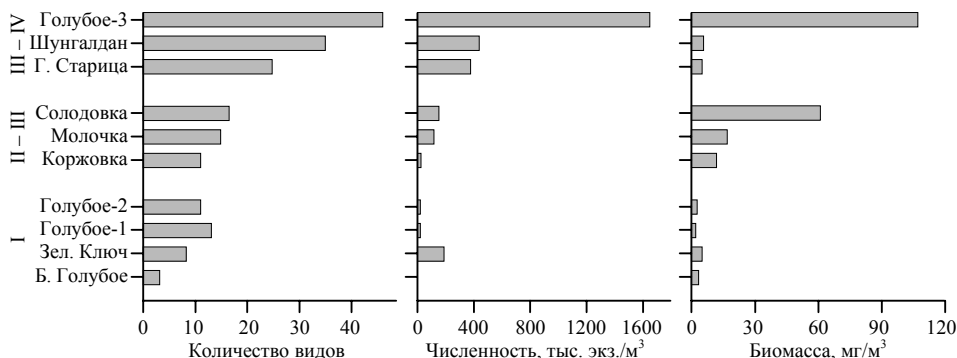


Рис. 4. Количественные показатели развития сообществ инфузорий солоноватых водоёмов двух тектонических поднятий (сравниваются данные только для пелагиали; I – IV – стадии лимногенеза)

Удельное количество видов во всех водоёмах в среднем невелико и составляет: в сульфидных «голубых» и заболачивающихся озёрах – 5 видов; в несерных водоёмах и зарослевых биотопах – около 15. Индекс Шеннона также максимален для сообществ инфузорий (см. табл. 1), развивающихся в зарослях «сульфидных» озёр (оз. Голубое-2, Коржовка), а также для пелагиали «несульфидных» (оз. Голубое-3, Шунгалдан).

Структура сообществ инфузорий, как показали наши исследования, также определяется стадией лимногенеза, на которой находится водоём.

Трофическая структура инфузорий в двух группах водоёмов сходна по количеству видов, а по численности и биомассе наблюдаются различия: больший вклад инфузорий бактерио-детритофагов в общую численность инфузорий водоёмов ВП, по сравнению с водоёмами СШП. Однако наблюдается и общая тенденция: уменьшение вклада инфузорий бактерио-детритофагов и увеличение миксотрофов в сообществах с увеличением возраста водоёма (табл. 3). Общим для высокоминерализованных водоёмов разных географических зон является выпадение к IV стадии лимногенеза из структуры сообществ целой трофической группы – хищников и появление (либо заметное увеличение ранее малозначашей) группы – эврифагов, или неселективных всеядов (от 1.2 до 10.7%) в водоёмах СШП и альгофагов (от 0 до 14.6%) в озёрах ВП. Вместе с тем видовой состав внутри каждой трофической группы может меняться от стадии к стадии. Так, миксотрофы в водоёмах начала

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

формирования озёр типа «голубые» представлены *Pseudovorticella fasciculata*, *E. diadaleos*, *P. bursaria*, а в водоёмах, находящихся на последней стадии развития – *P. plancticola*, *C. hirtus viridis*, *Histiobalantium natans*, *Halteria* sp. и *Askenasia* sp. с зоохлореллами и т.д.

Таблица 3

Структура сообществ инфузорий (вклад в численность) в исследованных водоёмах, %

Трофические группы	Поднятия					
	СШП			ВП		
	Стадии лимногенеза					
	I	II – III (?)	IV	I	II – III	IV
	Водоёмы					
Г-1, Г-2	Мол., Сол., Корж.	Г-3	БГ, ЗК	ГСт	Ш	
Трофическая						
Альгофаги	14.4	17.6	14.9	0	6.1	14.6
Бактерио-детритофаги	51.7	48.4	11.2	84.4	72.2	39.0
Гистофаги	0.2	6.1	0.9	0	0.5	0.2
Миксотрофы	30.1	16.6	62.1	12.5	14.3	45.9
Эврифаги	1.2	6.2	10.7	0.0	4.8	0.2
Хищники	2.2	5.0	0.09	3.1	2.0	0.08
Биотопическая						
Планктонные	36.0	56.7	96.0	25.5	95.4	92.7
Бентосные	41.8	34.5	4.0	56.4	4.1	6.2
Перифитонные	22.2	8.8	0	18.2	0.5	1.1

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Биотопическая структура сообществ инфузорий соответствует «возрасту» (= стадии лимногенеза) водоёма: по мере превращения озёр типа «голубые» в обычные опресненные водоёмы в планктонном сообществе инфузорий происходит увеличение вклада в общую численность истинно планктонных и снижение доли бентосных и перифитонных инфузорий (см. табл. 3).

Сравнительный анализ сообществ инфузорий высокоминерализованных озёр Соко-Шешминского поднятия (СО) и Вятского поднятия (РМЭ и РТ) и *пресных водоёмов* в этих же (ВП, РМЭ) или близко расположенных районах (Самарская Лука, Жигулёвское тектоническое поднятие) показал, что, с одной стороны, количественные показатели развития в высокоминерализованных водоёмах ниже, чем в пресных (на порядок в самарских озерах и в 6 раз – в марийских и казанских), и, с другой, независимо от минерализации, количественное развитие в среднем выше в водоёмах лесостепной зоны Самарской области по сравнению с лесной зоной республик Марий Эл и Татарстан (табл. 4). Различия в *трофической структуре* сообществ инфузорий высокоминерализованных и пресных водоёмов сводятся к тому, что в солоноватых озёрах не все трофические группы представлены равномерно: в основном преобладают бактериофаги (65% от общей численности, в группе марийских озёр) и миксотрофы (54% от общей численности, в группе самарских озёр) и отсутствуют или очень незначительны вклады хищников и гистофагов. В пресных водоёмах Жигулёвского поднятия структура более разнообразна.

разна (см. табл. 4): значим вклад инфузорий-эврифагов (16% от общей численности) и хищников (23% по числу видов).

Таблица 4

Краткая характеристика сообществ инфузорий солоноватых и пресных водоёмов Самарской области и республик Татарстан и Марий Эл

Водоёмы	Поднятие	Показатель	Общ. показатели	Структурообразующие виды	Литературный источник
Солоноватые	СШП	<i>n</i>	93	<i>P. aurelia</i> complex, <i>Frontonia</i> sp., <i>U. turbo</i> , <i>H. grandinella</i>	Настоящая работа
		<i>N</i>	348.8		
		<i>B</i>	43.78		
	ВП	<i>n</i>	63	<i>R. minima</i> , <i>Vorticella</i> sp., <i>U. furcata</i> , <i>Cyclidium</i> sp.	Настоящая работа
		<i>N</i>	136.5		
		<i>B</i>	5.95		
Пресные	ЖигП	<i>n</i>	141	<i>C. hirtus</i> , <i>P. plancticola</i> , <i>Urotricha</i> spp., <i>V. natans</i> , <i>H. grandinella</i> ,	Быкова, 2005; Жариков и др., 2007, 2009
		<i>N</i>	3655.5		
		<i>B</i>	458.58		
	ВП	<i>n</i>	47	<i>Stichotricha aculeata</i> , <i>Pseudohaplocaulus anabaena</i> , <i>H. grandinella</i> , <i>Cyclidium</i> spp.	Быкова, Жариков, 2009 а
		<i>N</i>	789.9		
		<i>B</i>	12.07		

Примечание. Тектонические поднятия: СШП – Соко-Шешминское, ВП – Вятское, ЖигП – Жигулёвское; *n* – количество видов, *N* – численность, тыс. экз./м³, *B* – биомасса, мг/м³.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, виды инфузорий, обнаруженные в солоноватых водоёмах, вероятно, не специфичны по отношению к уровню общей минерализации воды и характерны для большинства пресных малых водоёмов бассейна р. Волги. Своеобразие гидрохимических и гидрологических условий этих озёр способствуют тому, что фауна инфузорий, в особенности сульфидных озёр, представлена довольно специфичным комплексом видов, развивающихся в основном в планктоне зарослевой части водоёма (если она есть), в обрастании, микробильных матах, грунтах и слабопредставленных в планктоне пелагической части водоёма. Большинство из них относятся к анаэробному сапробионтному сообществу, которое фактически отсутствует в крупных водохранилищах каскада Средней и Нижней Волги.

Сходство видового состава и количественного развития инфузорий малых водоёмов двух разных тектонических поднятий определяется не территориальной близостью водоёмов, а, скорее, сходством гидрологических, гидрофизических, гидрохимических и иных условий, которые, в свою очередь, обусловлены стадиями лимногенеза этих водоёмов. Видовое разнообразие и количественное развитие инфузорий увеличивается в ряду водоёмов: «голубые» (холодноводные, с высоким водообменом) – сульфидные, мелководные – стратифицированные; изменяется также соотношение экологических и трофических групп инфузорий. При этом количество видов, численность и биомасса сообществ инфузорий в группе высокоминерализованных малых водоёмов Поволжья обычно в среднем ниже, чем в группе пресных (см. табл. 4). Сравнение этих же параметров сообществ инфузорий водоёмов разных географических зон показало, что и в высокоминерализованных,

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

и в пресных малых озёрах лесной зоны (ВП) они в целом ниже, чем в водоёмах лесостепной зоны (СШП, ЖигП). Выяснение причин выявленных тенденций, а также оценка влияния отдельных факторов среды на сообщества инфузорий в специфических условиях таких водоёмов требует дополнительных наблюдений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быкова С. В. Фауна и экология инфузорий малых водоёмов Самарской Луки и Саратовского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2005. 207 с.

Быкова С. В. Инфузории серных озёр северо-востока Самарской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы III Всерос. науч. конф. Пушино; Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. ун-та, 2008. С. 119 – 121.

Быкова С. В., Жариков В. В. Инфузории некоторых карстовых озёр Среднего Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009 а. Т.11, № 1 (4). С. 686 – 694.

Быкова С. В., Жариков В. В. Сообщества инфузорий солоноватоводных озёр Вятского и Соко-Шешминского поднятий Среднего Поволжья // V Поволж. гидроэкологическая конф. : материалы докл. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 2009 б. С. 25 – 28.

Голубая книга Самарской области : редкие и охраняемые гидробиоценозы / Самар. науч. центр РАН. Самара, 2007. 200 с.

Горбунов М. Ю., Быкова С. В., Уманская М. В., Жариков В. В. Уникальные микробные сообщества серных озёр – памятников природы Самарской области // Природное наследие России : изучение, мониторинг, охрана : материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2004. С. 57 – 59.

Горбунов М. Ю., Уманская М. В. Макро- и микроскопическое разнообразие прикрепленных микробных сообществ серных озёр Самарской области // Водные экосистемы : трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия : материалы Всерос. конф. «Водные и наземные экосистемы : проблемы и перспективы исследований» / Вологод. гос. пед. ун-т. Вологда, 2008. С. 40 – 42.

Дедков А. П. Геолого-геоморфологические условия развития солоноватоводных карстовых озёр Среднего Поволжья // Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озёр среднего Поволжья / под ред. А. Ф. Алимова, Н. М. Мингазовой. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 2001. С. 9 – 18.

Жариков В. В. Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ Волги / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1996. 76 с.

Жариков В. В., Горбунов М. Ю., Быкова С. В., Уманская М. В., Тарасова Н. Г., Буркова Т. Н., Ротарь Ю. М. Протисты и бактерии озёр Самарской области / под ред. В. В. Жарикова. Тольятти : Кассандра, 2009. 240 с.

Жариков В. В., Горбунов М. Ю., Быкова С. В., Уманская М. В., Шерышева Н. Г. Экология сообществ бактерий и свободноживущих инфузорий малых водоёмов Самарской Луки / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2007. 193 с.

Краснова Е. С., Уманская М. В., Горбунов М. Ю. Физико-химическая характеристика сульфидных озёр и источников северо-востока Самарской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2008. Т. 10, № 2. С. 488 – 498.

Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 150 с.

Мингазова Н. М. Стадии развития солоноватоводных карстовых озёр // Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озёр среднего Поволжья / под ред. А. Ф. Алимова, Н. М. Мингазовой. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 2001. С. 87 – 94.

Ротарь Ю. М. Планктонные инфузории Куйбышевского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 161 с.

Смуров А. О. Планктонные инфузории солоноватоводных карстовых озер // Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озер среднего Поволжья / под ред. А. Ф. Алимова, Н. М. Мингазовой. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 2001. С. 141 – 149.

Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озер среднего Поволжья / под ред. А. Ф. Алимова, Н. М. Мингазовой. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 2001. 256 с.

Янковский А. В. Тип Ciliophora Doflein, 1901. Инфузории // Протисты : руководство по зоологии. СПб. : Наука, 2007. Ч. 2. С. 371 – 993.

Bereszky M. Cs. Fixations und Farbungsschnellverfahren bei quantitaven ökologischen Untersuchungen von Protozoen in Binnegewasser // Arch. Protistenk. 1985. Bd. 129. S. 187 – 190.

Berger H. Monograph of Oxyrichidae (Ciliophora, Hypotrichia) // Monographiae biological. 1999. Vol. 78. P. 1 – 1080.

Chatton E., Lwoff A. Techniques pour l'etude des Protozoaires, specialement de leurs structures superficielles (cinetome et argyrome) // Bul. Soc. France Microsc. 1936. T. 5. P. 25 – 39.

Curds C. R. British and other freshwater ciliated protozoa. Part I. Ciliophora : Kinetofragminophora. Keys and notes for the identification of the free-living genera. Cambridge : Cambridge University Press, 1982. 387 p.

Curds C. R., Gates M. A., Roberts D. VcL. British and other freshwater ciliated protozoa. Part II. Ciliophora : Oligohymenophora and Polyhymenophora. Keys and notes for the identification of the free-living genera. Cambridge : Cambridge University Press, 1983. 473 p.

Fenchel T. M. The ecology of marine microbenthos IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa // Ophelia. 1969. Vol. 6. P. 1 – 182.

Foissner W., Berger H., Schaumdurg J. Identification and ecology of limnetic plankton ciliates // Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. 1999. Hf. 3. S. 1 – 793.

Foissner W., Blatterer H., Berger H., Kohmann F. Taxonomische und Ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Bd. 1. Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichida, Colpodea // Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. 1991. Hf. 1. S. 1 – 478.

Kahl A. Urtiere oder Protozoa. 1. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) // Die Tierwelt Deutschlands. Teil. 18, 21, 25, 30. Jena, 1930 – 1935. 886 s.

Krainer K. H., Foissner W. Revision of the genus *Askenasia* Blochmann, 1895, with proposal of two new species and description of *Rabdoaskensia minima* n.g., n.sp. (Ciliophora, Cyclotrichida) // J. Protozool. 1990. Vol. 37, № 5. P. 414 – 427.

Pratt J., Caerns J. Functional groups in the Protozoa : roles in differing ecosystemes // J. Protozool. 1985. Vol. 32, № 3. P. 415 – 423.

Small E., Lynn D. Phylum Ciliophora Doflein, 1901 // An Illustrated guide to the protozoa. 2nd ed. / eds. J. J. Lee, G. F. Leedale, Ph. Bradbury. Lawrence : Allen Press, 2000. P. 371 – 675.

КЛАССИФИКАЦИЯ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ АЛДАНСКОГО НАГОРЬЯ

Л. Г. Вартапетов¹, А. П. Исаев², А. Г. Ларионов³, Н. Н. Егоров²

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: lev@eco.nsc.ru*

² *Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
Россия, 677890, Якутск, просп. Ленина, 41
E-mail: isaev_ark@rambler.ru*

³ *Институт прикладной экологии Севера
677000, Якутск, просп. Ленина, 35
E-mail: laronov-a-g@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.03.11 г.

Классификация и структура населения птиц Алданского нагорья. – Вартапетов Л. Г., Исаев А. П., Ларионов А. Г., Егоров Н. Н. – На основе многолетних учетов изучено население птиц одного из наименее обследованных регионов Якутии – Алданского нагорья. Составленная классификация и выявленная пространственно-типологическая структура населения птиц позволили установить, что для их формирования наиболее значимы высотная поясность и облесённость. Менее значимые факторы – наличие водоёмов, заболоченность, развитие кустарникового яруса и застроенность. Наименее значимы уровень высот в пределах отдельных высотных поясов, породный состав растительных формаций и воздействие пожаров. Видовое богатство и плотность населения птиц неуклонно снижаются с увеличением абсолютных высот местности. Только в кедровом стланике с участками редколесий суммарное обилие птиц больше, чем в ниже расположенных ландшафтах, за счет увеличения численности кустарниковых птиц.

Ключевые слова: население птиц, Алданское нагорье, высотная поясность.

Classification and structure of bird communities in the Aldan upland region. – Vartapev L. G., Isaev A. P., Larionov A. G., and Egorov N. N. – On the basis of long-term accounts the bird communities of one of least investigated regions of Yakutia – Aldan upland region is studied. The made classification and spatially-typological structure of bird communities allowed to establish, that for their formation are most significant altitude belting and forest square. Less significant factors – presence of reservoirs, marshiness, development of a shrubby circle and building-up. Are least significant level of altitudes in the limits of separate altitude belts, species composition of vegetative formations and influence of fires. The species richness and density of bird communities steadily decrease with increasing of local altitudes. Only in cedar bushes with sites of thin forests total abundance of birds more than in more low located landscapes, at the expense of increase in number of shrubby birds.

Key words: bird communities, Aldan upland region, altitude belting.

ВВЕДЕНИЕ

Фауна и население птиц всей Южной Якутии и его основной части – Алданского нагорья до последнего времени оставались малоизученными. Соответствующие публикации фрагментарны и посвящены описанию фауны и населения птиц

только отдельных участков этой территории (Перфильев, 1986; Егоров и др., 2002; Исаев и др., 2006; Вартапетов и др., 2008). Основные особенности высотно-поясного распределения орнитофауны охарактеризованы только на примере Алдано-Учурского хребта в монографии К. А. Воробьева (1963). В последнее время накоплены значительные сведения по населению птиц Алданского нагорья. Это позволяет провести классификацию и выявить пространственно-типологическую структуру населения птиц этого региона, а также определить основные факторы среды, определяющие его формирование, что и стало основной задачей нашей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Учёты проводились на постоянных, но нестрого фиксированных маршрутах, без ограничения дальности обнаружения, с интервальным пересчетом на площадь по группам заметности (Равкин, Ливанов, 2008). Учётные работы выполнены с конца мая до середины июля 2000 – 2010 гг. За этот период обследовано 10 ключевых участков в долинах рек Мая, Тимптон, Унгра, Алгама и в верховьях р. Малая Хатыми, а также в окрестностях пос. Чульман, брошенных пос. Эльконка и Заречный, на склонах г. Эвота и перевале Тит. Всего обследовано 39 местообитаний, а протяженность учётных маршрутов составила 550 км. Видовые названия птиц приведены по Л. С. Степаняну (2003).

Для классификации населения птиц использовался метод кластерного анализа, который подразделяет множество рассматриваемых объектов (вариантов орнитокомплексов) по их максимальному сходству друг с другом на заданное число групп (Трофимов, 1978). В качестве меры сходства использован коэффициент общности Жаккара, модифицированный для количественных признаков (Наумов, 1964). Крупные группы орнитокомплексов иерархически подразделялись на все более мелкие, пока для каждой из них удавалось установить природный режим, определяющий выделение той или иной группы (Вартапетов, 1998). Следует учитывать, что подобная и любая иная эколого-географическая классификация, скорее, служат отправным началом для дальнейших исследований, чем завершённым описанием естественных структур. Основное назначение таких классификаций – охарактеризовать взаимосвязи между признаками фаун или населения и факторами окружающей среды (Харвей, 1974; Hengeveld, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате кластерного анализа составлена иерархическая 3-уровневая классификация (тип – подтип – класс) населения птиц. Для каждого таксона классификации в скобках указаны 5 наиболее многочисленных видов и их доля в % в суммарном обилии птиц; плотность населения (особ./км²) / число встреченных видов.

Классификация летнего населения птиц Алданского нагорья

1. Редколесно-лесной тип населения (лесов, редколесий, гарей и облесенных марей) (выюрок 11, пятнистый конёк 10, буроголовая гаичка 7, зелёная пеночка 6, корольковая пеночка 4; 211/106).

КЛАССИФИКАЦИЯ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

1.1. Подтип населения нередкостойных лесов (вьюрок 12, пятнистый конёк 9, зелёная пеночка 7, буроголовая гаичка 6, корольковая пеночка 5; 231/97).

Классы населения:

1.1.1 – смешанных приречных лесов (вьюрок 16, зелёная пеночка 10, корольковая пеночка 8, буроголовая гаичка 7, пятнистый конёк 6; 259/75),

1.1.2 – сосново-лиственничных лесов склонов долин и надпойменных террас (пятнистый конёк 13, вьюрок 7, пеночка-зарничка 6, пеночка-таловка 6, буроголовая гаичка 5; 203/86).

1.2. Подтип населения редкостойных лесов и редколесий (пятнистый конёк 13, буроголовая гаичка 8, бурая пеночка 7, вьюрок 7, соловей-красношейка 6; 165/67).

Классы населения:

1.2.1 – елово-лиственничных редкостойных лесов и редколесий (буроголовая гаичка 11, пятнистый конёк 10, зелёная пеночка 8, вьюрок 8, корольковая пеночка 7; 109/30),

1.2.2 – гарей (пятнистый конёк 19, черноголовый чекан 11, буроголовая гаичка 10, дубровник 8, вьюрок 7; 178/54),

1.2.3 – марей с елово-лиственничными редколесьями и кустарниками (седоголовая овсянка 24, бурая пеночка 13, пятнистый конёк 10, соловей-красношейка 6, буроголовая гаичка 6; 208/33),

1.2.4 – кедрового стланика с участками редколесий, ивовых и ольховых кустарников и луговин (бурая пеночка 25, соловей-красношейка 15, жёлтая трясогузка 10, обыкновенная чечевица 8, пеночка-таловка 8; 193/22).

2. Марево-лугово-кустарниковый тип населения (лугов и марей в сочетании с кустарниками) (бурая пеночка 19, певчий сверчок 15, обыкновенная чечевица 11, седоголовая овсянка 9, пятнистый сверчок 5; 328/62).

Подтипы населения:

2.1 – марей и пойменных лугов, с кустарниковыми зарослями ивы, ольхи и озёрами (бурая пеночка 25, певчий сверчок 21, пятнистый сверчок 6, обыкновенная чечевица 6, азиатский бекас 5; 400/52),

2.2 – антропогенных лугов и кордонов на месте бывших посёлков (обыкновенная чечевица 25, седоголовая овсянка 21, горная трясогузка 11, соловей-красношейка 7, белая трясогузка 7; 219/25).

3. Болотно-тундровый тип населения (каменистых тундр и осыпей с участками луговин, кедрового стланика и кустарников и грядово-мочажинных верховых болот) (жёлтая трясогузка 28, пятнистый конёк 19, рогатый жаворонок 13, горная трясогузка 5, бурая пеночка 5; 119/26).

Подтипы населения:

3.1 – каменистых тундр, осыпей и луговин с участками кедрового стланика, ольховых и ивовых кустарников (рогатый жаворонок 26, жёлтая трясогузка 18, пятнистый конёк 18, белая куропатка 8, горная трясогузка 8; 116/13),

3.2 – грядово-мочажинных верховых болот с участками лиственничных редколесий (жёлтая трясогузка 37, пятнистый конёк 21, фифи 7, бурая пеночка 7, черноголовый чекан 5; 123/23).

4. Селитебный тип населения (посёлков) (домовый воробей 68, белая трясогузка 15, полевой воробей 7, ворон 4, чёрная ворона 3; 418/7).

5. Водно-околоводный тип населения (рек, озёр и их берегов) (перевозчик 24, горная трясогузка 11, гоголь 11, кряква 7, большой улит 7; 66/46).

Подтипы населения:

5.1 – средних рек (речная крачка 31, сизая чайка 16, озерная чайка 13, перевозчик 9, кряква 4; 5/21),

5.2 – малых рек (перевозчик 20, городская ласточка 16, гоголь 9, горная трясогузка 8, сизая чайка 7; 37/32),

5.3 – лесных озёр, стариц и ручьев (перевозчик 25, горная трясогузка 12, гоголь 11, большой улит 8, кряква 8; 102/28).

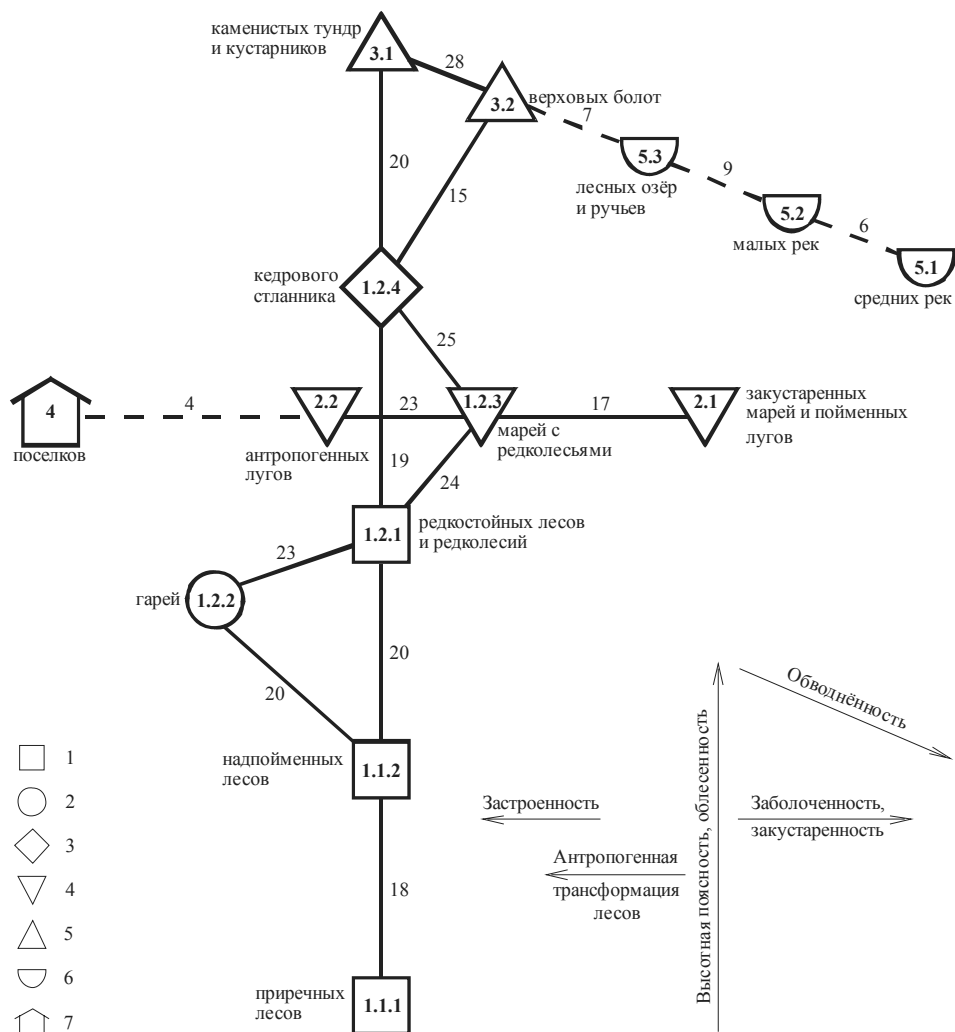
На уровне типов – наиболее высоко в представленной классификации, прослеживается воздействие облесённости и высотной поясности, которое определяет выделение 1 – 3-го типов населения птиц. Формирование 4-го типа населения связано с антропогенным воздействием, проявляющемся в основном как застроенность, а выделение 5-го типа определяется наличием водоёмов. На более низком классификационном уровне выделение подтипов населения птиц тоже определяется совместным воздействием облесённости и высотной поясности. Кроме того, в формировании подтипов орнитокомплексов 2.1, 2.2, 3.1 и 3.2 участвует воздействие увлажнения, заболоченности и закустаренности. Выделение подтипов населения 5.1 – 5.3 определяется размером водоёмов.

Самый низкий уровень классификационной схемы – классов населения – представлен только в первом (редколесно-лесном) типе, который занимает наиболее широкий набор местообитаний в соответствии с наибольшей амплитудой высот (400 – 1300 м н.у.м.) и разнообразием природных условий. Формирование классов орнитокомплексов определяется совместным влиянием тех же наиболее значимых взаимно зависимых факторов – облесённости, закустаренности и высотной поясности, но их проявление более дифференцированно. При этом определяющей становится не только смена высотных поясов, но и уровень высот в пределах каждого пояса. Кроме того, выделение классов орнитокомплексов связано с воздействием состава лесообразующих пород и наличием гарей.

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов выявлена на основе максимальных значений сходства между выделенными неделимыми типами, подтипами и классами населения птиц и отражена на структурном графе (рисунки). В вертикальном ряду рассматриваемой схемы изменения орнитокомплексов определяются высотной поясностью (абсолютными высотами местности) и облесённостью. Так, с ростом абсолютных высот местности класс населения приречных лесов (1.1.1), расположенный от 400 до 600 м н.у.м., сменяется таковым склонов долин и надпойменных террас (класс 1.1.2, 600 – 900 м над у.м.), далее – на водоразделах и в нижней части горных склонов – сообществами редкостойных лесов и редколесий (класс 1.2.1, 900 – 1200 м н.у.м.). Изменения орнитокомплексов в этой части рассматриваемого ряда связаны и с породным составом лесных растительных формаций. На приречных участках он характеризуется участием ели, берёзы, лиственницы и высоких ивовых и ольховых кустарников. На склонах

КЛАССИФИКАЦИЯ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Типы, подтипы и классы населения птиц



Пространственно-типологическая структура населения птиц Алданского нагорья. Значками 1 – 7 указаны орнитокомплексы: 1 – лесов и редколесий; 2 – гарей; 3 – кедрового стланика; 4 – марей и лугов; 5 – тундр и верховых болот; 6 – водоёмов; 7 – посёлков. Цифры внутри значков – номера классов, неделимых типов и подтипов населения. Около значков приводятся их краткие названия. Прямые линии соответствуют наиболее значимым связям в прямом обратном масштабе. Более слабые связи указаны пунктиром вне масштаба. Величины связей обозначены цифрами, расположенными между значками. Стрелками показаны: увеличение проявления основных структурообразующих факторов среды и определяемые ими тренды населения

долин и их надпойменных террасах преобладают лиственничные и сосновые древостои, а на водоразделах и с подъёмом в горы – редкостойные елово-лиственничные леса и редколесья. В верхней части склонов последние постепенно сменяются поясом кедрового стланика.

Из видов птиц, преобладающих в лесах и редколесьях, наиболее широко распространены пятнистый конёк, буроголовая гаичка и вьюрок. При этом пятнистый конёк составляет наибольшую долю в сообществах птиц лесов и редколесий склонов долин, надпойменных террас, водоразделов и горных склонов. Вьюрок, наоборот, в наибольшей степени доминирует в приречных лесах, а буроголовая гаичка составляет наибольшую долю в населении птиц редкостойных лесов и редколесий. Зелёная пеночка доминирует в орнитокомплексах приречных и горных склонов, а пеночки зарничка и таловка – в лиственничных и сосновых долинных лесах, особенно на участках с густым подростом. Кроме них, в лесах с высокоствольным еловым и лиственничным древостоем преобладает корольковая пеночка. При этом, вслед за снижением продуктивности биоценозов с ростом абсолютных высот, плотность населения птиц неуклонно снижается. Видовое богатство орнитокомплексов остается высоким в приречных и остальных долинных лесах с более сложной структурой растительности и резко снижается в угнетённых и разреженных редкостойных лесах и редколесьях с упрощенной ярусной структурой.

Наиболее сильно изменяется облик птичьего населения с переходом к поясу кедрового стланика с участками редколесий, кустарников и луговин в верхней части горных склонов (класс 1.2.4). Здесь преобладают кустарниковые виды: бурая пеночка, соловей-красношейка и обыкновенная чечевица. Кроме того, доминирует жёлтая трясогузка, которая держится на более увлажнённых луговых участках. Из лесных видов в числе преобладающих остается только пеночка-таловка. Видовое богатство населения птиц здесь заметно снижается по сравнению с нижерасположенными ландшафтами за счет «выпадения» многих лесных видов, а плотность населения птиц, наоборот, возрастает за счет высокой численности кустарниковых видов.

Основной (вертикальный) ряд рассматриваемой схемы заканчивается населением каменистых тундр, осыпей и луговин с участками кедрового стланика, ольховых и ивовых кустарников (подтип 3.1). Этот подтип населения на обследованной территории занимает наибольшие высоты (1200 – 1500 м н.у.м.), что определяет pessимальные условия существования для большинства видов птиц и, следовательно, значительно более низкое видовое богатство и плотность населения по сравнению с нижерасположенными ландшафтами. Наряду с горно-тундровыми и петрофильными видами (рогатый жаворонок, белая куропатка, горная трясогузка, здесь преобладают жёлтая трясогузка (на луговинах) и пятнистый конёк (на больших участках древесной растительности и сухостойных деревьев).

Орнитокомплексы, находящиеся на схеме вправо от основного вертикального ряда, сформированы совместным воздействием заболоченности, закустаренности и обводнённости. Из них верхний горизонтальный ряд сформирован самыми бедными по числу видов и особей сообществами птиц. К ним относятся орнитокомплексы верховых болот с участками редколесий (подтип 3.2), где преобладают

КЛАССИФИКАЦИЯ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

пятнистый конёк и птицы увлажненных и кустарниковых биотопов: жёлтая трясогузка, фифи, бурая пеночка и черноголовый чекан. Плотность населения птиц здесь столь же небольшая, как и в каменистых тундрах, а видовое богатство несколько больше. Далее в этом ряду расположены подтипы населения лесных озёр и ручьев (5.3), малых (5.2) и средних рек (5.3). Преобладают птицы рек, озёр и их побережий: перевозчик повсеместно, на реках – сизая чайка, на средних реках и на озерах – кряква, на малых реках, старицах и ручьях – горная трясогузка и гоголь, только на средних реках – озерная чайка и речная крачка, только на малых реках (по береговому скалам) – воронки и только на озерах – большой улит. Плотность населения птиц водно-околоводных местообитаний меньше, чем сухопутных, а видовое разнообразие превышает таковое только в самых бедных по числу видов селитебном и болотно-тундровом типах населения, но значительно меньше, чем в редколесно-лесных и марево-лугово-кустарниковых ландшафтах.

Марево-лугово-кустарниковые орнитокомплексы представлены на структурном графе нижним горизонтальным рядом. Для них наиболее характерны обитатели опушек и кустарников: седоголовая овсянка, обыкновенная чечевица, бурая пеночка и соловей-красношейка. На антропогенных лугах (подтип 2.2), в связи с их приречным расположением, также преобладают горная и белая трясогузка, а на марях с редколесьями (класс 1.2.3) – лесные виды: пятнистый конёк и буроголовая гаичка. Суммарное обилие птиц на закустаренных марях и пойменных лугах (2.1) значительно больше, а на антропогенных лугах примерно такое же, что и в лесных ландшафтах. Видовое богатство марево-лугово-кустарниковых орнитокомплексов меньше, чем редколесно-лесных. По сравнению с окружающими сосновыми и лиственничными лесами, суммарное обилие птиц на облесенных марях примерно такое же, но их видовое богатство заметно сокращается. Здесь перестают встречаться многие лесные виды птиц, что компенсируется по численности небольшим числом видов кустарников и опушек.

Отклонения влево на схеме от основного вертикального ряда определяются антропогенной трансформацией лесов под действием пожаров и вырубок. В результате формируются антропогенные луга, в случаях, когда небольшие поселения и пашни остаются брошенными человеком, либо поселки, если последние сохраняются. Одно из таких отклонений представляют сообщества птиц гарей (1.2.5), независимо от уровня высот, на которых они находятся. Из лесных видов на гарях остаются преобладающими пятнистый конёк, вьюрок и буроголовая гаичка, но к ним добавляются кустарниково-луговые виды: черноголовый чекан и дубровник. Видовое богатство и суммарное обилие птиц на гарях несколько меньше по сравнению с долинными лесами, но заметно больше, чем в более монотонных редкостойных лесах и редколесьях. Орнитокомплексы антропогенных лугов (охарактеризованы ранее) и других открытых биотопов отличаются не столь сильно. Наиболее заметны отличия селитебного типа населения (4) от остальных орнитокомплексов. Он представлен сообществами посёлков и характеризуется преобладанием видов с полной или частичной синантропизацией: домового и полевого воробьев, белой трясогузки, ворона и чёрной вороны. Суммарное обилие птиц здесь больше, чем в природных местообитаниях, а видовое богатство орнитокомплекса посёлков значительно меньше.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Судя по рассмотренным классификационной и структурной схемам, пространственная неоднородность населения птиц Алданского нагорья в наибольшей степени определяется высотной поясностью и облесённостью. Менее значимые факторы – обводнённость, заболоченность, закустаренность и застроенность. Наконец, наименее значимые факторы, определяющие формирование только редколесно-лесных сообществ птиц – уровень высот в пределах отдельных высотных поясов, породный состав древесных и кустарниковых растительных формаций и воздействие вырубок и пожаров.

Видовое богатство и плотность населения птиц неуклонно уменьшаются с подъёмом в горы не только при смене высотных поясов, но и с ростом абсолютных высот в пределах каждого пояса. Исключение представляют лишь орнитокомплексы верхней части пояса редколесий с преобладанием кедрового стланика, суммарное обилие птиц в которых превышает таковое в нижележащих редколесьях и редкостойных лесах за счет высокой численности кустарниковых птиц.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00149-а) и комплексного интеграционного проекта СО РАН (проект № 137).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вартапетов Л. Г.* Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.
- Вартапетов Л. Г., Егоров Н. Н., Дегтярев В. Г., Исаев А. П.* Летнее население птиц долины нижнего течения р. Мая // Сиб. экол. журн. 2008. № 1. С. 161 – 170.
- Воробьев К. А.* Птицы Якутии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. 336 с.
- Егоров Н. Н., Исаев А. П., Находкин Н. А.* Орнитофауна среднего течения р. Алгама // Наземные позвоночные Якутии (экология, распространение, численность. Якутск : Якутский фил. изд-ва СО РАН, 2002. С.42 – 50.
- Исаев А. П., Егоров Н. Н., Находкин Н. А.* Население птиц в районе промышленного освоения Эльгинского каменноугольного месторождения (ср. течение р. Алгама, Южная Якутия) // Естественные и гуманитарные науки. Томск : Изд-во Томск. гос. ун-та, 2006. Т. 3, № 2. С.42 – 43.
- Наумов Р. Л.* Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
- Перфильев В. И.* Новое в орнитофауне Южной Якутии // Териология, орнитология и охрана природы : тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 3. 164 с.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г.* Факторная зоогеография : принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Сиб. изд. фирма «Наука», 2008. 205 с.
- Степанян Л. С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М. : ИКЦ «Академкнига», 2003. 808с.
- Трофимов В. А.* Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск : Изд-во Новосиб. гос. ун-та, 1978. С. 91–106.
- Харвей Д.* Научное объяснение в географии. М. : Прогресс, 1974. 502 с.
- Hengeveld R.* Dynamic biogeography. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1990. 249 p.

УДК 598.2:574.3/91(470.67)

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE) В РАЙОНЕ ЛАГУН ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ СРЕДНЕГО КАСПИЯ

Е. В. Вилков

*Прикаспийский институт биологических ресурсов
Дагестанского научного центра РАН
Россия, 367025, Махачкала, М. Гаджиева, 45
E-mail: evberkut@mail.ru*

Поступила в редакцию 16.11.10 г.

Оценка состояния популяций чайковых птиц (Laridae) в районе лагун западного побережья Среднего Каспия. – Вилков Е. В. – Обобщены данные, полученные в 1995 – 2009 гг. на двух ключевых маршрутах в районах Туралинской и Сулакской лагун Дагестана (Западное побережье Среднего Каспия). Из 19 видов чайковых 12 выделены в качестве модельных, выбранных по принципу обширности ареала, разницы в экологических предпочтениях и относительно устойчивой численности на пролете. Модельные виды подразделены на 3 группы численности – доминантные, субдоминантные и соподчиненные, что составляет ядро населения Laridae в районе исследований. При оценке состояния популяций регулярно мигрирующих Laridae, равно как и причин, вызывающих многолетние колебания их численности, использован метод длительных рядов наблюдений на трассах оживленного пролёта. Установлено, что из 12 модельных таксонов 8 – понизили, 4 – повысили или сохранили свое обилие. В числе ключевых регулирующих факторов выделены антропогенный, кормовой, гидроклиматический и погодный. Предполагается, что численность регулярных мигрантов в узловых точках пролета отражает истинную динамику обилия Laridae трансграничных популяций, так как мигрируют именно популяции, а не виды, что дает основание для разработки единой стратегии сохранения редких и малочисленных чайковых птиц Евразии.

Ключевые слова: Laridae, регулярные мигранты, лагуны, Дагестан.

Population estimation of larine birds (Laridae) in lagoons of the Middle Caspian Sea west coast. – Vilkov Ev. V. – The paper gives generalized data obtained along two key routes within the area of the Turali and Sulak lagoons in Daghestan (the Middle Caspian Sea west coast) during 1995 – 2009. 12 larine species of the 19 ones found in the lagoons have been resolved as model taxa according to the area of their habitat, ecological preference differences, and the relatively stable number on flyways. The model species were divided into 3 groups by abundance, namely, dominant, subdominant, and collaterally subordinate, which make the core of the Laridae population in the surveyed area. Our estimation of the regularly migrating Laridae populations and our study of the causes of long-term fluctuations of their number were conducted by long observations on heavily travelled flyways. Of the 12 model taxa, 8 ones have experienced a decline in numbers, while the residual 4 have preserved or even increased their population. The key regulating factors are such as the anthropogenic, forage, hydroclimatic and weather ones. The data of our observation permit one to hypothesize that the number of regular migrants at the nodal points of their flyways reflects the real dynamics of the transfrontier Laridae populations because populations migrate rather than species. This fact can serve a foundation for development of a unified strategy for conservation of the rare and scanty Laridae species in Eurasia.

Key words: Laridae, regular migrants, lagoons, Daghestan.

ВВЕДЕНИЕ

Видовой состав, обилие птиц, пути миграций и миграционная стратегия изменяются в пространстве и времени согласно динамике условий трансформации среды

(Мензбир, 1934; Voere, Stroud, 2006). Численность птиц (в абсолютном или относительном выражении) в определенный момент времени представляет собой фундаментальный популяционный показатель (Высоцкий, 2008). Долговременные тренды численности птиц по данным многолетних учетов заслуживают особого внимания и анализа. Механизмы их формирования, несмотря на длительную историю изучения, продолжают составлять актуальную проблему экологии и зоогеографии. Обнаружить у динамичных популяций зависимость от плотности механизмы регуляции очень трудно (Паевский, 2006; Newton et al., 1998). По результатам комплексного анализа регулярно мигрирующих птиц на трассах оживленного пролета возможно объяснение состояния популяций, равно как и факторов, вызывающих многолетние колебания их численности (Вилков, 2007). В публикациях многих авторов (Ардамацкая, 1974, 1991; Асокова, 2001; Грищенко и др., 2006; Зубакин, 2008; Кривенко, Виноградов, 2008; Лохман, 2010; Muller, 1996; Indykiewicz, 2005; Meissner et al., 2007) показано, что под влиянием естественных и антропогенных причин происходят значительные изменения (в большинстве случаев негативные) в популяциях чайковых птиц, равно как и в состоянии их местообитаний в различных частях ареала.

Для выяснения современных тенденций в популяциях регулярно мигрирующих Laridae выбрано Западное побережье Среднего Каспия¹ (рис. 1, 2), представ-

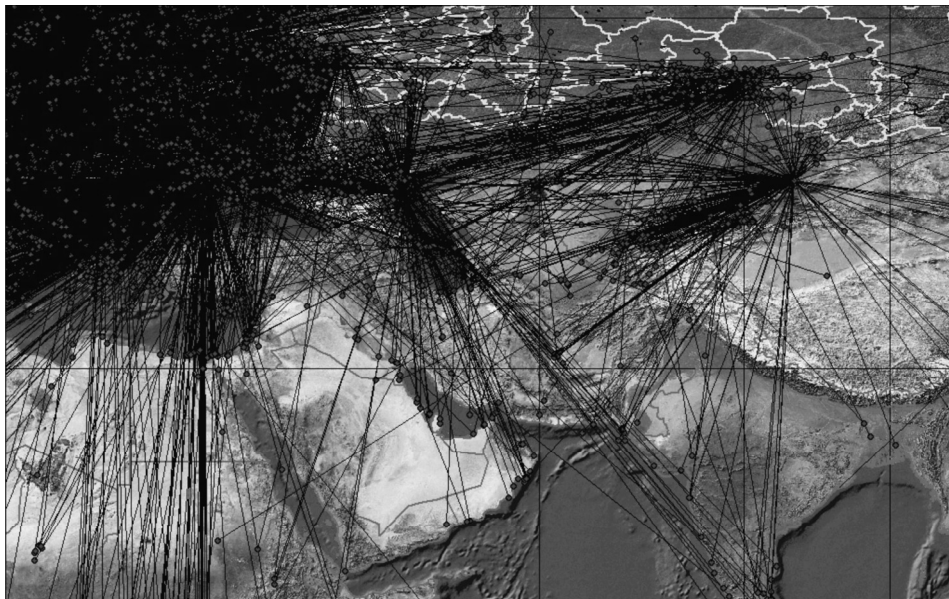


Рис. 1. Территориальное распределение Laridae западно-азиатско-восточно-африканского миграционного ареала на основе данных кольцевания (данные Центра кольцевания птиц России ИПЭЭ РАН)

¹ Дагестанское побережье Среднего Каспия расположено между п-вом Лопатин (43° 29' с. ш.; 47° 32' в. д.) и дельтой р. Самур (41° 54' с. ш.; 48° 34' в. д.) (Гюль и др., 1959).

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE)

ляющее собой идеальный полигон для проведения подобных исследований, так как здесь сконцентрированы не только разноландшафтные комплексы массового обитания экологически разнородных групп чайковых птиц в различные периоды биологического цикла, но и проходит (через миграционный коридор «бутылочное горлышко») один из крупнейших в России пролетных путей транспалеарктических мигрантов из состава западно-сибирского-восточно-африканского миграционного ареала (Кривоносов, 1977; Линдал, 1984; Михеев, 1997; Вилков, 2007; Isakov, 1967; Voere, Stroud, 2006). Места гнездования исследуемой группы Laridae сосредоточены в районах Арктики, Субарктики, Западно-Сибирской низменности, Северном Казахстане, Зауралье, Поволжье и северо-западном Каспии. Зимовочные ареалы расположены в районах Среднего и Южного Каспия, странах Ближнего Востока и северо-восточной Африке (Исаков, Кривоносов, 1969; Кривоносов, 1977; Линдал, 1984). Однако большая часть мигрирующих Laridae зимует в настоящее время в Индии (данные Центра кольцевания птиц России ИПЭЭ РАН).

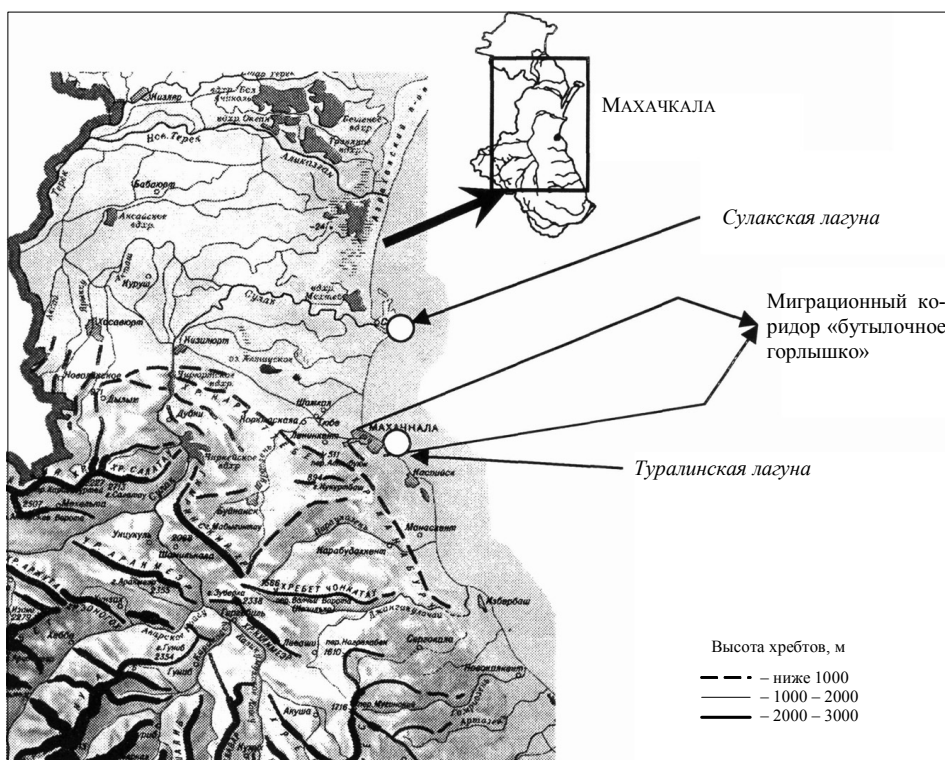


Рис. 2. Схема расположения лагун и миграционного коридора в районе западного побережья Среднего Каспия

Специфика пространственных связей большинства видов Laridae, совершающих миграции большой протяженности, и определенная общность периодических

явлений у чайковых птиц в области Каспия позволяют рассматривать их население как некое единство, диктующее необходимость разработки единой стратегии сохранения и эксплуатации ресурсов мигрирующих видов, объединяющих воедино интересы всех прикаспийских государств (Кривоносов, 1977). В этой связи западнокаспийский пролетный путь следует рассматривать как некое ключевое звено дифференцированного пространства ареала Laridae, входящих в состав транспалеарктической группы долготных мигрантов, следующих ежегодно вдоль западного Каспия с мест гнездования на севере к традиционным местам зимовок на юге.

Исторически сложившиеся повышения и понижения уровня Каспия, контролируемые динамикой глобальных гидроклиматических процессов, приводят к синхронному перераспределению местообитаний птиц (Кривенко и др., 1973; Михеев, 1997; Кривенко, Виноградов, 2008). Результатом одной из таких смен фаз климата – теплой сухой на влажную прохладную – явилась резкая трансгрессия Каспийского моря (Свиточ, 1998), вследствие которой в последней четверти XX в. вдоль центральной аридной части Западного побережья Среднего Каспия сформировался комплекс солоноватых лагун, свободных от надводной растительности (Вилков, 2007). В процессе многолетней динамики лагуны из открытых акваторий преобразовались в опресненные высокопродуктивные водно-болотные угодья, способные привлечь (на ранних и средних стадиях экогенеза) полиморфную группу чайковых птиц. С появлением лагун в районе работ изменился качественный и количественный состав Laridae, равно как статус и сроки пребывания отдельных видов.

Актуальность проведенных исследований состоит в том, что многолетние тренды численности Laridae впервые получены в период активных гидроклиматических подвижек (Вилков, 2007), что является оптимальным для инвентаризации водно-болотных угодий, так как позволяют выявить их роль в сохранении чайковых птиц водно-болотного комплекса всех водно-болотных экосистем, многие из которых в теплые, сухие климатические фазы теряют таковое значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе обобщен материал, собранный в 1995 – 2009 гг. на двух ключевых маршрутах в районах Туралинской (42°56' с. ш. и 47°35' в. д. – 846 га) и Сулакской (42°13' с. ш. и 47°30' в. д. – 1080 га) лагун Дагестана. Учет Laridae проведен в режиме круглогодичного мониторинга в дневное время суток (преимущественно с 7³⁰ до 12³⁰) с интервалом 7 – 10 дней. Территория регулярных обследований охватывала до 40 – 80% площадей лагун, морское побережье и сопредельную полосу суши от континентальной части заливов до передовых гор Восточного Кавказа. За период 14-летнего мониторинга проведено 500 учетов суммарной протяженностью 3350 км, на что затрачено 2169 ч учетного времени. Отснято более 4 тыс. фотографий птиц лагун и сопредельных участков.

Подсчет птиц в стаях проведен согласно методике А. В. Михеева (1997). Так, в средней по величине стае подсчитывалось 10, а в крупной 50 – 100 птиц. Затем занимаемая ими площадь глазомерно накладывалась на площадь всей стаи. С помощью полученного коэффициента вычислялось число особей в стае. Анализ фау-

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE)

но-генетической структуры Laridae основан на классификации Б. К. Штегмана (1938). Систематическое положение птиц и объёмы видовых таксонов приняты по Л. С. Степаняну (1990).

Эмпирический материал обработан в программе Excel. При определении популяционных трендов и причин, вызывающих изменения в экологической ситуации в различных частях ареала Laridae, использованы сведения литературных источников (Асоскова, 2001; Белик, 2003; Грищенко и др., 2006; Лохман, 2006, 2010; Зубакин, 2008; Кривенко, Виноградов, 2008; Indykiewicz, 2005; Meissner, Staniszewska et al., 2007), а также данные Центра кольцевания птиц России ИПЭЭ РАН. При интерпретации сценариев регуляции численности модельных таксонов учитывалось влияние 4 регулирующих факторов: средне-зимние показатели температуры по приморской низменности Дагестана, динамика кормности Каспийского моря (Шиганова, 2009; Аладин, Плотников, 2000), антропогенное воздействие (Ардамацкая, 1974, 1991; Асоскова, 2001; Белик, 2003; Зубакин, 2008; Кривенко, Виноградов, 2008) и фаза развития гидроклиматического цикла (Кривенко и др., 1973; Кривенко, Виноградов, 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе последней трансгрессии Каспийского моря от -29.03 м абс. выс. в 1978 г. до -25.79 м абс. выс. в 1996 г. (Свиточ, 1998) вдоль центральной части Западного побережья Среднего Каспия сформировался экологически новый (для региона) устойчивый комплекс солоноватых лагун (заливов), свободных от надводной растительности. В процессе многолетней динамики лагуны из открытых акваторий преобразовались в опресненные (1.5 – 2.0‰) водно-болотные угодья с набором разнокачественных биотопов, обильной кормовой базой (свыше 13 видов рыб) и подходящими укрытиями, способными привлечь экологически дифференцированный комплекс чайковых птиц в различные периоды биологического цикла (Вилков, 2007).

В составе современного комплекса Прикаспийских водно-болотных экосистем четыре крупных лагуны – Аграханская, Сулакская, Туралинская и Турали-1 (Вилков, 2007). Вытянутые меридионально вдоль центрально-дагестанского побережья угодья спорадично рассредоточены на 150 – 170 км. Суммарная протяженность акватории заливов – 52 км, площадь – 2500 – 2700 га, ширина 150 – 500 м, возраст – 26 лет.

Наибольшая концентрация чайковых птиц наблюдается в районах Сулакской и Туралинской лагун (см. рис. 2), что послужило одним из оснований для выделения их в качестве модельных экосистем.

За период 14-летнего мониторинга в лагунах и сопредельных участках суммарно зарегистрировано 19 видов Laridae (табл. 1), что составляет 6.5% от фаунистического разнообразия птиц района исследований (всего 290 таксонов). Среди отмеченных видов 1 – гнездящийся, частично оседлый, 3 – гнездящихся перелетных, 2 – гнездящихся в прошлом (на ранних и средних стадиях сукцессий лагун), 6 – зимующих (включая зимующе-кочующих), 4 – летующих, 14 – пролетных и 4 – редко залетных.

Таблица 1

Список Laridae лагун и сопредельных участков с указанием статуса пребывания, тренда численности (в различные биологические периоды) и фауно-генетической группы

№	Вид	Статус пребывания	Тренд численности соответствует статусу	Фауно-генетическая группа
1	<i>Stercorarius parasiticus</i> – Короткохвостый поморник	I-P	ReF	Арктический
2	<i>Larus ichthyaetus</i> – Черноголовый хохотун	B, P, W	O \circ , O-2, L-2	Среднеазиатско-средиземноморский
3	<i>Larus melanocephalus</i> – Черноголовая чайка	P	L+1	Средиземноморский
4	<i>Larus minutus</i> – Малая чайка	P, WT	O+2, O+1	Широко распространенный
5	<i>Larus ridibundus</i> – Озерная чайка	B, P, W, N	L \circ , M-2, O-2, L-2	То же
6	<i>Larus genei</i> – Морской голубок	P, N	LF, LF	Средиземноморский
7	<i>Larus fuscus</i> – Клуша	I-P	ReF	Широко распространенный
8	<i>Larus argentatus</i> – Серебристая чайка	P, WT	LF, LF	То же
9	<i>Larus cachinnans</i> – Хохотунья	R, P, W	O-1, O-1, O-1	Средиземноморский
10	<i>Larus canus</i> – Сизая чайка	P, W	O+1, O+2	Широко распространенный
11	<i>Rissa tridactyla</i> – Моевка	I-P	UF	Арктический
12	<i>Chlidonias niger</i> – Чёрная крачка	P	LF	Широко распространенный
13	<i>Chlidonias leucopterus</i> – Белокрылая крачка	P	M-1	Европейско-китайский
14	<i>Chlidonias hybrida</i> – Белошекая крачка	B, P	O-1, O-1	Широко распространенный
15	<i>Gelochelidon nilotica</i> – Чайконосная крачка	P, N	O-2, O-2	Средиземноморский
16	<i>Hydroprogne caspia</i> – Чеграва	I-P	UF	Широко распространенный
17	<i>Thalasseus sandvicensis</i> – Пестроногая крачка	P, N	O-2, O-2	Средиземноморский
18	<i>Sterna hirundo</i> – Речная крачка	B, P	O+1, O+1	Широко распространенный
19	<i>Sterna albifrons</i> – Малая крачка	B, P	L+1, L-2	Европейско-китайский

Примечание. Статус пребывания: R – гнездящийся, частично оседлый (встречается на территории круглый год); B – гнездящийся перелетный (встречается на территории в гнездовое время); P – встречается на пролете; N – летующий; W – зимующий (пребывает на зимовке не менее 10 дней); WT – зимующе-кочующий (периодически появляется в зимнее время на срок до 1 – 5 дней); I – P – редко залетный; \circ – перестал гнездиться в течение последних 2 – 3 лет. Тренд численности (по А. П. Кузякину (1962), с дополнениями): U – единичные особи (менее 0.1 особ./км²); Re – редок (0.1 – 1.0 особ./км²); L – немногочислен (1.1 – 10.0 особ./км²); O – обычен (10.1 – 100.0 особ./км²); M – многочислен (более 100 особ./км²); +1 – рост численности на 5 – 10%; +2 – рост численности более чем на 20%; -1 – снижение численности на 5 – 10%; -2 – снижение численности более чем на 20 – 30 %; F – численность флуктуирует без определенных тенденций. Фауно-генетическая группа – соответствует классификации Б. К. Штегмана (1938).

Фаунистическая привлекательность лагун определяется рядом природных особенностей: первая – опресненные водно-болотные угодья, как интразональные включения, сформировались в аридных районах Западного побережья Среднего Каспия, где постоянно ощущается дефицит пресной воды, вынуждающий птиц концентрироваться в локальных убежищах; вторая – заливы географически изолировали значительные по протяженности участки морского побережья, исключив

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE)

возможность их активной эксплуатации человеком, что заметно усилило «оазисный» эффект лагун; третья – угодья выгодно расположены на трассах оживленного пролета, в ходе которого отдельные виды чайковых перешли от эпизодического к постоянному участию в их орнитоценозе; четвертая – южное расположение лагун в районе Западного побережья Среднего Каспия изначально предопределило их принадлежность к зонам «мягких» или «теплых» зимовок, в связи с чем здесь регулярно стали встречаться в зимнее время значительные скопления Laridae; пятая – лагуны расположены в высоко урбанизированных районах Дагестана, где ведется интенсивное освоение природных территорий, сопровождающееся серьезным изменением ландшафтов. В результате в настоящее время на Прикаспийской низменности наблюдается активное перераспределение авифауны, оттесняемой в различные природные комплексы (лагуны, в частности); шестая – появление новых водно-болотных угодий как убежищ биоразнообразия с активно нарастающим гнездовым ресурсом способствовало зарождению в районе работ гнездовой популяции отдельных видов Laridae, ранее не свойственных для центрально-дагестанского Прикаспия.

Типизируя фауно-генетическую структуру Laridae, авторы установили, что исследуемую группу птиц формируют широко распространенные, среднеазиатско-средиземноморские и европейско-китайские виды, тогда как арктические и среднеазиатско-средиземноморские таксоны занимают всего лишь подчиненное положение (рис. 3). Представленная фауно-генетическая структура раскрывает не только широту спектра зоогеографии мигрантов, традиционно использующих западно-каспийский пролетный путь, но и доказывает верность последнему географически отдаленных популяций чайковых в пространстве и времени.

Отслеживая популяционные тренды Laridae за период 14-летнего мониторинга, авторы выделили 12 модельных таксонов, выбранных по принципу обширности ареала, разницы в экологических предпочтениях и относительно устойчивой численности на пролете. Рациональность поливидового подхода объясняется тем, что чем выше разнообразие птиц задействовано в тестировании, тем более корректна оценка трансформации экологической ситуации в пространстве и времени.

Просуммировав каждый из модельных таксонов, авторы выделили 3 группы численности Laridae, расположенные в порядке убывания их долевого участия по

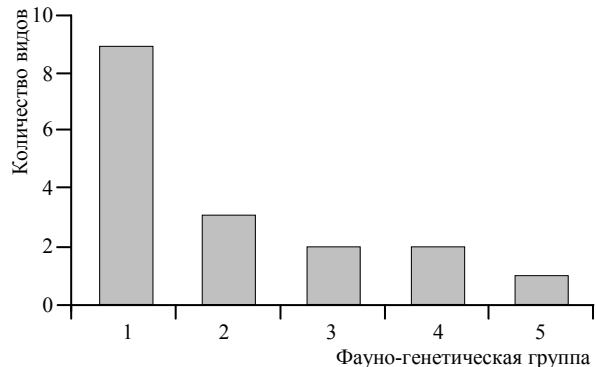


Рис. 3. Фауно-генетическая структура Laridae в районе лагун западного побережья Среднего Каспия: 1 – широко распространенные, 2 – средиземноморские, 3 – европейско-китайские, 4 – арктические, 5 – среднеазиатско-средиземноморские

суммам зарегистрированных особей (табл. 2). Полученный дифференцированный комплекс отражает не только обилие фоновой группы чайковых птиц, населяющей лагуны и сопредельные участки, но подчеркивает их важность для сохранения

Таблица 2

Долевое участие модельной группы птиц в населении Laridae Сулакской и Туралинской лагун по суммам зарегистрированных особей за 1995 – 2009 гг.

№	Вид	Кол-во особей	%
Доминантные виды			
1	<i>Larus ridibundus</i>	70302	46.1
2	<i>Chlidonias leucopterus</i>	52092	34.2
3	<i>Larus cachinnans</i>	30082	19.7
Субдоминантные виды			
1	<i>Larus minutus</i>	9777	30.7
2	<i>Larus canus</i>	6636	20.8
3	<i>Sterna hirundo</i>	6568	20.6
4	<i>Gelochelidon nilotica</i>	4759	14.9
5	<i>Thalasseus sandvicensis</i>	4125	12.9
Соподчиненные виды			
1	<i>Chlidonias hybrida</i>	3861	40.9
2	<i>Larus ichthyaetus</i>	3140	33.3
3	<i>Sterna albifrons</i>	1554	16.5
4	<i>Larus melanocephalus</i>	886	9.4

редких и малочисленных видов, входящих в состав Красных книг России и Дагестана (*Larus ichthyaetus* Pallas, 1773, *Sterna albifrons* Linnaeus, 1758 и др.).

Для выявления трендов многолетней численности регулярных мигрантов нам понадобились длительные ряды наблюдений на трассах оживленного пролета. В этом смысле меридиональное расположение лагун в районе западного побережья Среднего Каспия, уже само по себе предопределяет наличие здесь весьма оживленной миграционной активности, прослеживающейся на протяжении 8.5 – 9.0 месяцев в году. Важно

подчеркнуть, что прохождение трасс пролета через узкий (4 – 5 км шириной) миграционный коридор – «бутылочное горлышко» (см. рис. 2), где расположен один из ключевых маршрутов (Туралинский), заметно облегчает решение поставленной задачи, так как на данном отрезке пути наблюдается закономерная концентрация модельных таксонов в различные периоды биологического цикла.

Характеризуя тренды численности Laridae в многолетнем аспекте, отметим, что первый всплеск обилия большинства модельных видов (рис. 4, 5) пришелся на относительно холодные зимы 1996 – 1998 гг. (рис. 6) и время завершения перехода вековой прохладно-влажной фазы климата в теплую сухую, при которой наблюдается всплеск обилия практически всех гидрофильных птиц (Кривенко, Виноградов, 2008). Примечательно, что к 1996 г. обводненность лагун также приблизилась к полному профилю, совпав с пиком последней трансгрессии Каспия, в ходе которой были затоплены значительные участки западно-каспийского побережья (Свиточ, 1998), преобразовавшиеся впоследствии в новые местообитания чайковых птиц. На этом фоне происходит активное перераспределение отдельных видов Laridae по вновь скорректированным границам ареала, равно как и дальнейшее их расселение вдоль западно-каспийского побережья из недавно сформировавшихся экологических убежищ. Произшедшие климато-гидрологические подвижки привели к расширению и уплотнению ареала чайковых птиц не только вдоль Западного Каспия, но и в других местах обитания, обусловив тем самым повсеместный

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE)

рост их численности (Асоскова, 2001; Вилков, 2007; Зубакин, 2008; Кривенко, Виноградов, 2008; Muller, 1996).

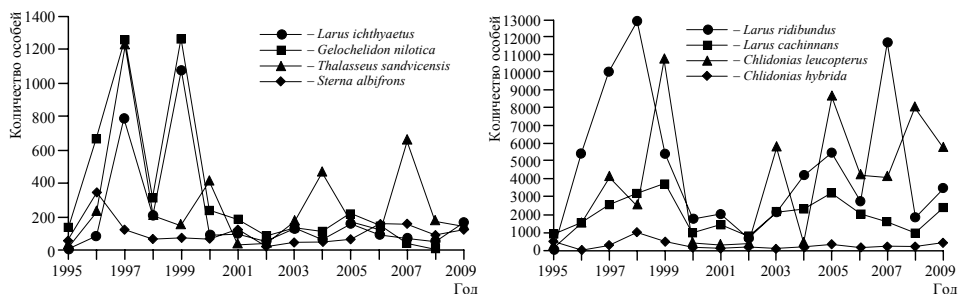


Рис. 4. Модельная группа птиц с отрицательным трендом численности

Последующее снижение обилия модельных таксонов, наблюдающееся в 1999 – 2001 гг., связано с динамикой погодных условий и, прежде всего, с относительно теплыми зимами, при которых массовый пролет Laridae вдоль западного побережья Среднего Каспия не наблюдается ввиду того, что значительная часть мигрирующих птиц остается на зимовку в северных секторах путей пролета. Принципиально, что подобная интерпретация вполне соответствует циклической динамике численности большинства модельных таксонов, которая фактически отражает территориальное распределение зимовщиков в зависимости от погодных условий текущего года (см. рис. 4 – 6).

В свою очередь, отрицательные тренды гнездящихся на Каспии крачек – *Thalasseus sandvicensis* Latham, 1787, *Gelocheilidon nilotica* Gmelin, 1789 и *S. albifrons*, могут иметь непосредственную связь с депрессией их кормовой базы (снижение до 40 – 90% кильки и др. гидробионтов), быстро деградирующей после проникновения в Каспийское море (1991 г.) черноморского вселенца – гребневика мнемипсиса (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz) (Аладин, Плотников, 2000; Шиганова, 2009). Важно подчеркнуть, что депрессия кормовых ресурсов на Каспии происходит на фоне активно развивающегося нефте-химического и органического загрязнения, сопровождающегося снижением уровня кислорода в морской воде (Глумов, 2001; Фатуллаев, 2001; Dumont, 1995), что также ухудшает экологическую и кормовую привлекательность моря для высших консументов (Laridae, в частности). Кроме того, снижение численности *L. ichthyaetus*, *L. ridibundus* Linnaeus, 1766 и *L. cachinnans* Pallas, 1811 имеет непосредственную связь с деструкцией их традиционных местобитаний, равно как и с усилением антропогенной нагрузки вдоль всего западно-каспийского побережья за счет интенсивной его застройки рекреационными объектами. А поскольку снижение численности *L. ridibundus* происходит на общепопуляционном уровне (Белик, 2003; Лохман, 2006, 2010; Зубакин, 2008), то установленный отрицательный тренд особенно хорошо прослеживается в районе работ авторов статьи, где суммируются показатели численности не только мигрирующих популяций, но и местных, каспийских, испытывающих прессинг региональных

регулирующих факторов. Аналогичный тренд численности на популяционно-видовом уровне характерен и для *G. nilotica* (Белик, 2003; Лохман, 2006, 2010), которая в 2009 г. практически исчезла на путях пролета вдоль всего западно-

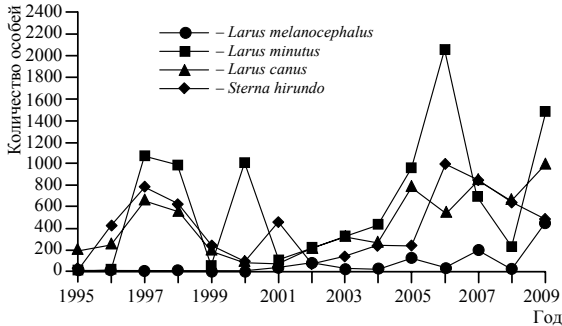


Рис. 5. Модельная группа птиц с положительным трендом численности

каспийского побережья, демонстрируя тем самым резкий переход вида из группы многочисленных в группу редких и исчезающих таксонов. Кроме того, *S. albifrons*, как правило, гнездится отдельными парами или разрозненными микроколониями по 3 – 5 пар, что также не способствует сохранению ее кладок от разорителей. В свою очередь, плавное снижение обилия белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* Temminck, 1815, можно связать с потеплением климата, вследствие которого происходит повсеместное сокращение площадей водноболотных угодий и, как результат, – дробление ее ареала (Кривенко, Виноградов, 2008).

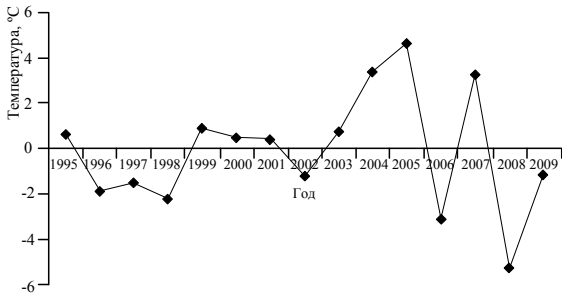


Рис. 6. Температура января по приморским районам Дагестана за 1999 – 2009 гг. (по данным Дагестанского Гидрометцентра)

L. melanocephalus (насчитывающих десятки и сотни тысяч птиц) в начале 80-х гг. XX в. на островах Черноморского заповедника, что было вызвано их зарастанием тростником (Ардамацкая, 1991) и резким усилением пресса хищничества *L. cachinnans* (Ардамацкая, 1974). Вместе с тем расселению *L. melanocephalus* в северо-

Что же касается дополнительных причин, вызывающих сокращение численности *S. albifrons*, происходящих на общепопуляционном уровне (Зубакин, 2008), то, по всей вероятности, это связано с поздними сроками ее прилета в места гнездования, когда большая

часть территории уже занята другими видами крачек (в частности, речной *Sterna hirundo* Linnaeus, 1758) и свободной остается лишь узкая полоса морского побережья, часто посещаемая людьми, воронами и бродячими собаками (Вилков, 2007). Кроме того, *S. albifrons*, как правило, гнездится отдельными парами или разрозненными микроколониями по 3 – 5 пар, что также не способствует сохранению ее кладок от разорителей. В свою очередь, плавное снижение обилия белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* Temminck, 1815, можно связать с потеплением климата, вследствие которого происходит повсеместное сокращение площадей водноболотных угодий и, как результат, – дробление ее ареала (Кривенко, Виноградов, 2008). В то же время рост численности *Larus melanocephalus* Temminck, 1820, вероятно, происходит на фоне устойчивой тенденции расселения вида в северо-восточном направлении (Зубакин, 2008), что является нормой для периодической пульсации ареала вида в историческом аспекте (Кривенко и др., 1973). Однако первопричиной для ее последнего расселения, очевидно, послужило исчезновение огромных колоний

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE)

ро-восточном направлении могла послужить и массовая инвазия саранчовых (*Locusta migratoria migratoria* Linnaeus, 1758 и *Calliptamus italicus* Linnaeus, 1758) в районы Западного Каспия, наблюдающаяся во второй половине 90-х гг. XX в. А так как прямокрылые составляют значительную часть рациона питания *L. melanocephalus*, то, по всей вероятности, рост кормового обилия мог существенно повлиять на процветание предположительно гнездящейся дагестанской популяции вида, обитающей в районах Большого и малого Маньча (Водно-болотные угодья России, 2006). В то же время рост численности малой чайки *Larus minutus* Pallas, 1776 и *S. hirundo*, по-видимому, определяется их высокой толерантностью по отношению к кормам, в составе которых объекты не только морского, но и пресноводного происхождения. А поскольку эти виды совершают регулярные кормовые облеты морского побережья, лагун и сопредельных водоёмов, то они способны обеспечивать свои потребности за счет разных источников питания, что делает их менее зависимыми от ухудшения кормности какой-либо одной или нескольких кормовых станций (Каспия, в частности). Кроме того, *S. hirundo*, гнездясь в экологически разнородных биотопах (морском побережье, берегах лагун, степных водоёмах и др.), проявляет ярко выраженную экологическую пластичность, что многократно усиливает ее положение в каспийском регионе в целом.

В заключение можно констатировать, что многолетний мониторинг регулярно мигрирующих Laridae в узловых точках пролета отражает истинную динамику обилия птиц трансграничных популяций, так как мигрируют именно популяции, а не «виды» (Дементьев, 1940; Линдал, 1984), имеющие, согласно данным литературных источников (Соколов, 1991), генетическую и историческую связь с магистральными путями пролета. А так как генеральные пути пролета достаточно стабильны в пространстве и времени (Мензбир, 1934), то это позволяет с определенной степенью достоверности оценить состояние популяций регулярно мигрирующих чайковых птиц. Вместе с тем следует обратить внимание на то, что в последнее время произошло фактическое «размывание» западносибирско-каспийско-нильского пролетного пути (Isakov, 1967), трансформировавшегося со временем в более модернизированное понятие – западно-сибирский-восточно-африканский миграционный ареал (Boege, Stroud, 2006).

Результаты исследований показали, что, несмотря на определенную цикличность и возможное изменение трасс пролета, 8 из 12 модельных таксонов понизили, 4 – повысили или сохранили свое обилие. Анализ полученных данных позволяет заключить, что современное состояние популяций Laridae – результат интегрированного воздействия 4 регулирующих факторов: антропогенного (перераспределение птиц по ареалу в зависимости от деструкции их местообитаний), кормового (депрессия кормности Каспийского моря под воздействием *Mnemiopsis leidyi* и др. факторов), гидроклиматического (изменение границ ареала в зависимости от направленности фаз гидроклиматического цикла) и погодного (перераспределение птиц по ареалу в зависимости от погодных условий текущего года). Как следствие, снижение численности большинства модельных таксонов (включая «краснокнижные» виды) можно расценивать как тревожный сигнал для разработки комплекса мер по сохранению Laridae на региональном и евразийском уровне.

Автор выражает искреннюю признательность С. П. Харитонову, ведущему научному сотруднику Центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, доктору биологических наук, за рецензирование статьи и всемерную консультативную поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аладин Н. В., Плотников И. С. Угроза крупномасштабной экологической катастрофы на Каспийском море (Сравнительный анализ причин и последствий экологических кризисов на Арале и Каспии) // Вестн. Каспия. 2000. № 4. С. 112 – 126.

Ардамацкая Т. Б. Необходимость вмешательства очевидна // Охота и охотничье хозяйство. 1974. № 10. С. 14.

Ардамацкая Т. Б. Причина появления черноголовой чайки на гнездовании в Краснодарском, Ставропольском краях и на Каспии // Кавказ. орнитол. вестн. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та, 1991. Вып. 2. С. 3 – 9.

Асоскова Н. И. О некоторых изменениях орнитофауны Архангельской области в XX столетии // Вестн. Помор. ун-та. 2001. № 2. С. 39 – 44.

Белик В. П. Массовые трансформации восточноевропейской авифауны в XX веке и их вероятные причины // Орнитология. 2003. Вып. 30. С. 25 – 31.

Вилков Е. В. Lag в условиях лагун западного побережья Среднего Каспия // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц : материалы V Всерос. шк. поморской биологии. Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 214 – 231.

Водно-болотные угодья России. Т. 6. Водно-болотные угодья Северного Кавказа / под общ. ред. А. Л. Мищенко). М. : Wetlands International, 2006. 316 с.

Высоцкий В. Г. Значение исследований по демографии гусеобразных для общей демографии животных // Казарка. 2008. Т. 11, вып. 2. С. 13 – 36.

Грищенко В. Н., Гаврилюк М. Н., Яблоновская-Грищенко Е. Д. Динамика численности чайки-хохотуньи в колонии у Каневской ГЭС в 1991 – 2006 гг. // Авифауна Украины. 2006. № 3. С. 59 – 64.

Глумов И. Ф. Современное состояние экосистем и хозяйственное освоение природных ресурсов каспийского моря // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2001. № 7. С. 65 – 68.

Гюль К. К., Власова С. В., Кисин И. М., Тертеров А. А. Физическая география Дагестанской АССР. Махачкала : Дагестан. кн. изд-во, 1959. 250 с.

Дементьев Г. П. Руководство по зоологии // Птицы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 1940. Т. 6. С. 475 – 497.

Зубакин В. А. Современное состояние редких видов чайковых птиц нечерноземного центра России и динамика их численности за последние двадцать лет // Редкие виды птиц Нечерноземного центра : материалы III совещ. / Моск. пед. гос. ун-т. М., 2008. С. 39 – 46.

Кривенко В. Г., Виноградов В. Г. Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М. : Наука, 2008. 588 с.

Исаков Ю. А., Кривонос А. Г. Пролет и линька водоплавающих птиц в дельте Волги // Тр. Астрахан. заповедника. 1969. Вып. 12. 186 с.

Кривенко В. Г., Филонов К. П., Лысенко В. И. О расширении гнездового ареала черноголовой чайки // Зоол. журн. 1973. № 4. С. 1257 – 1258.

Кривонос Г. А. О координации деятельности каспийских заповедников и других научно-исследовательских учреждений в области изучения ресурсов пернатой дичи побережий Каспия и прилегающих районов // Ресурсы пернатой дичи побережий Каспия и прилегающих районов (Охрана, использование и изучение). Астрахань : Ниж.-Волж. кн. изд-во, 1977. С. 5 – 11.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ (LARIDAE)

- Кузякин А. П.* Зоогеография СССР // Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской, 1962. Т. 109. С. 3 – 182.
- Линдал Кай Карри.* Птицы над сушей и морем. М. : Мысль, 1984. 203 с.
- Лохман Ю. В.* Экология птиц семейства чайковые (*Laridae*) в Западном Предкавказье : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2006. 22 с.
- Лохман Ю. В.* Распространение и распределение, современное состояние и тенденции изменения численности редких чайковых птиц Европейской России в начале XXI века // Орнитология в Северной Евразии : материалы XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Оренбург : Изд-во Оренбур. гос. пед. ун-та, 2010. С. 193 – 194.
- Мензбир М. А.* Миграции птиц с зоологической точки зрения. М. ; Л. : Биомедгиз, 1934. 109 с.
- Михеев А. В.* Видимый дневной пролет водных и околоводных птиц по западному побережью Каспийского моря. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 1997. 160 с.
- Паевский В. А.* Механизмы динамики численности популяций птиц : проблемы изучения // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2006. С. 12 – 35.
- Свиточ А. А.* Геоэкологическая катастрофа в приморских городах Дагестана // Природа. 1998. № 5 (993). С. 16 – 17.
- Соколов Л. В.* Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 230. 233 с.
- Степанян Л. С.* Конспект орнитологической фауны СССР. М. : Наука, 1990. 728 с.
- Фатуллаев М.* Экологическая катастрофа на Каспии // Зеленый мир. 2001. № 21 – 22. С. 11.
- Шиганова Т. А.* Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 48 с.
- Штегман Б. К.* Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1, вып. 2. 165 с.
- Boere G. C., Stroud D. A.* The flyway concept: what it is and what it isn't // Waterbirds around the world / eds. G. C. Boere, C. A. Galbraith, D. A. Stroud. Edinburgh, UK, 2006. P. 40 – 47.
- Dumont H.* Ecocide in the Caspian Sea // Nature. 1995. Vol. 337. P. 673 – 674.
- Indykiewicz P.* Factors determining number fluctuations and variation of the breeding success of an urban population of the Black-headed Gull *Larus ridibundus* (N-Poland) // Folia biol. 2005. Vol. 53. P. 165 – 169.
- Isakov Y. A.* MAR Project and conservation of waterfowl breeding in the USSR // Proceedings of the Second European Meeting on Wildfowl Conservation. Noordwijk aan Zee, The Netherlands, 1967. P. 125 – 138.
- Meissner W., Staniszewska J., Bzoma S.* Liczebność oraz struktura gatunkowa i wiekowa mew Laridae w regionie Zatoki Gdanskiej w okresie pozalegowym // Not. ornitol. 2007. Vol. 48, № 2. P. 67 – 81.
- Muller W. R.* Die Brutbestandsentwicklung der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) von 1983 – 1991 am Niederrhein // Charadrius. 1996. Vol. 32, № 1. P. 24 – 28.
- Newton I., Rothery P., Dale L.C.* Density-dependence in the bird populations of an oak wood over 22 years // Ibis. 1998. Vol. 140, № 1. P. 131 – 136.

УДК 630*181.352:574.34:581.4:581.55

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНОЙ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ
В УСЛОВИЯХ СУКЦЕССИОННОГО ТИПА ДИНАМИКИ
ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА**

С. А. Дубровная¹, О. И. Волков²

¹ *Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет
Россия, 420000, Казань, Татарстана, 2*

² *Казанский государственный университет культуры и искусств
Россия, 420059, Казань, Оренбургский тракт, 3
E-mail: o_v_i@pochta.ru*

Поступила в редакцию 31.03.10 г.

Изменчивость популяционной структуры видов лугово-опушечной эколого-цено-тической группы в условиях сукцессионного типа динамики лесного биогеоценоза. – Дубровная С. А., Волков О. И. – Виды лугово-опушечной эколого-цено-тической группы в лесном биогеоценозе представлены в фитоценозах различных стадиях сукцессии. Сохранение видов на занятом участке пространства при последовательно сменяющихся фитоценозах обеспечивается за счет пластичности надземных и подземных вегетативных органов растений. Перестройка надземных и подземных вегетативных органов определяет особенность демографических процессов и изменчивость онтогенетической структуры ценопопуляции.

Ключевые слова: земляника лесная, зверобой продырявленный, популяционная структура, морфологическая изменчивость.

Variability of the population structure of meadow-glade ecological-coenotic groups in the conditions of the succession type of dynamics of a wood biogeocenose. – Dubrovnaia S. A. and Volkov O. I. – The species of the meadow-glade ecologo-coenotic group in the forest biogeocenosis are presented in phytocenoses at various succession stages. Preservation of the species on the occupied space under consecutively changing phytocenoses is provided due to the plasticity of both overground and underground vegetative plant organs. Reorganization of both overground and underground vegetative organs determines a peculiarity of the demographic processes and the variability of the ontogenetic structure of a cenopopulation.

Key words: *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum*, population structure, morphological variability.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важных направлений популяционных исследований остается изучение жизнеспособности популяции, механизмов, определяющих устойчивое существование видов в течение длительного времени на занимаемой территории. В этой области большое значение отводится изучению демографических процессов популяций в изменяющейся среде, поскольку любое снижение численности в той же самой пропорции увеличивает возможность вымирания популяции, ведет к уменьшению генетической изменчивости (Сулей, 1989). Изучение демографических процессов, основанных на изучении цикла развития особей, способствует выявлению случайных событий, влияющих на продолжительность существования

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

популяции. В этом аспекте необходимо обратить самое пристальное внимание на среду обитания вида, поскольку именно она в большей степени оказывает влияние на жизнеспособность популяции.

Лесному биогеоценозу свойственны систематически возникающие разномасштабные деструктивные процессы, которые, циклически повторяясь во времени и пространстве, формируют сложную мозаику разновозрастного древостоя, развивающегося асинхронно. Популяционная жизнь древесных эдификаторов создает своеобразный световой, водный, почвенный режим территории, который определяет особенность существования растений нижних ярусов, а потому изучение популяционной структуры растений травяно-кустарничкового яруса целесообразно проводить в тесной привязке к популяционной жизни деревьев средообразователей.

Цель исследований – изучить механизм устойчивого существования видов лугово-опушечной эколого-ценотической группы в условиях систематического изменения растительных сообществ в процессе сукцессионного типа динамики лесного биогеоценоза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были ценопопуляции многолетних, травянистых евроазиатских видов – земляники лесной (*Fragaria vesca* Linnaeus, 1753), зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* Linnaeus, 1753). *F. vesca* – наземно-столонообразующее, короткокорневищное растение. *H. perforatum* – длиннокорневищное, корнеотпрысковое растение.

Исследования проводились в Республике Мари Эл на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» в 1996 – 2004 гг., в Республике Татарстан на Раифском участке Волжско-Камского государственного природного заповедника в 2005 – 2007 гг. Территория заповедника «Большая Кокшага» расположена в пределах лесной зоны Русской равнины в подзоне южной тайги. Раифский участок Волжско-Камского заповедника расположен на левом склоне в долине р. Волги, на четвертичных надпойменных террасах, в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

В республике Мари Эл изучались ценопопуляции в следующих фитоценозах.

ПП 1. Елово-липовый черничный лес (7Е2Л1С+Б). Примерный возраст ели 100 лет. В подросте наряду с *Picea abies* Linnaeus, 1753, *Tilia cordata* Mill, 1768, встречались *Acer platanoides* Linnaeus, 1753. В травяно-кустарничковом ярусе господствовали *Vaccinium myrtillus* Linnaeus, 1753.

ПП 2. Вырубка в елово-липовом черничном лесу. Первые исследования ценопопуляции *F. vesca* на вырубке проводили через семь лет после сплошной рубки древостоя. На момент наблюдения вырубка представляла собой облесившуюся вырубку, где подрост широколиственных и мелколиственных деревьев соседствовал с сообществом мезофитных трав. Под пологом молодых деревьев *T. cordata*, *Populus tremula* Linnaeus, 1753, *A. platanoides*, *Salix pentandra* Linnaeus, 1753 произрастали растения неморальной и бореальной эколого-ценотической группы.

ПП 3. Широколиственный молодняк. Исследования ценопопуляции земляники на вырубке (ПП2) были возобновлены через семь лет. По истечению четырна-

дцати лет на месте сведенного леса в ходе естественной сукцессии разросшийся молодняк широколиственных деревьев образовал сомкнутый полог, что способствовало переходу облесившейся вырубки в стадию молодого леса – широколиственного молодняка.

На территории Республики Татарстан были изучены следующие ценопопуляции.

ПП 4. Сосняк елово-липовый костяничный (6С2Е2Л+Б), сформированный на супесчаных почвах. В фитоценозе по структурным особенностям древесного яруса – видовому составу, биологическому возрасту, хорошо идентифицировались повторяющиеся внутриценозические группировки.

ПП 5. Суходольный луг. С учетом доминирующих видов и местоположения на рельефе луг характеризовался как полевице-мятликовый разнотравный по пологим склонам водоразделов и по водораздельным плато (Марков, 2000).

ПП 6. Мелколиственный молодняк естественного происхождения в посадках ели. Первый ярус не выражен. Ярус подлеска представлен *Betula verrucosa* Ehrh, 1791, *S. pentandra*, *T. cordata*.

Во всех фитоценозах проводили геоботанические описания. Для изучения изменчивости онтогенетической структуры, плотности, численности ценопопуляций закладывали до 30 постоянных и временных учётных площадок размером 0.5×0.5 м². Все растения фиксировали, определяли их онтогенетическое состояние. Для изучения морфологической пластичности особей в каждом местообитании отбирали не менее 30 особей средневозрастного генеративного состояния.

При описании онтогенетической структуры ценопопуляций пользовались традиционной методикой периодизации онтогенеза (Жукова, 1997). Латентный период, включающий семена, нами не исследовался. Прегенеративный период подразделялся на следующие онтогенетические состояния: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*) и виргинильные (*v*) онтогенетические состояния. Генеративный период подразделялся на молодое генеративное (*g*₁), средневозрастное генеративное (*g*₂) и старое генеративное (*g*₃) онтогенетические состояния. В постгенеративном периоде выделяли субсенильное (*ss*) онтогенетическое состояние.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В елово-липовом черничном лесу и в сосняке елово-липовом костяничном, в условия низкой освещенности растения земляники не развивали генеративные органы, поддержание численности ценопопуляции осуществлялось, как правило, за счет низкоэффективного вегетативного размножения. Из всех растений, способных образовывать надземные столоны (*v*, *g*₁, *g*₂, *g*₃), только 3.4% приступили к вегетативному размножению (рис. 1).

В результате в климатических фитоценозах развивались ценопопуляции низкой плотности (4.9), где преобладали растения прегенеративного периода, и формировался левосторонний онтогенетический спектр (табл. 1). Подобная онтогенетическая структура характеризуется как инвазионная (Работнов, 1950).

Изучение пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляции земляники в микроценозах сосняка елово-липового костяничного выявило во всех

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

внутриценотических группировках наличие левосторонних онтогенетических спектров, с максимумами на группе особей виргинильного онтогенетического состояния. В то же время проростки земляники и особи виргинильного онтогенетического состояния семенного происхождения встречались в пределах группировки, образованной подростом *P. abies*, *T. cordata*, а также внутриценотической группировки, образованной *P. abies* в стадии жердь. В этих группировках, где освещенность не превышала 5 – 10% от фоновой и отмечалось низкое видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса, также были обнаружены проростки *Geranium pratense* Linnaeus, 1753, *Knautia arvensis* Linnaeus, 1824, *R. saxatilis*, *Maianthemum bifolium* Linnaeus, 1824. Вероятно, важным фактором, способствующим прорастанию семян и развитию проростков в лесу, является снижение конкуренции между растениями травяно-кустарничкового яруса за воду и элементы минерального питания. Наличие «ненасыщенных участков» в надпочвенном покрове леса, где взаимодействие между видами явно ослаблено, представляет нормальное явление и является необходимым условием для семенного расселения лесных видов (Толмачев, 1954; Работнов, 1994).

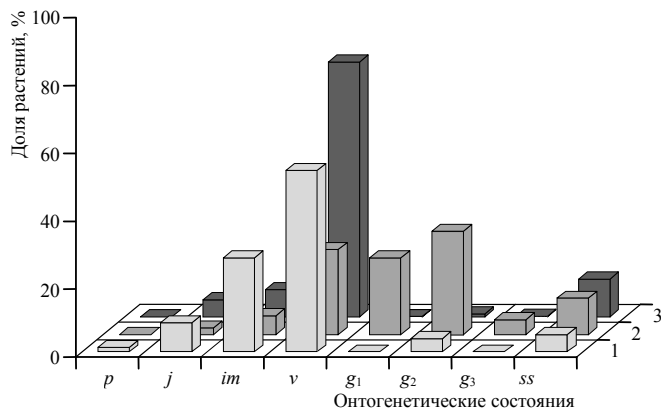


Рис. 1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Fragaria vesca*. Растительные сообщества: 1 – сосняк елово-липовый костяничный, 2 – облесившаяся вырубка, 3 – широколиственный молодняк

Вероятно, важным фактором, способствующим прорастанию семян и развитию проростков в лесу, является снижение конкуренции между растениями травяно-кустарничкового яруса за воду и элементы минерального питания. Наличие «ненасыщенных участков» в надпочвенном покрове леса, где взаимодействие между видами явно ослаблено, представляет нормальное явление и является необходимым условием для семенного расселения лесных видов (Толмачев, 1954; Работнов, 1994).

Таблица 1

Сравнительная характеристика растений *Fragaria vesca* средневозрастного генеративного состояния в разных фитоценозах, некоторые демографические показатели ценопопуляций

Показатели	Местообитания			
	Елово-липовый черничный лес	Сосняк елово-липовый костяничный	Облесившаяся вырубка *	Широколиственный молодняк
Количество листьев, шт.	2.7±0.41	3.0±0.16	2.9±0.12	3.1±0.36
Количество плодов, шт.	1.5±0.17	1.9±0.32	2.6±0.15	1.1±0.10
Среднее количество образовавшихся рамет, шт.	2.1±0.13	2.8±0.19	3.1±0.23	1.9±0.20
Плотность ценопопуляции, шт./м ²	4.9	7.5	56.4	10.8

* Приведены данные для типичных однорозеточных растений земляники лесной.

Особи зверобоя в условиях сосняка елово-липового костяничного встречались крайне редко и неравномерно. Присутствие особей было приурочено к освещен-

ным лесным участкам, образованным на месте вывала перестойного древостоя. Растения цвели, однако интенсивность процесса была низкой. Среднее количество цветков, развивающихся на главном побеге, составляло 4.6 (табл. 2). В данных условиях у зверобоя из почек многолетнего подземного корневища развивались тонкие, полегающие побеги возобновления, способные к укоренению. Несмотря на то, что в условиях хвойно-широколиственных лесов развивались низко продуктивные особи земляники и зверобоя с незначительным репродуктивным потенциалом, способность к вегетативному размножению обеспечивает неопределенно долгое присутствие особей видов на занятой территории, и, кроме того, в данных сообществах отмечались важные процессы популяционной жизни растений – прорастание семян. Это чрезвычайно важно для земляники, поскольку ее семена развиваются крайне медленно. В условиях климаксовых сообществ со стабильными экологическими факторами молодые растения земляники имели возможность успешно пройти наиболее уязвимую стадию онтогенеза – стадию проростков.

Таблица 2

Сравнительная характеристика особей *Hypericum perforatum* средневозрастного генеративного состояния в разных фитоценозах, некоторые демографические показатели ценопопуляций

Показатели	Местообитание		
	Сосняк елово-липовый костяничный	Суходольный луг	Мелколиственный молодняк
Длина побега возобновления, см	39.2±2.11	46.1±1.81	57.1±3.59
Количество надземных побегов, шт.	1.9±0.47	3.4±0.30	3.3±0.85
Площадь листовой пластинки, см ²	1.3±0.35	0.9±0.07	2.7±0.47
Количество цветков	4.6±0.24	57.4±9.87	22.9±4.61
Плотность ценопопуляции, шт./м ²	0.4	13.5	6.3

На деструктивных лесных участках отмечалось изменение структуры ценопопуляции земляники и зверобоя. Они (ценопопуляции) характеризовались высокой

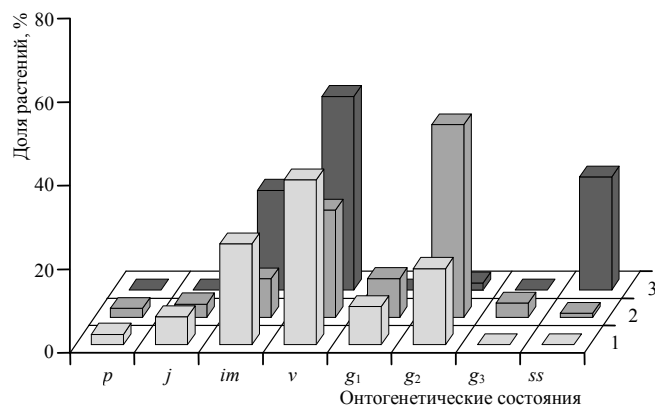


Рис. 2. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Hypericum perforatum*. Растительные сообщества: 1 – мелколиственный молодняк, 2 – суходольный луг, 3 – сосняк елово-липовый костяничный

численностью, высокой долей растений, приступивших к половому и вегетативному размножению. Онтогенетические спектры ценопопуляций характеризовались двумя максимумами; на группе особей средневозрастного генеративного состояния и группе особей прегенеративного периода (рис. 2). Увеличение численности ценопопуляции земляники связано с интенсивны-

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

ми процессами вегетативного размножения (табл. 3). На облесившейся вырубке плотность ценопопуляции составляла 56.4, пространственная структура ценопопуляции характеризовалась ярко выраженной контагиозностью ($K_d = 94$).

Таблица 3

Сравнительная характеристика растений *Fragaria vesca*
средневозрастного генеративного состояния

Показатели	Количество листьев, шт.	Количество плодов, шт.	Количество рамет, шт.	Доля растений, образующих столоны, %
Однорозеточные	2.9±0.12	2.6±0.15	3.1±0.23	21.7
Многорозеточные	9.3±0.54	6.0±0.39	4.0±0.51	48.2

Увеличение численности ценопопуляции зверобоя было обусловлено массовым прорастанием семян на обнаженных участках почвы. В условиях открытых сообществ мелкие семена хорошо расселяются воздушными массами. В условиях лесных сообществ перенесение семян ограничено. Однако формирование высокопродуктивных ценопопуляций зверобоя, наблюдаемых на нарушенных лесных участках, позволяет предположить, что источниками семян могли быть особи зверобоя, произрастающие в непосредственной близости. А потому редкие, разрозненные скопления зверобоя, наблюдаемые в климаксовых сообществах, представляли собой необходимый потенциал для развития высокопродуктивных ценопопуляций зверобоя. Быстрая перестройка онтогенетической и функциональной структуры ценопопуляций изучаемых видов была связана с изменениями морфологической структуры вегетативных органов особей вида. Так, у земляники на облесившейся вырубке формировались многорозеточные растения (рис. 3). На основе статистического анализа было показано, что многорозеточные растения распределялись на последовательных площадках трансекты не случайно ($\chi^2 = 50.937$; $v = 25$; $P > 0.005$).

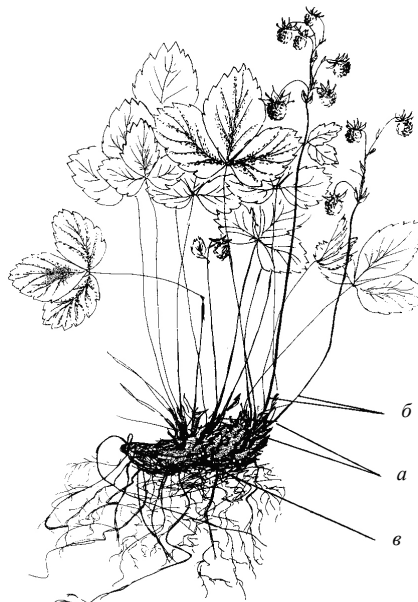


Рис. 3. Внешнее строение многорозеточного растения земляники лесной средневозрастного генеративного состояния: *a* – розеточные побеги, *б* – генеративные побеги, *в* – эпигеогенное корневище

На отдельных площадках трансекты доля многорозеточных растений составляла 40 – 70%. У многорозеточных растений на коротком корневище отмечали одновременное развитие большого количе-

ства побегов возобновления (розеток). У особей средневозрастного генеративного состояния одновременно развивалось до 12 розеток. Поскольку каждая розетка многорозеточного растения способна формировать генеративные побеги и побеги вегетативного размножения, многорозеточные растения образовывали значительно больше плодов в расчете на одно растение, количество рамет, образуемых ими в сезон, было также существенно выше (см. табл. 3), чем у однорозеточных растений аналогичного возрастного состояния (Дубровная, Глотов, 2007; Дубровная, 2009).

Мощные растения зверобоя с хорошо выраженной генеративной сферой формировались в условиях высокой освещенности на лесных полянах, на суходольных лугах. Здесь у особей зверобоя одновременно развивалось 1 – 3 побега возобновления, на которых образовывалось большое количество цветков – 57,4 шт. (см. табл. 2). Поскольку все почки на побегах возобновления реализовывались в генеративные побеги, ассимилирующая функция реализовывалась за счет боковых побегов обогащения, развивающихся в основании побегов возобновления. Среднее количество надземных побегов составило 3,4, у отдельных особей развивалось до 8 побегов. Анатомо-морфологический анализ показал, что основание побега возобновления представляло собой многолетнюю часть, насчитывалось до 4 годичных колец, что свидетельствовало о формировании у зверобоя полукустарничковой жизненной формы (рис. 4). В условиях целостного травяно-кустарничкового яруса семена зверобоя не прорастали, появление в ценопопуляции растений прегенеративного периода –

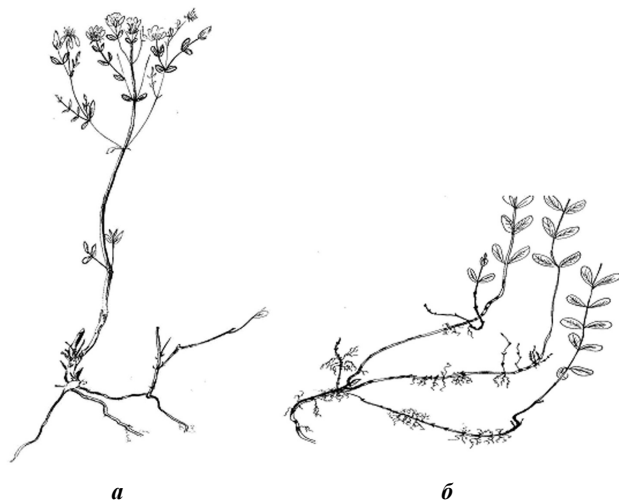


Рис. 4. Морфологическая пластичность *Hypericum perforatum* в разных фитоценозах: *а* – полукустарничковая, корнеотпрысковая; *б* – длиннокорневищная наземноползучая жизненная форма

ценопопуляции высокой численности, развивались высокопродуктивные особи, происходили интенсивные процессы полового размножения.

имматурного и виргинильного онтогенетических состояний, осуществлялось в процессе вегетативного размножения. До 12% всех исследованных растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния на суходольном лугу образовывали корнеотпрысковые побеги. Значение деструктивной стадии в популяционной жизни лесных видов крайне велико. Это участки, где в условиях высокой освещенности и снятия конкурентного давления со стороны растений средообразователей формировались

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

Постепенное зарастание мелколиственными древесными видами лесных полян, вырубок, пожарищ приводило к ухудшению режима освещенности, что способствовало изменению морфологической структуры особей и вело к изменению демографических процессов в ценопопуляции и структуре самой ценопопуляции. При зарастании вырубки на стадии широколиственного молодняка в ценопопуляции земляники отмечали уменьшение плотности, полное исчезновение многоцветочных растений, снижение доли растений генеративного периода, выпадение из ценопопуляции особей постгенеративного периода. Отмечалось формирование левостороннего онтогенетического спектра (см. рис. 1), аналогичного онтогенетическому спектру в климаксовых сообществах.

У зверобоя на стадии мелколиственного молодняка формировались особи с длинными наземными побегами. Однако в условиях низкой освещенности степень реализации генеративной сферы была существенно ниже, чем у растений, произраставших на суходольном лугу (см. табл. 2). Образовавшиеся побеги возобновления и боковые побеги обогащения имели плагиотропное положение, формировали корневую систему, что приводило к формированию наземнополегающей длиннокорневищной жизненной формы (см. рис. 4). Из всех образовавшихся в сезоне побегов 34% разворачивались из спящих почек многолетней части корневища, календарный возраст которых составлял более пяти лет. Онтогенетический спектр ценопопуляции зверобоя имел левосторонний характер, с максимумом на растениях прегенеративного периода (см. рис. 2). Таким образом, в условиях ухудшения режима освещенности у растений лугово-опушечной эколого-ценотической группы отмечали изменение процесса побегообразования, снижение интенсивности полового и вегетативного размножения, что отражало ухудшение состояния вида в сообществе.

Проведенные исследования позволяют сделать следующие заключения и выводы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для изученных травянистых лесных видов наблюдалось чередование циклов популяционной активности, обусловленных совокупностью эколого-ценотических условий различных этапов сукцессии лесного биогеоценоза. На стадии высокой популяционной активности видов формировались мощные особи, которые вносили большой вклад в поддержание численности ценопопуляции, обеспечивали расселение вида на новые территории. В свою очередь, на стадии низкой популяционной активности развивались особи низкой жизнестойкости, образующие минимальное количество органов полового размножения и вегетативных органов, обеспечивающих их расселение и размножение. Наблюдаемые изменения отражались на показателях онтогенетической и функциональной структуры ценопопуляции. Сохранение особей вида, существующих даже на низком уровне жизнестойкости, – важный механизм выживания вида в растительном сообществе, поскольку они (особи низкой жизнестойкости) являются необходимым потенциалом для формирования высокопродуктивных ценопопуляций при изменении эколого-ценотических условий.

1. Устойчивое существование видов лугово-опушечной эколого-ценотической группы в составе лесного биогеоценоза в значительной степени определялось морфологической пластичностью надземных и подземных органов растений, обеспечивающих выживание особей вида на освоенном пространстве, при последовательно сменяющихся фитоценозах.

2. Существование в едином временном интервале фитоценозов, соответствующих разным стадиям сукцессии лесного сообщества, обеспечивало успешный оборот поколений изучаемых видов лугово-опушечной свиты и определяло их устойчивое состояние в биогеоценозе леса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дубровная С. А. Морфологическая изменчивость *Fragaria vesca* (Rosaceae) в республике Марий Эл // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 2. С. 8 – 16.

Дубровная С. А., Глотов Н. В. Морфологическая пластичность земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) как механизм устойчивого существования популяции // Науч. тр. гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. техн. ун-та, 2007. Вып. 2. С. 151 – 172.

Жукова Л. А. Онтогенетический атлас лекарственных растений : учеб. пособие. Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. ун-та, 1997. 240 с.

Марков М. В. Избранные труды / под ред. Т. Н. Добрецовоой, А. С. Казанцевой, Т. В. Роговой, А. П. Ситникова. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 2000. 451 с.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465 – 483.

Работнов Т. А. Еловый лес как трехстадийная сукцессионная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 2. С. 53 – 60.

Сулей М. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М. : Мир, 1989. 224 с.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.

УДК [633.11:581.142:581.5]:[546.56+547.381]

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ МЕДИ И ФОРМАЛЬДЕГИДА В ШИРОКОМ ДИАПАЗОНЕ ДОЗ

Е. А. Ерофеева

*Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Н. Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: progresso.1812_g@list.ru*

Поступила в редакцию 08.04.10 г.

Устойчивость проростков пшеницы к действию меди и формальдегида в широком диапазоне доз. – Ерофеева Е. А. – В области наиболее высоких из исследованных концентраций меди и формальдегида происходило значительное монотонное ухудшение состояния проростков, выражавшееся в снижении содержания хлорофиллов и каротиноидов, уменьшении линейных размеров корневой системы и побега, увеличении интенсивности липопероксидации. При более низких концентрациях токсикантов зависимость доза – эффект для всех изученных показателей имела немонотонный характер, то есть была двухфазной или многофазной. При этом наиболее лабильными показателями являлись: уровень липопероксидации и устойчивость проростков к осмотическому шоку.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, медь, формальдегид, пигменты, липопероксидация, осмотический шок, немонотонная зависимость.

Wheat shoots resistance to the influence of copper and formaldehyde in a wide dose range. – Erofeeva E. A. – The highest concentrations of copper and formaldehyde used by us induced a significant monotonic disturbance in wheat shoots. It was expressed in decreasing of the pigment level and growth, an increase in the lipid peroxidation intensity. The dose dependences of all the parameters were non-monotonic at lower concentrations of both toxicants, having two and more phases. The lipid peroxidation intensity and the shoot resistance to osmotic shock were the most changeable parameters.

Key words: *Triticum aestivum*, copper, formaldehyde, pigments, lipid peroxidation, osmotic shock, non-monotonic dependence.

ВВЕДЕНИЕ

Существуют многочисленные работы, посвященные изучению токсического действия тяжелых металлов на различные виды растений (Титов и др., 2007; Лиу и др., 2008; Martins, Mourato, 2006 и др.). Влияние формальдегида на метаболизм растений менее изучено. В том и другом случае, как правило, исследуется ограниченный набор доз поллютантов, что, по-видимому, и является одним из факторов, обуславливающим противоречивость результатов, полученных разными исследователями. Так, например, принято считать, что токсическое действие тяжелых металлов проявляется в угнетении ростовых процессов, увеличении интенсивности липопероксидации, уменьшении содержания хлорофиллов (Титов и др., 2007). Однако существуют данные о способности тяжелых металлов в некоторых дозах стимулировать рост (Титов и др., 2007), уменьшать уровень липопероксидации (Ху и др., 2007), повышать содержание хлорофиллов (Sun et al., 2009).

Таким образом, возникает насущная необходимость в изучении общих закономерностей изменения устойчивости растений к действию различных по химиче-

ской природе поллютантов в широком диапазоне доз. Для этой цели наиболее удобными являются экспериментальные модели, позволяющие в контролируемых условиях провести анализ эффектов отдельных токсикантов, что практически неосуществимо в экосистемах урбанизированных территорий в результате действия целого комплекса поллютантов на растения.

В связи с этим в настоящем исследовании в условиях эксперимента была изучена устойчивость проростков пшеницы к действию в широком диапазоне доз различных по химической природе поллютантов (на примере меди и формальдегида).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили семидневные проростки пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* Linnaeus, 1753) сорта Московская 39, выращенные в лабораторных условиях при температуре 20 – 22°C и четырнадцатичасовом световом дне в чашках Петри на подложке из фильтровальной бумаги.

В первой серии опытов изучали устойчивость проростков пшеницы к действию меди в широком диапазоне концентраций. Контрольную группу выращивали на дистиллированной воде, а растения опытных групп – на растворах сернистой меди, приготовленных с использованием дистиллированной воды. Каждый день растворы заменяли на свежие. Концентрации меди были подобраны на основании данных предварительных экспериментов таким образом, чтобы максимальное содержание тяжелого металла в растворе было токсичным для пшеницы, но не вызывало гибели растений. Использовали концентрации меди от $1,25 \cdot 10^{-3}$ до 5.12 мМ, при этом каждая последующая концентрация была больше предыдущей в 2 раза. Растения каждой из 12 опытных групп выращивали в 5 чашках Петри (по 70 – 75 растений в одной чашке) в течение 8 сут. Определение показателей состояния растений осуществляли на 8-е сутки эксперимента. Для оценки состояния проростков использовали ряд физиолого-биохимических показателей – содержание пигментов, интенсивность липопероксидации, линейные размеры проростков, устойчивость к действию дополнительного повреждающего фактора (на примере осмотического шока).

Интенсивность липопероксидации и содержание пигментов для каждой группы определяли в 10 биологических повторностях ($n = 10$).

Интенсивность липопероксидации оценивали с помощью стандартной методики, основанной на образовании окрашенного комплекса с максимумом поглощения 532 нм при взаимодействии малонового диальдегида и других ТБК-реагирующих продуктов перекисного окисления липидов с тиобарбитуровой кислотой (Камышников, 2002).

Содержание фотосинтетических пигментов – каротиноидов и хлорофиллов *a* и *b* – определяли общепринятым методом абсорбционной спектрофотометрии. Для экстракции пигментов использовали 80%-ный ацетон (Шлык, 1971).

Для изучения влияния меди на линейные размеры побега и корневой системы в каждой из групп измеряли высоту побега и максимальную длину корневой системы у 30 проростков пшеницы (по 6 растений для каждой из 5 чашек группы).

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ МЕДИ

Долю проростков, не потерявших тургор в насыщенном растворе хлорида натрия, оценивали, помещая на 30 мин 50 растений каждой группы в раствор данной соли ($t = 20^{\circ}\text{C}$). После чего определяли долю растений, не потерявших вертикальное положение к концу экспозиции.

Во второй серии опытов изучали устойчивость проростков пшеницы к действию формальдегида в широком диапазоне концентраций. Схема эксперимента и исследованные показатели были аналогичны предыдущей серии. Использовали концентрации формальдегида от 0.05 до 2.56 мМ при шаге между ними в 2 раза. Каждый день растворы поллюганта заменяли на свежие.

Статистический анализ полученных данных проводили, используя ПП STATISTICA 6.0 и программу БИОСТАТИСТИКА 3.11. Так как распределение исследованных показателей не отличалось от нормального (установлено с использованием критерия Шапиро – Уилкса), статистический анализ данных осуществляли с помощью параметрических критериев: однофакторного дисперсионного анализа, параметрического варианта критерия Ньюмена – Кейлса и корреляционного анализа по Пирсону. Для сравнения долей использовали критерий хи-квадрат. На графиках представлены выборочные средние и их ошибки.

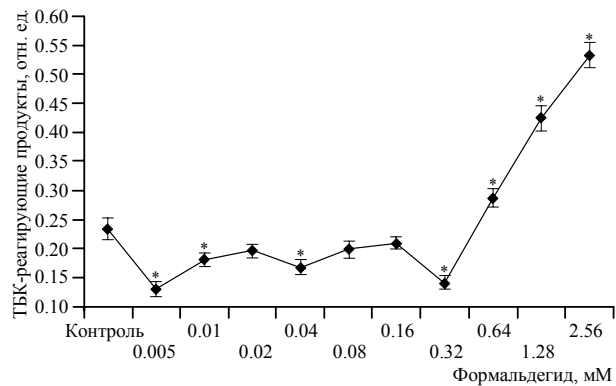
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение уровня липопероксидации у проростков пшеницы при действии меди и формальдегида. В области наиболее высоких из исследованных концентраций меди (1.28 – 5.12 мМ) и формальдегида (0.64 – 2.56 мМ) у проростков происходило значительное монотонное увеличение интенсивности липопероксидации (до 2 раз по сравнению с уровнем контрольной группы) (рис. 1). Данный факт вполне согласуется с литературными данными о способности меди (Савинов и др., 2007) и формальдегида (Hossain et al., 2008) оказывать прооксидантное действие.

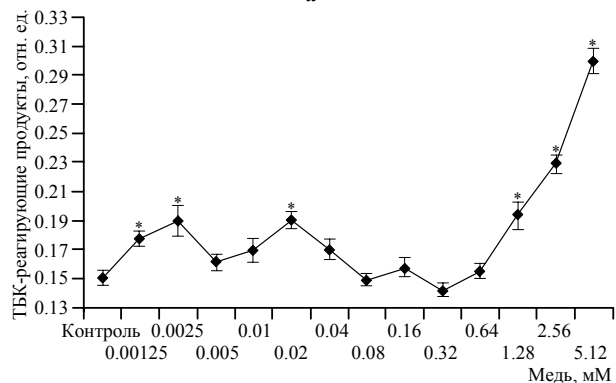
В то же время в диапазоне низких концентраций меди ($1.25 \cdot 10^{-3}$ – 0.64 мМ) и формальдегида ($0.05 \cdot 10^{-1}$ – 0.32 мМ) интенсивность липопероксидации при возрастании дозы токсикантов изменялась немонотонно: увеличение содержания ТБК-реагирующих продуктов чередовалось со снижением данного показателя (см. рис. 1). При этом величина изменения интенсивности липопероксидации была существенно меньше, чем в области высоких концентраций токсикантов: в пределах 50% от уровня контроля для формальдегида и 27% – для меди. Несмотря на значительное качественное сходство зависимостей интенсивности липопероксидации у проростков пшеницы от концентраций меди и формальдегида, следует отметить некоторые особенности для каждого токсиканта. Так, медь оказывала только прооксидантное действие, а формальдегид обладал антиоксидантным действием в области относительно низких концентраций и прооксидантным в области наиболее высоких доз (см. рис. 1).

Содержание фотосинтетических пигментов у проростков пшеницы при действии меди и формальдегида. В области невысоких концентраций меди (0.04 – 0.32 мМ) и формальдегида ($0.05 \cdot 10^{-1}$ – 0.08 мМ) сначала отмечалось некоторое снижение содержания хлорофиллов по сравнению с уровнем контроля (рис. 2). Известно, что медь и формальдегид могут вызывать развитие хлороза (Martins, Mourato, 2006; Singh et al., 2008). При дальнейшем увеличении концентрации ток-

сикантов вместо ожидаемого усугубления нарушения содержания пигментов, напротив, происходила нормализация данного показателя (см. рис. 2). И, наконец, в области наиболее высоких концентраций меди (2.56 – 5.12 мМ) и формальдегида (1.28 – 2.56 мМ) вновь наблюдалось снижение содержания хлорофиллов.



а



б

Рис. 1. Влияние формальдегида (а) и меди (б) на интенсивность липопероксидации в листе проростков пшеницы. * – различия достоверны по отношению к контролю при $p < 0.05$

стия в светособирающих комплексах фотосистем I и II, каротиноиды выполняют защитную и структурную роль в хлоропластах (Мокронос и др., 2006). В области наиболее высоких доз поллютантов содержание каротиноидов, так же как и хлорофиллов, значительно уменьшалось (см. рис. 2).

Следует отметить, что при действии обоих токсикантов была установлена тесная взаимосвязь между содержанием хлорофиллов *a* и *b* (медь: $r = 0.79$, $p = 0.001$; формальдегид: $r = 0.83$, $p = 0.003$). В то же время корреляция между содержанием хлорофиллов и каротиноидов отсутствовала. По-видимому, данный факт обусловлен общим путем биосинтеза хлорофиллов *a* и *b*, а также тесной взаимосвязанностью функций зеленых пигментов.

При этом оно было более выражено по сравнению с аналогичным эффектом в области низких концентраций. Содержание хлорофилла *b* было менее устойчиво к действию токсикантов (см. рис. 2), что соответствует данным других авторов (Тужилкина, 2001).

При возрастании концентрации обоих поллютантов содержание каротиноидов было более лабильно по сравнению с хлорофиллами, особенно при действии формальдегида (см. рис. 2, а). Уменьшение данного показателя чередовалось с возрастанием до уровня контроля (медь), либо даже выше него (формальдегид) (см. рис. 2). Вероятно, более высокая подвижность содержания каротиноидов обусловлена полифункциональностью данных пигментов. Кроме уча-

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ МЕДИ

Несмотря на высокое качественное сходство изменения уровня фотосинтетических пигментов, при действии обоих поллютантов был выявлен ряд особенностей. По сравнению с медью формальдегид вызывал более значительные колебания уровня каротиноидов и снижение содержания хлорофиллов.

Линейные размеры корневой системы и побега у проростков пшеницы при действии меди и формальдегида. В области наиболее высоких из исследованных концентраций оба токсиканта приводили к значительному уменьшению линейных размеров проростков, особенно корневой системы (рис. 3). Подобное действие меди и формальдегида является хорошо известным фактом (Martins, Mourato, 2006; Singh et al., 2008). В диапазоне высоких доз (0.32 – 5.12 мМ) медь вызывала сначала уменьшение максимальной длины корневой системы, а затем уже высоты побега, что соответствует литературным данным (Титов и др., 2007). При действии формальдегида (0.32 – 2.56 мМ) отмечалась обратная ситуация (см. рис. 3). Известно, что значительные количества тяжелых металлов, в том числе и меди, связываются апопластом тканей корня (Титов и др., 2007). Возможно, растение не способно создавать барьер на уровне корня, сдерживающий поступление формальдегида в побег.

Если в области относительно высоких доз поллютантов наблюдалось линейное уменьшение длины корневой системы и высоты побега, то при низких концентрациях токсикантов происходило немонотонное изменение данных показателей. Так, медь в концентрациях $1.25 \cdot 10^{-3}$ – 0.02 мМ приводила к уменьшению длины корневой системы (на 35%) и высоты побега (на 16%), однако при дальнейшем возрастании содержания токсиканта в растворе высота побега не отличалась от контроля, а линейные размеры корневой системы даже увеличивались (см. рис. 3, а). Формальдегид в наиболее низких концентрациях вызывал незначительное умень-

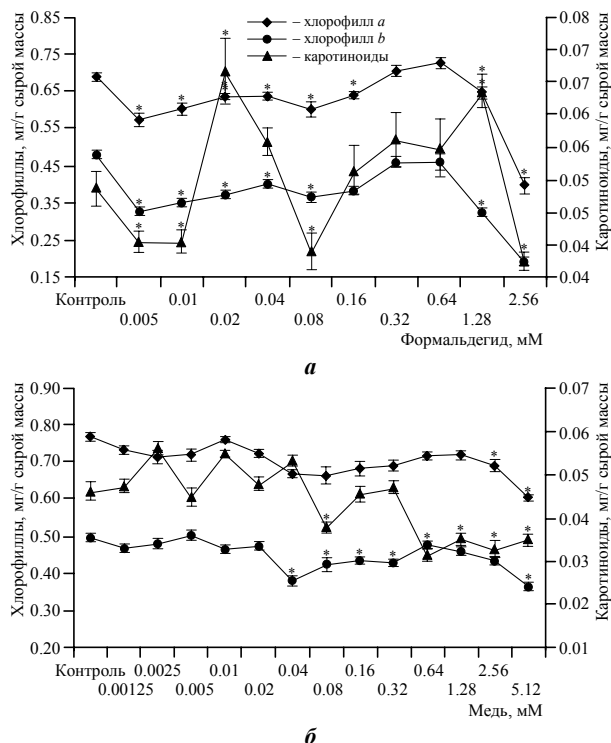


Рис. 2. Влияние формальдегида (а) и меди (б) на содержание фотосинтетических пигментов в листе проростков пшеницы. * – различия достоверны по отношению к контролю при $p < 0.05$

шение высоты побега (на 13%) и некоторую стимуляцию ростовых процессов корневой системы (на 20%). При увеличении концентрации поллютанта до 0.02 – 0.16 мМ данные показатели не отличались от контрольного уровня.

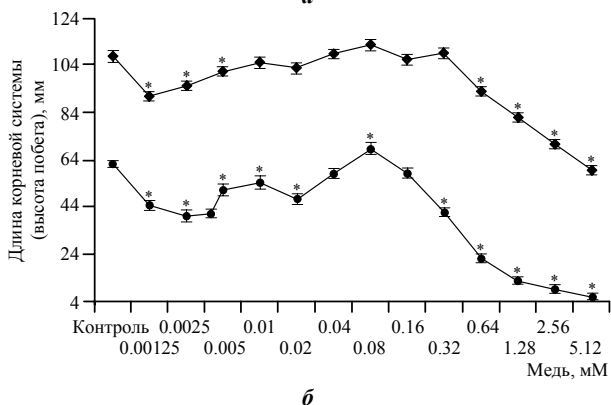
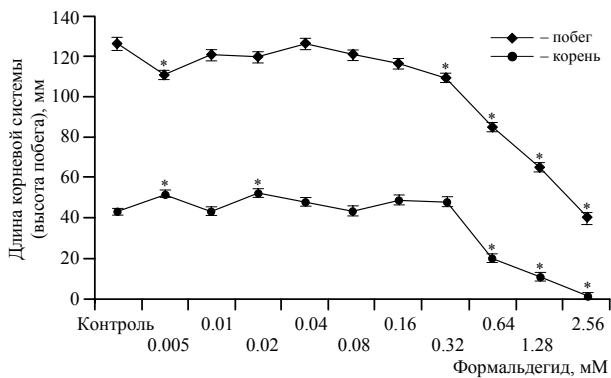


Рис. 3. Влияние формальдегида (а) и меди (б) на линейные размеры корневой системы и побега проростков пшеницы. * – различия достоверны по отношению к контролю при $p < 0.05$

действии обоих токсикантов в области наиболее высоких из исследованных концентраций наблюдалось значительное монотонное ухудшение состояния проростков, выражавшееся в существенном уменьшении линейных размеров корневой системы и побега, снижении уровня хлорофиллов и каротиноидов, увеличении интенсивности липопероксидации. При этом «срыв» различных параметров наступал асинхронно. Первыми нарушались линейные размеры проростков, последним – содержание хлорофиллов. В области более низких концентраций зависимости всех изученных показателей состояния проростков были немонотонными, то есть имели две и более фазы. При этом наиболее лабильными показателями были уровень липопероксидации и устойчивость проростков к осмотическому шоку (см.

Устойчивость проростков пшеницы к гиперосмотическому шоку при действии меди и формальдегида. При увеличении концентрации обоих токсикантов устойчивость к хлориду натрия в гиперосмотической концентрации изменялась немонотонно. В то же время отмечались значительные качественные различия зависимостей. При увеличении концентрации меди повышение устойчивости (до 2.6 раз по сравнению с контролем) чередовалось со снижением данного показателя до уровня контрольной группы растений (рис. 4). При возрастании концентрации формальдегида, напротив, уменьшение устойчивости к гиперосмотическому стрессу (на 50 – 60%) чередовалось с повышением данного показателя до величины контрольной группы растений (см. рис. 4, а).

Таким образом, при

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ МЕДИ

рис. 1 – 4), что, по-видимому, обусловлено их непосредственной связью с процессами фенотипической адаптации. Показано, что продукты липопероксидации, в частности малоновый диальдегид, обладают биологической активностью и участвуют в регуляции состояния организма растения при стрессе и в норме (Полесская, 2007). Устойчивость к осмотическому шоку непосредственно связана с уровнем активности защитных систем растения.

Известно, что немонотонные зависимости широко распространены у растений и животных при действии различных факторов в области так называемых «малых доз» (Подколзин, Гуревич, 2002). В то же время имеются данные, показывающие существование немонотонных реакций при действии различных факторов на растения в области доз, которые не могут быть отнесены к малым. Так, можно отметить немонотонный характер зависимости содержания хлорофиллов и образования некрозов при действии высокой температуры (Завадская, Антропова, 1979), интенсивности липопероксидации и содержания пигментов в листовой пластинке березы повислой от величины автотранспортного загрязнения (Ерофеева и др., 2009). Отдельно следует выделить немонотонные ответы растений на возрастание концентрации тяжелых металлов: кадмия – на прорастание семян (Титов и др., 2007) и интенсивность липопероксидации (Qiu et al., 2008), свинца – на состояние антиоксидантной системы (Ху и др., 2007) и интенсивность липопероксидации (Лиу и др., 2008), меди – на устойчивость к высоким температурам (Веселова и др., 1993).

Механизмы возникновения немонотонных ответов биосистем в настоящее время неизвестны. Ранее для объяснения двухфазного изменения ряда показателей листа березы при возрастании антропогенной нагрузки мы предложили гипотезу

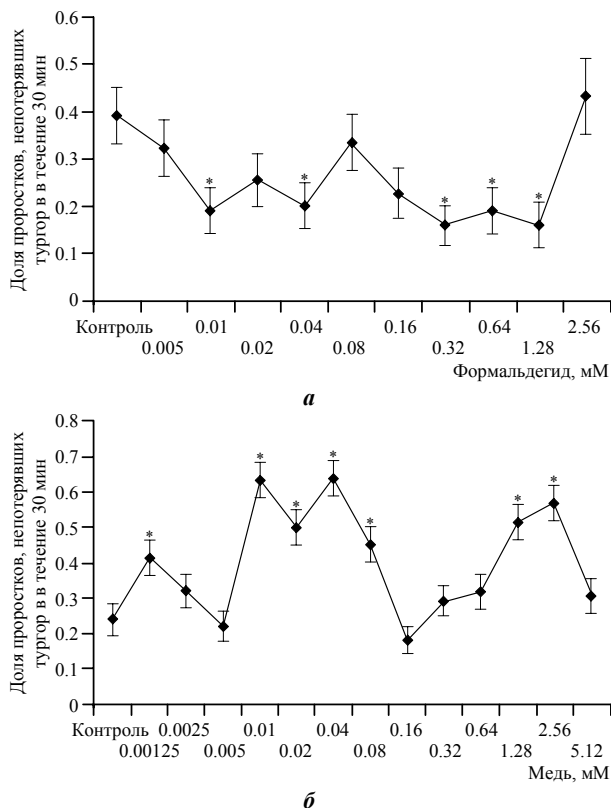


Рис. 4. Влияние формальдегида (а) и меди (б) на устойчивость проростков пшеницы к осмотическому шоку. * – различия достоверны по отношению к контролю при $p < 0.05$

(Ерофеева и др., 2009), основанную на представлениях Л. Х. Гаркави с соавторами (1990) о постепенном вовлечении различных защитных механизмов в процесс фенотипической адаптации и существовании у биосистем целого ряда уровней функционирования. Каждый уровень имеет свой адаптационный потенциал. Если интенсивность повреждающего фактора превышает адаптационные возможности данного уровня (состояния организма), то происходит нарушение гомеостаза, активирующее дополнительные защитные механизмы. В результате биосистема переходит на следующий уровень функционирования, что сопровождается относительной нормализацией гомеостаза. При дальнейшем увеличении силы воздействия будет снова наблюдаться нарушение гомеостаза, стимулирующее переход на следующий уровень с еще более высокой активностью адаптационных механизмов, и так вплоть до полного истощения ресурсов организма и его гибели. При этом возможность биосистемы в полной мере восстановить свой гомеостаз будет постепенно снижаться, а затраты энергии на фенотипическую адаптацию увеличиваться.

Несмотря на немонотонные изменения всех изученных нами показателей состояния проростков пшеницы, далеко не всегда такие изменения были синхронны. При нормализации одних параметров могло наблюдаться отклонение других от уровня контроля, что, по-видимому, обусловлено спецификой действия токсикантов, а также различной ролью исследованных физиолого-биохимических показателей растения в процессе фенотипической адаптации. Так, например, высокие концентрации меди (1.28 мМ) и формальдегида (0.64 мМ), вызывавшие существенную дестабилизацию состояния проростков (значительное увеличение уровня липопероксидации, уменьшение линейных размеров корневой системы и побега) нормализовали содержание хлорофиллов (см. рис. 1 – 3). Вероятно, при адаптации к высоким дозам токсикантов происходило исчерпание адаптационного потенциала проростков, обусловленное дефицитом энергоресурсов. В связи с этим для выживания растения в данных условиях наиболее актуально было поддержание процесса фотосинтеза (в том числе и уровня фотосинтетических пигментов) как главного источника энергии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании вышесказанного можно заключить, что при действии меди и формальдегида в области наиболее высоких из исследованных концентраций токсикантов происходило значительное монотонное ухудшение состояния проростков. При этом первыми нарушались линейные размеры проростков, а последним – содержание хлорофиллов. При более низких концентрациях поллютантов зависимость доза – эффект для всех изученных показателей имела немонотонный характер. При этом наиболее лабильными показателями являлись интенсивность липопероксидации и устойчивость проростков к осмотическому шоку. Таким образом, результаты экспериментов показали, что только в области сублетальных доз поллютантов, вызывающих истощение адаптационного потенциала растения, следует ожидать синхронное нарушение различных физиолого-биохимических показателей растения. В области же более низких доз возможно асинхронное немонотонное изменение показателей состояния растений, вероятно, обусловленное процессами фенотипической адаптации.

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ МЕДИ

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веселова Т. В., Веселовский В. А., Чернавский Д. С. Стресс у растений. М. : Из-во МГУ, 1993. 144 с.
- Гаркави Л. Х., Квакина Е. Б., Уколова М. А. Адаптационные реакции и резистентность организма. Ростов н/Д : Из-во Рост. ун-та, 1990. 375 с.
- Ерофеева Е. А., Сухов В. С., Наумова М. М. Двухфазная зависимость некоторых эколого-морфологических и биохимических параметров листовой пластинки березы повислой от уровня автотранспортного загрязнения // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С. 288 – 295.
- Завадская И. Г., Антропова Т. А. О «парадоксальном» эффекте при действии высоких температур на листья некоторых высших растений // Цитология. 1979. Т. 21, №1. С. 46 – 56.
- Камышников В. С. Справочник по клинико-биохимической лабораторной диагностике : в 2 т. Минск : Беларусь, 2002. Т. 2. 495 с.
- Льву Д., Ли Т. Ц., Ян С. Е., Ислам Е., Цзин С. Ф., Махмуд К. Влияние свинца на активность ферментов антиоксидантной защиты и ультраструктуру листьев у двух экотипов *Sedum Alfredii* Hance // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 1. С. 73 – 82.
- Мокронос А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез: физиолого-экологические и биохимические аспекты. М. : Издат. центр «Академия», 2006. 448 с.
- Подколзин А. А., Гуревич К. Г. Действие биологически активных веществ в малых дозах. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2002. 170 с.
- Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М. : Книжный дом «Университет», 2007. 140 с.
- Савинов А. Б., Курганова Л. Н., Шекунов Ю. И. Интенсивность перекисного окисления липидов у *Taraxacum Officinale* Wigg. и *Vicia Cracca* L. в биотопах с разным уровнем загрязнения почв тяжелыми металлами // Экология. 2007. № 3. С. 191 – 197.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск : Изд-во Карельск. науч. центра РАН, 2007. 172 с.
- Тужилкина В. В. Пигментная система хвойных в районе влияния Сыктывкарского лесопромышленного комплекса // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2001. Вып. 47. С. 22 – 25.
- Ху Ц. Ц., Ши Г. С., Су Ц. С., Ван С., Юан Ц. Х., Ду К. Х. Воздействие Pb^{2+} на активность антиоксидантных ферментов и ультраструктуру клеток листьев // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 3. С. 469 – 474.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М. : Наука, 1971. С. 154 – 170.
- Hossain M. S., Rahman M. A., Sharkar T. K., Shahjalal H. M. Formaldehyde content in the Rui Fish (*Labeo rohita*) in Bangladesh and effect of formaldehyde on lipid peroxidation in rat liver and intestinal tissues // J. Medicine Science. 2008. Vol. 8, № 4. P. 405 – 409.
- Martins L. L., Mourato M. P. Effect of excess copper on tomato plants: growth parameters, enzyme activities, chlorophyll, and mineral content // J. of Plant Nutrition. 2006. Vol. 29, № 12. P. 2179 – 2198.
- Qiu R. L., Zhao X., Tang Y. T., Yu F. M., Hu P. J. Antioxidative response to Cd in a newly discovered cadmium hyperaccumulator, *Arabis paniculata* F. // Chemosphere. 2008. Vol. 74, № 1. P. 6 – 12.
- Singh B. B., Chandra R., Sharma Y. K. Effect of pyridine and formaldehyde on a macrophyte (*Lemna minor* L.) and a Sludge worm (*Tubifex Tubifex* Müller) in fresh water microcosms // Applied Ecology and Environmental Reseach. 2008. Vol. 6, № 2. P. 21 – 35.
- Sun S. Q., He M., Cao T., Zhang Y. C., Han W. Response mechanisms of antioxidants in bryophyte (*Hypnum plumaeforme*) under the stress of single or combined Pb and/or Ni // Environ. Monit. Assess. 2009. Vol. 149, № 1 – 4. P. 291 – 302.

УДК 599.322.3:574.34

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ КОРМОВОЙ БАЗЫ БОБРОВ В ПОСЕЛЕНИЯХ, ПРОШЕДШИХ НЕСКОЛЬКО ЦИКЛОВ ЗАСЕЛЕНИЯ

Н. А. Завьялов

*Государственный природный заповедник «Рдейский»
Россия, 175270, Новгородской обл., Холм, Челпанова, 27
E-mail: zavyalov_n@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.12.10 г.

Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения. – Завьялов Н. А. – На примере трех поселений на малых реках Новгородской области анализируется состояние кормовой базы бобров (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) после нескольких циклов заселения-забрасывания. Показано, что при разном составе древостоя и разной степени его разрушения все поселения объединяет полное отсутствие кормов в древостое: осина отсутствует, а береза представлена крупными деревьями, требующих больших затрат на их валку и разделку. В подросте и подлеске отмечено отсутствие осины, тогда как ива и береза многочисленны, но представлены тонкими стволиками, неравномерно распределенными в пространстве. В брошенных поселениях обильны малопоедаемые породы, что может требовать от бобров дополнительных затрат энергии на поиск кормовых растений. Предполагается, что на малых реках в южной тайге в условиях ими же преобразованных местообитаний бобры будут существовать с численностью намного меньшей от максимально возможной, определяющей скоростью восстановления кормов при снижающемся качестве местообитаний.

Ключевые слова: *Castor fiber*, средообразующая деятельность, динамика популяций, местообитания, обратная связь.

Condition dynamics of the beaver food base in their settlements after several settling cycles. – Zavyalov N. A. – The condition of the food base of beavers (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) after several settling-neglecting cycles is analyzed with three settlements on small rivers of the Novgorod region as examples. It is shown that at different structures of the forest stand and different extent of its destruction, all settlements feature the total absence of forage in the forest stand: asp is absent while birch is presented as large trees, demanding big efforts for their felling and cutting. In the rising forest and underbrush, the lack of asp is noted whereas willow and birch are numerous but presented as thin boles non-uniformly distributed in space. In the neglected settlements, poorly-eaten breeds are plentiful, which can demand additional energy expenses from beavers to find fodder plants. It is supposed that on small rivers in the southern taiga, in the conditions of beavers' transformed habitats, beavers will exist with abundance much smaller of the highest possible one, determined by the rate of forage restoration at a decreasing quality of the habitats.

Key words: *Castor fiber*, environment-forming activity, population dynamics, habitats, feedback.

ВВЕДЕНИЕ

Средообразующая деятельность бобров (*Castor fiber* Linnaeus, 1758; *C. canadensis* Kuhl, 1820) в последнее время интенсивно изучается. Бобры считаются характерными и наиболее изученными примерами и ключевых видов (Power et al., 1996) и экосистемных инженеров (Jones et al., 1994). Процессы, описываемые этими

концепциями, в отечественной литературе традиционно называются средообразующей деятельностью. Огромное количество работ посвящено различным аспектам воздействия организмов на среду обитания. Однако анализ показал, что остались практически неизученными: условия, при которых средообразующая деятельность проявляется в максимальной степени (Power et al., 1996); влияние измененной среды на самого средообразователя (Wright, Jones, 2006); влияние изменчивости абиотической среды на средообразующую деятельность (Hastings et al., 2007). Применительно к бобрам силу и характер обратной связи между ними и измененными ими местообитаниями можно оценить на основании анализа древесно-кустарниковой растительности в брошенных поселениях, прошедших через несколько циклов заселения бобрами. Известно, что наличие древесно-кустарниковых кормов – это критическое условие, определяющее непосредственно возможность обитания бобров на большей части их обширного ареала (Дьяков, 1975).

Анализ литературы позволяет предположить, что эта связь будет, скорее, отрицательной. Прежде всего, в большинстве поселений бобры обитают относительно недолго: 1 – 10 лет, а повторное заселение происходит через 3 – 10 лет (Данилов, 1975; Дворникова, 1987; Завьялов и др., 2005; Howard, Larson, 1985; Fryxell, 2001).

Кроме того, новые данные по динамике численности бобров показывают ее эруптивный характер. Через 20 – 25 лет после начала реинтродукции бобров происходит значительное снижение численности и плотности населения (Hartman, 1994, 2003), численность стабилизируется на уровне 17 – 23% от максимальной (Дворникова, 1987; Busher, 2001). Предполагается, что наиболее очевидным объяснением этого является снижение доступности кормов со временем (Hartman, 2003). Однако в современной литературе практически отсутствуют данные по скорости создания, деградации и восстановлению местообитаний, измененных средообразователем (Gurney, Lawton, 1996). Применительно к бобру полностью отсутствуют данные по составу и интенсивности потребления древесно-кустарниковых кормов при повтором заселении ранее преобразованных местообитаний; скорости восстановления кормов в таких местообитаниях, нет данных по критическому количеству корма, при котором обитание бобров еще возможно.

Отсюда следует цель данного сообщения: проанализировать состояние кормовой базы бобров в поселениях, несколько раз прошедших через повторное вселение-забрасывание бобрами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2007 г. в бассейнах малых рек Горелки и Копейницы – притоков р. Ловать (Холмский район Новгородской области). Истоки рек находятся в Полистово-Ловатском болотном массиве. Длина р. Горелки 11 км, р. Копейницы – 12 км. В истоках реки имеют неясно выраженную долину и малый уклон русла, в среднем течении форма долины ящикообразная (термин по: Чеботарев, 1964), уклон русла 2.4 – 2.7 м/км. Леса вокруг Полистово-Ловатской болотной системы были вырублены в 1970 – 1980 гг. и сегодня они представлены молодыми березовыми (*Betula sp.*) и осиновыми (*Populus tremula*) лесами и посадками ели (*Picea abies*). Старовозрастные хвойные и широколиственные леса сохрани-

лись в поймах малых рек и на наиболее удаленных участках. Бобры заселили этот район в конце 1970 – начале 1980-х гг. (Завьялов, Завьялова, 2005).

В среднем и нижнем течении рек в руслах отсутствуют макрофиты (кубышка *Nufar lutea*, кувшинка *Nymphaeae candida*, рогоз *Typha latifolia* и пр.), которые могли быть дополнительным кормом бобров. Существование поселений целиком зависит от наличия и обилия древесно-кустарниковых кормов. В верхнем течении, в непосредственной близости к болотному массиву, есть обильные заросли белокрыльника (*Calla palustris*), и в жилых поселениях бобры им активно кормятся.

В настоящее время пик численности бобров уже миновал, и популяция вступила в фазу снижения численности (Завьялов, Лецко, 2007).

Для анализа были выбраны 3 поселения, из которых бобры ушли ввиду явного истощения кормов.

Поселение В35. Расположено в верхнем течении р. Копейницы, имеет площадь водосбора 5 км². По опросным сведениям, бобры обитали здесь с конца 1980-х гг. Они выстроили несколько плотин, позади самой большой из них длиной 300 м образовался пруд; молодой осиново-березовый лес был подтоплен и выпал в «пятне» радиусом 400 м. С 2002 г. и по настоящее время поселение нежилое, плотина разрушена в русловой части, пруд дренирован.

Поселение В326. Расположено в среднем течении р. Горелки, имеет площадь водосбора 20 км², нежилое с 2004 г. Судя по обилию жилищ и плотин разного возраста и разной степени разрушения, это поселение бобры оставляли и вновь заселяли несколько раз. Многочисленны пни ранее сгрызенных осин. Четыре высокие плотины, длиной от 6 до 17 м создавали один обширный пруд, но все плотины ежегодно повреждались паводком. С 2005 г. пруд дренирован. Много засохших от подтопления и подгрызания деревьев. Ложе спущенного пруда прорезано вновь образовавшимися новыми речными руслами и многочисленными бобровыми каналами, образовавшими многоруслую систему, характерную для долин многих малых рек, заселенных бобрами (Синицын, Русанов, 1990; Завьялов, Лецко, 2007; Woo, Waddington, 1990).

Поселение В334. Расположено в среднем течении р. Копейницы, имеет площадь водосбора 19 км². Три плотины длиной 5, 60 и 63 м создавали комплекс смыкающихся между собой прудов. В 2004 – 2005 гг. бобры еще жили в этом поселении, в 2006 – 2007 гг. оно было нежилое. Плотины начали разрушаться сразу, как только бобры ушли, и в 2007 г. пруды обсохли полностью. Ложе спущенных прудов так же изрезано многочисленными новыми руслами и бобровыми каналами.

Необходимо отметить, что обе реки заселены бобрами и выше, и ниже исследованных поселений. Постоянные перемещения расселяющихся бобров отмечены регулярно и весной, и осенью. Следовательно, исследуемые поселения были незаселенными именно из-за истощения кормов, а не вследствие отсутствия бобров-мигрантов.

В каждом заброшенном поселении были заложены серии трансект. Каждая трансекта начиналась от левой бровки долины (термин по: Чеботарев, 1964), продолжалась по склонам и дну долины до правой бровки. Предварительные наблюдения показали, что на этих реках между бровками долин расположено 95 – 97%

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ КОРМОВОЙ БАЗЫ БОБРОВ

пней от погрызов бобров за предыдущие годы. Следовательно, перечет даст корректную оценку количества кормов в бобровом поселении. В поселении В35 бровка долины не выражена, поэтому начало и конец каждой трансекты находились в лесу, не разрушенном подтоплением от бобровой плотины. Границы «бобрового пятна» были довольно четкими и легко различимы на местности. Расстояние между трансектами 20 м. Каждая трансекта состояла из серии примыкающих друг к другу площадок размером 2×5 м. При перечетах на каждой площадке отмечался вид дерева или кустарника, измерялся диаметр на высоте 30 см от поверхности почвы – высоте, характерной для большинства бобровых погрызов. Тонкие стволы, диаметром до 10 см были измерены специально приготовленным шаблоном с шагом 1 см. У стволов толще 10 см измерена длина окружности гибкой мерной лентой, затем по известной формуле рассчитан диаметр. Сухостой и валеж не учитывался. Перечеты были выполнены в июле-августе 2007 г.

Всего в поселении В334 было 11 трансект и 184 площадки; в поселении В326 – 9 трансект и 128 площадок; в поселении В35 – 7 трансект и 249 площадок.

Для оценки характера пространственного распределения кормов использовался коэффициент агрегированности (K_A), предложенный А. В. Смуровым (Смуров, 1975). Величина этого коэффициента может быть от нуля, когда пятнистость в распределении отсутствует, до единицы при сильной агрегированности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты перечета для древостоя (стволы более 10 см) приведены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика древостоя в брошенных бобровых поселениях

Порода	Поселение					
	В334		В326		В35	
	КС	СПС	КС	СПС	КС	СПС
Берёза <i>Betula</i> sp.	87±32	4.74±2.12	54±23	5.92±2.63	20±9	0.37±0.18
Ольха чёрная <i>Alnus glutinosa</i>	76±22	5.91±2.04	23±13	1.52±1.01	76±25	2.74±0.93
Липа <i>Tilia cordata</i>	201±48	7.34±2.14	78±32	3.68±1.59	–	–
Ель <i>Picea abies</i>	33±15	2.46±1.33	78±26	2.09±0.83	–	–
Клён <i>Acer platanoides</i>	11±8	0.66±0.59	8±8	0.10±0.10	–	–
Вяз <i>Ulmus</i> sp.	5±5	0.33±0.33	–	–	–	–
Ольха серая <i>Alnus incana</i>	5±5	0.11±0.11	–	–	–	–
Рябина <i>Sorbus aucuparia</i>	–	–	8±8	0.09±0.09	–	–
Осина <i>Populus tremula</i>	–	–	–	–	4±4	0.46±0.46
Итого	418±70	21.55±3.90	248±61	13.40±3.83	100±29	3.56±1.05

Примечание. Приведены средние оценки и ошибки средних. КС – количество стволов, шт. га⁻¹; СПС – сумма площадей сечений, м² га⁻¹.

Древостои всех трех поселений различаются по количеству стволов (КС) более чем в 4 раза, а по сумме площадей сечений (СПС) – более чем в 6 раз.

Самый бедный и наиболее разрушенный древостой в поселении В35: здесь есть только относительно некрупные (табл. 2) деревья чёрной ольхи и березы. В поселении В326 древостой сложен 7 видами, из которых самые многочисленные

липа и ель (см. табл. 1), представлены относительно молодыми деревьями (см. табл. 2). Ольха чёрная и береза представлены крупными деревьями, оставшимися от первоначального древостоя, ныне разрушенного бобрами.

Таблица 2
Диаметр наиболее многочисленных видов (пород) деревьев толще 10 см

Порода	Поселение		
	В334	В326	В35
Берёза	25±2 (16)	36±4 (7)	15±2 (5)
Ольха чёрная	30±2 (14)	32±6 (4)	19±3 (10)
Ель	29±5 (6)	17±2 (10)	–
Ли́па	20±2 (37)	23±3 (10)	–

Примечание. Указан средний диаметр в сантиметрах и ошибка средней, в скобках – объём выборки.

В поселении В334 древостой наиболее богат как по количеству слагающих его видов, так и по КС и СПС. При этом самая многочисленная порода – липа, представлена некрупными молодыми деревьями, а оставшиеся от прежнего древостоя береза, ольха чёрная и ель представлены относительно крупными деревьями (см. табл. 2).

При разном составе древостоя и разной степени его разрушения все три поселения объединяет полное отсутствие древесных кормов бобров: осина практически отсутствует (но пни сгрызенных бобрами осин многочисленны во всех поселениях!), а береза представлена крупными деревьями.

Характеристика подроста-подлеска (стволы меньше 10 см) приведена в табл. 3.

Таблица 3
Характеристика подроста-подлеска (диаметр менее 10 см).

Порода	Поселение					
	В334		В326		В35	
	КС	СПС	КС	СПС	КС	СПС
Берёза <i>Betula</i> sp.	810±195	0.43±0.14	1636±342	0.53±0.12	3434±265	2.89±0.27
Ива <i>Salix</i> sp.	14516±2471	1.63±0.25	403±148	0.09±0.04	2614±420	0.54±0.09
Лещина <i>Corylus avellana</i>	1467±351	0.55±0.16	1558±435	0.51±0.16	–	–
Клён <i>Acer platanoides</i>	1217±207	0.45±0.09	450±157	0.30±0.15	–	–
Ольха чёрная <i>Alnus glutinosa</i>	1179±216	0.88±0.16	1736±323	1.33±0.28	378±79	0.38±0.09
Ольха серая <i>Alnus incana</i>	277±206	0.02±0.02	674±206	0.36±0.12	193±68	0.13±0.07
Крушина <i>Frangula alnus</i>	98±56	0.04±0.03	–	–	759±152	0.17±0.04
Ли́па <i>Tilia cordata</i>	2418±371	2.32±0.44	1713±472	0.59±0.16	72±50	0.01±0.00
Вяз <i>Ulmus</i> sp.	364±151	0.08±0.02	1605±291	0.25±0.06	–	–
Дуб <i>Quercus robur</i>	130±100	0.01±0.01	225±210	0.02±0.02	32±32	0.00±0.00
Ель <i>Picea abies</i>	359±88	0.39±0.11	364±124	0.62±0.24	40±19	0.02±0.01
Жимолость <i>Lonicera xylosteum</i>	402±157	0.05±0.02	388±199	0.05±0.03	–	–
Калина <i>Viburnum opulus</i>	54±37	0.01±0.01	39±28	0.00±0.00	–	–
Осина <i>Populus tremula</i>	33±13	0.00±0.00	16±11	0.00±0.00	88±33	0.05±0.03
Рябина <i>Sorbus aucuparia</i>	152±41	0.05±0.02	426±126	0.19±0.09	40±17	0.02±0.01
Смородина <i>Ribes nigrum</i>	11±11	0.00±0.00	70±46	0.01±0.00	32±23	0.00±0.00
Черёмуха <i>Padus avium</i>	11±11	0.00±0.00	54±35	0.02±0.01	–	–
Ясень <i>Fraxinus excelsior</i>	16±12	0.00±0.00	–	–	–	–
Сосна <i>Pinus sylvestris</i>	–	–	–	–	8±6	0.00±0.00
Яблоня <i>Malus sylvestris</i>	–	–	–	–	24±24	0.00±0.00
Итого	23516±2452	6.91±0.59	11357±1035	4.88±0.53	7715±609	4.22±0.35

Примечание. Приведены средние оценки и ошибки средних. Условные обозначения см. табл. 1.

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ КОРМОВОЙ БАЗЫ БОБРОВ

Все три поселения различаются и по составу, и обилию тонких стволов. Меньше всего пород (14), и наименьшее КС отмечено в пос. В35. Больше всего пород (18) в пос. В334. Различия по КС в 3 раза, по СПС – в 1.6 раза.

Ива, осина и береза – вот главные (предпочитаемые) древесные породы, поедаемые бобрами всех популяций в европейской части РФ. Значение остальных видов деревьев и кустарников определяется их обилием (Дьяков, 1975). Следовательно, если в поселении бобры переходят с питания главными древесно-кустарниковыми кормами на второстепенные, то можно утверждать, что происходит ухудшение качества местообитаний.

Для главных кормов во всех трех обследованных поселениях нужно отметить чрезвычайно малое количество стволиков осины (16 – 88 шт. га⁻¹, см. табл.3), тогда как две другие главные породы – ива и береза – более многочисленны. В поселении В35 они составляют 80% от общего КС и 82% от СПС, в поселении В326 – 18 и 13%, в поселении В334 – 65 и 30% соответственно. И ива, и береза представлены, главным образом, тонкими стволиками диаметром менее 1 см. Так, в пос. В334 89% стволиков ивы, в поселениях В326 – 76% и В35 – 37% стволиков березы диаметром до 1 см.

При этом если для всего яруса подроста-подлеска характерны относительно невысокие значения K_A , то ива и береза крайне неравномерно распределены в пространстве и имеют высокие показатели коэффициента агрегированности (табл. 4).

Таким образом, при меньшем КС и меньшей СПС в поселении В35 доля предпочитаемых кормов больше, кроме того, они равномернее распределены по поселению и представлены более толстыми стволами.

Проведенные перечеты показали, что бобры покинули свои поселения при разной степени разрушения древостоя (см. табл. 1). Эти различия могут быть обусловлены как разной степенью участия в древостое главных кормовых пород (ныне нам не известной), так и положением поселений в речном континууме. М. Поллок с соавторами (Pollock et al., 2004) показали наличие четко выраженного и относительно легко измеряемого диапазона влияния бобровых плотин. Этот диапазон можно выразить через произведение расхода воды на уклон русла, площадь водосборного сечения или площадь поперечного сечения русла. Так, в штате Вашингтон (США) бобры строили плотины в диапазоне площадей водосборного бассейна 0.2 – 100 км² и при уклоне русла 0.002 – 0.2 м/км. Но если при уклоне русла 0.002 бобры могли строить плотины при площади водосбора до 100 м², то при уклоне 0.2 – только при площади водосбора не более 2 км². В исследованных поселениях на реках Горелке и Копейнице представлены два варианта возможного влияния плотин. В первом варианте (В35) при малой площади водосборного бассейна и слабом уклоне русла существ-

Таблица 4
Коэффициенты агрегированности (K_A) общего количества стволиков, ивы и березы в подросте и подлеске

Поселение	K_A общий	K_A ива	K_A береза
В334	0.15±0.03	0.57±0.04	0.83±0.03
В326	0.07±0.02	0.86±0.03	0.67±0.04
В35	0.20±0.03	0.67±0.03	0.31±0.03

Примечание. Коэффициент агрегированности указан с ошибкой средней.

вовала большая плотина. Подтопление и затопление было сильное и продолжительное, древостой разрушен полностью. Во втором варианте (В334, В326) площадь водосбора и уклон русла увеличились, что способствовало быстрому разрушению плотин, хорошему дренажу прудов и, возможно, большей сохранности древостоя.

Но при разнице условий вследствие разного положения для всех трех поселений характерно отсутствие кормов для бобров в древостое: осины нет, а береза представлена крупными стволами, требующими больших затрат времени и энергии на их разделку. Ранее (Завьялов и др., 2005) было показано, что когда главным кормом является береза, бобры явно предпочитали более тонкие стволы диаметром менее 7 – 12 см.

Анализ динамики бобровых местообитаний за 40 – 70-летний периоды показал, что однажды заселенное местообитание попадает в цикл периодического заселения и забрасывания и возврат к прежнему лесному состоянию крайне редок (Remillard et al., 1987; Naiman et al., 1994). Если учесть частоту повторного заселения ранее брошенных местообитаний, составляющую по данным разных авторов 1 – 10 лет (Данилов, 1975; Дворникова, 1987; Завьялов и др., 2005; Fryxell, 2001; Wright et al., 2004), то становится очевидным, что возможность нового вселения бобров будет целиком зависеть от обилия и фитомассы кормов в подросте-подлеске. Иными словами, будущее бобровой популяции зависит от реакции древесно-кустарниковой растительности на те изменения среды, которые сделали предыдущие поколения бобров.

В подросте-подлеске для всех трех обследованных поселений характерно неудовлетворительное возобновление осины. Плохое возобновление осины в бобровых поселениях отмечали еще ранние исследователи (Бородина, 1960; Hall, 1960). Но другие главные кормовые породы (ива, береза) доминируют по КС в 2 из 3 обследованных поселений. Кроме того, в пос. В326 и В334 также обильны и второстепенные (замещающие) корма. Однако, несмотря на свое обилие, главные корма представлены в большинстве своем тонкими стволиками диаметром до 1 см. Известно, что ивовые стволики диаметром до 1 см характеризуются наилучшим соотношением корм/древесина (Baker et al., 1995). Однако в насаждениях из тонких стволов бобры оказывают предпочтение более толстым (McGinley, Whitham, 1985). Это противоречие объясняется большей нетто эффективностью поиска и разделки более крупных стволов (Aldous, 1938). Следовательно, одно лишь обилие главных кормовых пород – условие явно недостаточное для повторного вселения бобров.

В поселении В326 доля главных кормовых пород наименьшая – 18% от общего КС. Здесь относительно обильны малопоедаемые бобрами липа, чёрная ольха, вяз (см. табл. 2). Известно, что скорость и уровень потребления кормовой растительности зависят от ее доступности для животных, которая, в свою очередь, определяется в том числе и структурой растительного покрова, в частности долей не кормовой фитомассы (Абатуров, 2005). В поселении В326 велика доля именно малопоедаемых пород, следовательно, к малой фитомассе главных кормов добавляется и необходимость дополнительных поисковых усилий, затрачиваемых на

поиск главных кормов среди малопоедаемых растений. Поэтому бобры смогут заселить это поселение только тогда, когда фитомасса главных кормов сможет компенсировать и эти дополнительные затраты.

Поселение В35 долгие заброшено бобрами, и растительность имела больше времени на восстановление. Результаты перечета показывают, что при повторном вселении бобров главным кормом будет береза. Достаточно ли той фитомассы и того КС березы для полного восстановления местообитания? Для сравнения рассмотрим характеристику прибрежных лесов в березняке травяно-сфагновом на р. Искра в Дарвинском заповеднике (Завьялов и др., 2005). В этом поселении береза была главным и единственным кормом бобров. После 10 лет обитания бобров в прибрежном древостое все же остались 3449 стволов березы диаметром более 4 см на высоте бобрового погрыза, с СПС $25.41 \text{ м}^2\text{га}^{-1}$ и 8811 стволиков березы в подросте (диаметр менее 4 см). Для сравнения, СПС березы (для подроста и древостоя вместе) в пос. В35 составила всего $3.26 \text{ м}^2\text{га}^{-1}$, что примерно в 7.8 раза меньше, чем осталось на р. Искра после первого цикла вселения бобров. Таким образом, даже если после забрасывания поселений происходит восстановление главной кормовой породы (в данном случае березы), восстановление прежних объемов кормов при существующей динамике заселения-забрасывания, по-видимому, не успевает произойти, и каждое следующее поколение бобров, скорее, будет обитать в условиях не полного, а частичного восстановления кормов. Отсюда следует, что местообитания с частично восстановленными кормами, по-видимому, будут наиболее распространенными в сформировавшихся популяциях и качество таких частично восстановленных местообитаний будет хуже, чем впервые заселенных после долгого отсутствия бобров. Двадцатилетние наблюдения в Адирондаке (США) показали статистически значимое снижение предпочтения заселения восстановленных участков, что прямо указывает на снижение качества таких местообитаний (Wright et al., 2004).

В зрелых бобровых популяциях встречаются специфические местообитания, получившие название «бобровые луга». Такие местообитания образуются в результате дренажа прудов и зарастания его злаками и осоками, в результате чего эти местообитания могут находиться в необлесенном состоянии десятилетия (Terwillinger, Pastor, 1999). Образование «бобровых лугов» – это тоже показатель снижения качества местообитаний.

Эксплуатация бобрами частично восстановленных местообитаний и постепенное ухудшение их качества сохраняются только в случае отсутствия масштабных внешних нарушений (пожары, сплошные рубки, сильные отклонения от средней многолетней по количеству осадков или расходов воды). Такие нарушения могут изменить общий негативный для бобров тренд, как это предсказано моделью Дж. Фрайксилла (Fryxell, 1997).

Если восстановления осины не происходит, а заселение преобразованных местообитаний начинается ранее полного восстановления кормов, то какова же будет динамика численности бобровой популяции, прошедшей реакклиматизационный «взрыв» и последующий спад численности? Нужно отметить, что длительных прямых наблюдений за динамикой бобровых популяций немного. Моделирование

динамики численности средообразователя в зависимости от состояния преобразованных им местообитаний показало, что динамика численности бобров больше соответствует так называемой «кооперативной модели», в которой преобразование среды происходит одновременно несколькими животными одного вида. В этом случае медленная скорость восстановления местообитаний будет определять долговременную динамику численности бобров. Согласно этой модели большую часть времени популяция средообразователя должна находиться на уровне стабильно низкой численности, периодически прерываемом небольшими и кратковременными подъемами численности (Gurney, Lawton, 1996). Однако это моделирование выполнено в условиях острого недостатка данных по некоторым базовым параметрам моделей, так что сами авторы называли его «минималистской карикатурой». Какова же будет динамика численности реальных популяций?

На полуострове Прескотт (Массачусетс, США) бобры были выпущены в 1952 г., и за 47 лет наблюдений отмечался только один подъем численности: в 1975 – 1983 гг. насчитывалось 44 поселения. Затем, с 1988 по 1996 гг., численность была стабильно низкой – 10 – 15 поселений. К 1999 г. вновь наметился подъем численности до 18 поселений (Busher, 2001).

В Воронежском заповеднике после подъема и спада численность стабилизировалась в диапазоне 76 – 96 поселений. За 40 лет наблюдений наблюдались изменения количества поселений с периодом около 10 лет, но их никогда не было меньше 76 и больше 96 (Николаев, 1997).

На р. Большой Шежим (Печоро-Илычский заповедник) бобры были интродуцированы в 1938 г. В 1939 г. там было 3 поселения. До 1943 г. численность увеличивалась медленно, затем последовал период быстрого роста, завершившийся пиком в 53 поселения в 1949 г. (Теплов, 1960). Затем численность снизилась, и в 1980 – 1985 гг. на этой реке было 24 поселения (Бобрецов и др., 2004).

В Лапландском заповеднике, на северной границе ареала, бобры были интродуцированы в 1934 г. Численность их увеличивалась и достигла максимума 132 бобра в 1947 г. Затем в течение 20 лет численность флуктуировала от 50 до 87 особей. Но после 1970 г. началось неуклонное снижение численности (Катаев, Брагин, 1986) и сегодня лапландские бобры близки к исчезновению (Г. Д. Катаев, перс. сообщ.) Лимитирующим фактором для бобров на севере стала медленная скорость восстановления древесно-кустарниковых кормов (Катаев, Брагин, 1986).

Таким образом, размах флуктуации численности бобров после прохождения «реинтродукционного взрыва» определяется местными лесорастительными условиями и скоростью восстановления кормов.

Нужно отметить и некоторые важные детали экологии и биологии бобров, указывающие на их адаптацию к обитанию при малой плотности населения и скудной кормовой базе.

Прежде всего, размеры поселений изменяются в зависимости от концентрации кормов. В бассейне р. Ока при запасе более 10 м³ ивы и осины на 100 м береговой полосы размер поселения составляет 330 – 800 м, при запасе 1 – 4 м³ ивы и осины на 100 м береговой полосы – 1500 – 3000 м (Бородина, 1960). При истощении кормов повсеместно отмечается увеличение размеров поселений. Так, в Ла-

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ КОРМОВОЙ БАЗЫ БОБРОВ

пландском заповеднике со временем поселения стали занимать до 3 – 4 км протяженности рек и ручьев. Аналогичный процесс наблюдался и в северной тайге (Соловьев, 1991; Данилов и др., 2007) и в Воронежском заповеднике. В 1940-х гг. на Моховском ключе постоянно обитали 3 бобровых семьи, к 1978 г. весь ключ занимала только одна крупная бобровая семья, ежегодно меняющая места зимовки (Николаев, 1997).

Нужно отметить, что размер эффективной величины жизнеспособной и минимальной бобровой микропопуляции составляет всего 3 – 10 особей, при этом бобры сохраняют значительный запас генетической изменчивости (Милюшников, 2004).

Таким образом, бобры вполне адаптированы к тому, чтобы длительное время существовать в условиях и низкой плотности населения и скудности кормов. Можно предположить, что на малых реках в южной тайге в условиях ими же преобразованных местообитаний бобры будут существовать с численностью намного меньшей от максимально возможной, определяющейся скоростью восстановления кормов при снижающемся качестве местообитаний.

Выражаю искреннюю признательность И. В. Лецко за помощь при сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект ННИО_а № 09-04-91331).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б. Д.* Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1251 – 1271.
- Бобрецов А. В., Нейфельд Н. Д., Сокольский С. М., Теплов В. В., Теплова В. П.* Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар : Коми кн. изд-во, 2004. 464 с.
- Бородин М. Н.* О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Тр. Окского гос. заповедника. Вологда : Вологод. кн. изд-во, 1960. Вып. 3. С. 41 – 76.
- Данилов П. И.* Состояние резервата канадского бобра в Карельской АССР и его перспективы // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж : Центр.-Чернозем. кн. изд-во, 1975. Вып. XXI, т. 1. С. 105 – 113.
- Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В.* Речные бобры Европейского севера России. М. : Наука, 2007. 199 с.
- Дворникова Н. П.* Динамика популяций и биоценогическая роль речного бобра на Южном Урале : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.
- Дьяков Ю. В.* Бобры Европейской части Советского Союза. М. : Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Завьялов Н. А., Завьялова Л. Ф.* Околоводные млекопитающие Рдейского заповедника и сопредельных территорий – некоторые первые наблюдения 2002 – 2004 гг. // Тр. Окского гос. природного заповедника. Вып. 24. Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России : материалы науч.-практ. конф. Рязань, 2005. С. 611 – 619.
- Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дзедубадзе Ю. Ю.* Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М. : Наука, 2005. 186 с.

Завьялов Н. А., Лецко И. В. Речной бобр (*Castor fiber* L.) в Рдейском заповеднике и на сопредельных территориях // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического о-ва) : материалы Междунар. совещ. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 157.

Катаев Г. Д., Брагин А. Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 148 – 159.

Милишников А. Н. Популяционно-генетическая структура бобровых сообществ (*Castor fiber* L., 1758) и оценка эффективной репродуктивной величины N_e элементарной популяции // Генетика. 2004. Т. 40, № 7. С. 949 – 960.

Николаев А. Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях : тр. Воронеж. биосферного гос. заповедника. Воронеж : Биомик, 1997. С. 81 – 98.

Синицын М. Г., Русанов А. В. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Геоморфология. 1990. № 1. С. 85 – 91.

Смуров А. В. Новый тип пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1975. Т. LIV, № 2. С. 283 – 289.

Соловьев В. А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л. : Изд-во ЛГУ, 1991. 208 с.

Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар : Коми кн. изд-во, 1960. Вып. VIII. 222 с.

Чеботарев А. И. Гидрологический словарь. Л. : Гидрометеиздат, 1964. 222 с.

Aldous S. E. Beaver food utilization study // J. of Wildlife Management. 1938. Vol. 2, № 4. P. 215 – 222.

Baker B. W., Cade B. S. Predicting biomass of beaver food from willow stem diameters // J. of Range Management. 1995. Vol. 48, № 4. P. 322 – 326.

Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // Proc. of the First Euro-American Beaver Congress / eds. P. Busher, Y. Gorshkov. Kazan : Transaction of Volga-Kama National Nature Zapovednik, 2001. P. 39 – 50.

Fryxell J. M. Forest diversity in relation to central place foraging by beavers // Abstr. of 7th Intern. Theriological Congress. Akapulco, Mexico, 1997. P. 113.

Fryxell J. M. Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers // J. of Animal Ecology. 2001. Vol. 70, № 2. P. 310 – 316.

Gurney W. S., Lawton J. H. The population dynamics of ecosystem engineers // Oikos. 1996. Vol. 76, № 2. P. 273 – 283.

Hall J. G. Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagen Creek, California // Ecology. 1960. Vol. 41, № 3. P. 484 – 494.

Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in south-west Sweden // Lutra. 2003. Vol. 46, № 2. P. 103 – 108.

Hartman G. Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden // Conservation Biology. 1994. Vol. 8, № 3. P. 713 – 717.

Hastings A., Byers J.E., Crooks J.A., Cuddington K., Jones C.G., Lambrinos J.G., Talley T., Wilson W.G. Ecosystem engineering in space and time // Ecology Letters. 2007. № 10. P. 153 – 164.

Howard R., Larson J. S. A stream habitat classification system for beaver // J. of Wildlife Management. 1985. Vol. 49, № 1. P. 19 – 25.

Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. Vol. 69, № 3. P. 373 – 386.

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ КОРМОВОЙ БАЗЫ БОБРОВ

McGinley M. A., Whitham T. G. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*) : a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*) // *Oecologia* (Berlin). 1985. Vol. 66, № 4. P. 558 – 562.

Naiman R. J., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // *Ecology*. 1994. Vol. 74, № 4. P. 905 – 921.

Pollock M. M., Pess G. R., Beechie T. Y. The importance of beaver ponds to coho salmon production in Stillaguamish river basin, Washington, USA // *North American J. of Fishery Management*. 2004. Vol. 24, № 3. P. 749 – 760.

Power M. E., Tilman D., Estes J. A., Menge B. A., Bond W. J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J. C., Lubcenko J., Paine R. Challenges in quest for keystones // *BioScience*. 1996. Vol. 45, № 8. P. 609 – 620.

Remillard M. M., Gruendling G. K., Bogucki D. J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity // *Ecology studies. Landscape heterogeneity and disturbance*. 1987. Vol. 64. P. 104 – 121.

Terwillinger J., Pastor J. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows // *Oikos*. 1999. Vol. 85, № 1. P. 83 – 94.

Woo M. K., Waddington J. M. Effect of beaver dams on subarctic wetland hydrology // *Arctic*. 1990. Vol. 43, № 3. P. 223 – 230.

Wright J. P., Gurney W. S., Jones C. G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers // *Oikos*. 2004. Vol. 105, № 2. P. 336 – 348.

Wright J. P., Jones C. G. The concept of organisms as ecosystem engineers the years on : progress, limitation, and challenges // *BioScience*. 2006. Vol. 56, № 3. P. 203 – 209.

УДК 595.775(471.44)

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ САРАТОВСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ

**Т. В. Князева, А. М. Поршаков, А. А. Кузнецов,
Т. В. Мокроусова, А. Н. Матросов**

Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб»
Россия, 410005, Саратов, Университетская, 46
E-mail: rusrapi@microbe.ru

Поступила в редакцию 02.03.11 г.

Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих саратовского Заволжья. – Князева Т. В., Поршаков А. М., Кузнецов А. А., Мокроусова Т. В., Матросов А. Н. – Установлена современная фауна блох (Siphonaptera) мелких млекопитающих интразональных биотопов саратовского Заволжья. Проанализированы качественные и количественные изменения видового состава эктопаразитов по сравнению с 60 – 70 гг. XX в. Представлены фаунистические группировки мелких млекопитающих и их эктопаразитов по ландшафтно-географическим зонам Заволжья.

Ключевые слова: фауна блох, мелкие млекопитающие, саратовское Заволжье, ландшафтно-географические зоны.

Fleas (Siphonaptera) on small mammals in the Saratov Trans-Volga region. – Knyazeva T. V., Porshakov A. M., Kuznetsov A. A., Mokrousova T. V., and Matrosov A. N. – The modern fauna of fleas (Siphonaptera) on small mammals from intrazonal biotopes in the Saratov Trans-Volga region was identified. Qualitative and quantitative alterations of the ectoparasite specific composition were analyzed in comparison with those registered in the 1960s and 1970s. Faunistic clusters of small mammals and their ectoparasites according to the landscape and geographical zones of the Trans-Volga region are presented.

Key words: flea fauna, small mammals, Saratov Trans-Volga region, landscape and geographical zones.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее десятилетие значительно возросло эпизоотологическое значение территории саратовского Заволжья. Под влиянием биотических и абиотических факторов здесь формируются паразитарные системы, включающие теплокровных животных и кровососущих членистоногих, способные обеспечить функционирование природных очагов опасных инфекционных болезней различной этиологии. Существенную роль при этом играют происходящие изменения ареалов позвоночных и беспозвоночных животных, смена доминирующих видов, рост численности их популяций (Князева и др., 2006, 2010; Опарин и др., 2010). Территория Заволжья остается энзоотичной по туляремии. В южные районы происходит занос возбудителей вирусных инфекций, там выявлена циркуляция арбовирусов лихорадки Западного Нила, Батаи, Инко, Синдбис; на севере зарегистрирован боррелиоз, есть предпосылки распространения по территории клещевого энцефалита (Федорова, 1995; Билько и др., 2007; Кутырев и др., 2007; Турцева и др., 2009). Блохи как ком-

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

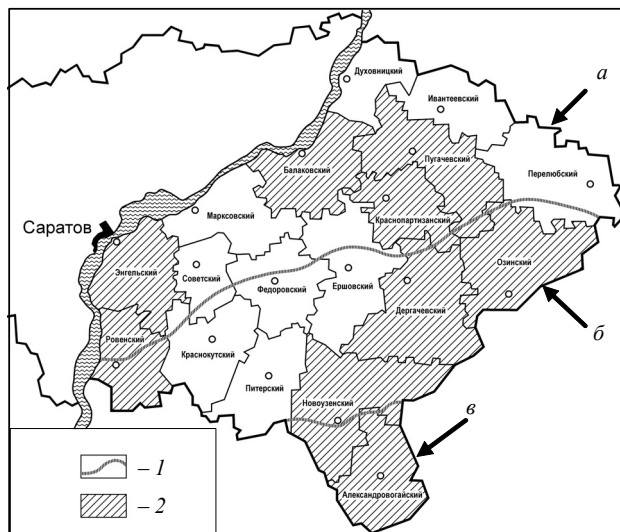
поненты паразитарных систем тесно связаны с мелкими млекопитающими – носителями возбудителей многих природно-очаговых болезней. Выявление современной фауны, пространственного размещения, а также трофических связей блох с различными животными на конкретных участках имеет медицинское и зоогеографическое значение, особенно учитывая тот факт, что сведения о блохах Заволжья не обновлялись более 40 лет (Давидович, 1967).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для настоящего сообщения собран при эпизоотологическом обследовании территории саратовского Заволжья на природно-очаговые инфекции в 1998 – 2009 гг. В ландшафтно-географическом отношении Заволжье представлено степной (с подзонами типичной и сухой степи) и полупустынной зонами (Лазарева и др., 1996). Здесь размещаются 18 административных районов, на территории 9 из которых осуществляли зоологические исследования: Пугачевский, Балаковский, Краснопартизанский, Энгельский, Дергачевский, Озинский, Ровенский, Новоузенский, Александрово-Гайский районы (рисунок).

Животных отлавливали давилками Геро и капканами. Обследовались поймы больших и малых рек, где сбор материала проводился по кромкам пойменных широколиственных лесов,

окраинам лесных опушек, прибрежным зарослям тростника, кустарников, бурьяна. В полупустынной зоне кроме того орудия лова расставляли по берегам прудов, лиманов и каналов Варфаламеевской оросительной системы, а также в скирдах. Здесь же помимо интразональных элементов ландшафта были обследованы поселения малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*) по водоразделу. Работу на большей части территории проводили периодически, в отдельные годы как весной, так и осенью. Лишь в Александрово-Гайском районе, на эпизоотологическом стационаре, расположенном в его южной части, начиная с 2006 г. стали осуществлять регулярные наблюдения весной (конец марта – апрель) и осенью (октябрь – ноябрь).



Границы ландшафтных подзон саратовского Заволжья (1) и районы проведения зоологических наблюдений (2): а – подзона типичной степи, б – подзона сухой степи, в – полупустынная зона

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего во влажных биотопах было добыто 2531 экз. мелких млекопитающих, относительное распределение которых по ландшафтным зонам представлено в табл. 1.

Таблица 1

Распределение мелких млекопитающих по ландшафтным зонам саратовского Заволжья (1998 – 2009 гг.)

Виды животных	Индекс доминирования, %		
	Зона степи с подзонами		Зона полупустыни
	типичная степь	сухая степь	
Малая лесная мышь – <i>Apodemus uralensis</i> Pallas, 1811	70.6	67.3	25.7
Домовая мышь – <i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	3.5	20.6	49.4
Полевая мышь – <i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771	2.3	0.4	0
Желтогорлая мышь – <i>Apodemus flavicollis</i> Melchior, 1834	1.3	0	0
Рыжая полёвка – <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780	10.1	0	0
Обыкновенная полёвка – <i>Microtus arvalis</i> Pallas, 1778	9.3	9.3	7.1
Общественная полёвка – <i>Microtus socialis</i> Pallas, 1773	0	0	12.2
Хомячок Эверсмана – <i>Allocricetulus evermanni</i> Brandt, 1859	0.1	1.8	0
Ондатра – <i>Ondatra zibethicus</i> Linnaeus, 1766	0	0	2.0
Землеройки – <i>Soricidae</i> Fischer, 1814	2.0	0.4	2.6
Прочие	0.8	0.2	1.0

На обследованной территории массовыми и повсеместно распространенными являются 3 вида – малая лесная и домовая мыши, обыкновенная полёвка. Обитание рыжей полёвки в типичной степи ограничено пойменными лесами рек Волга и Б. Иргиз, где она преобладала в уловах. Редкие находки хомячка Эверсмана были приурочены к степной зоне. Общественная полёвка распространена в полупустынной зоне, где ее численность существенно возросла за последние 3 года наблюдений. К прочим животным, отловленным в небольшом числе, отнесены: в типичной степи – мышь-малютка (*Micromys minutus*) и обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*); в сухой степи – мышь-малютка и полёвка-экономка (*Microtus oeconomus*); в полупустынной зоне – водяная полёвка (*Arvicola terrestris*) и степная мышовка (*Sicista subtilis*).

Фауну эктопаразитов отдельных ландшафтно-географических зон во многом определяет качественный и количественный состав населяющих их животных. Современная фауна блох мелких млекопитающих Заволжья по видовому спектру и количественным показателям популяций отличается от той, которая имела место в 70-х гг. XX в. (Давидович, 1967). Существенное влияние на ее формирование в ряду изменений статуса значительной группы млекопитающих (Опарин и др., 2010) оказали расселение и рост численности рыжей и общественной полёвок, малой лесной мыши. Наиболее глубокие изменения произошли на территории полупустынной зоны.

С отловленных мелких млекопитающих было собрано 1454 экз. блох, относящихся к 14 видам, преимущественно их специфические паразиты (табл. 2). Среди случайных паразитов на мелких мышевидных грызунах зарегистрировано 2

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

вида, представляющих специфических паразитов сусликов – *Cit. tesquorum* и *N. setosa*. В паразитарном обмене участвовали общественная полёвка, малая лесная и домовая мыши, хомячок Эверсманны.

Таблица 2

Распределение блох мелких млекопитающих
по ландшафтным зонам саратовского Заволжья (1998 – 2009 гг.)

Виды блох	Индекс доминирования, %		
	Зона степи		Зона полупустыни
	подзона типичной степи	подзона сухой степи	
<i>Nosopsyllus mokrzecky</i> Wagner, 1916	–	3.6	29.6
<i>Ns. consimilis</i> Wagner, 1898	10.6	23.4	+
<i>Citellophilus tesquorum</i> Wagner, 1898	–	14.7	+
<i>Amalaraeus penicilliger</i> Grube, 1852	+	–	–
<i>Megabothris turbidus</i> Rothschild, 1909	30.7	+	–
<i>M. walkeri</i> Rothschild, 1902	+	–	–
<i>Amphipsylla rossica</i> Wagner, 1912	4.6	3.0	36.2
<i>Leptopsylla taschenbergi</i> Wagner, 1898	11.9	27.9	+
<i>Ctenophthalmus breviatus</i> Wagner et Ioff, 1926	+	16.8	+
<i>Ct. golovi</i> Ioff et Tiflov, 1930	+	+	–
<i>Ct. orientalis</i> Wagner, 1898	–	+	+
<i>Ct. secundus</i> Wagner, 1916	–	–	15.9
<i>Ct. wagneri</i> Tiflov, 1927	40.4	9.6	16.5
<i>Neopsylla setosa</i> , Wagner 1898	–	+	–

Примечание. «+» – собраны в единичных экземплярах; «–» – в сборах отсутствуют.

В настоящее время в Заволжье повсеместно встречаются блохи *A. rossica*, *Ct. wagneri*, *Ns. consimilis*, *Ct. breviatus*, *L. taschenbergi*. Распространение других видов ограничено отдельными ландшафтами.

Группа доминирующих видов эктопаразитов в каждом из ландшафтных участков имеет свои особенности. В ней преобладают блохи, принадлежащие массовым представителям группировок животных этих территорий. Наиболее схожи по видовому составу доминирующие группы блох различных участков зоны степей. Ранее (Давидович, 1967) в подзонах типичной и сухой степи из доминирующих видов общими были *Ns. consimilis* (30 и 60% соответственно) и *Ct. wagneri* (37 и 19% соответственно), а в качестве третьего вида значились соответственно *L. taschenbergi* (17%) и *Ct. breviatus* (9%). В настоящее время к перечисленным видам, показатели доминирования которых существенно изменились, прибавилось по одному виду блох, являвшихся ранее малочисленными (см. табл. 2). В подзоне типичной степи доминирующую группу составляют прежние виды: *Ns. consimilis*, *Ct. wagneri*, *L. taschenbergi*, а также *M. turbidus*. В предшествующий период численность *M. turbidus* в степной зоне была повсеместно низкой. Рост доминирования этих блох в фауне типичной степи произошел за счет рыжей полёвки и малой лесной мыши, на которых они преобладали в значительном числе. В подзоне сухой степи этот вид представлен единичными находками. Доминирующую группу в подзоне сухой степи составляют многочисленные и ранее виды *Ns. consimilis*,

Ct. wagneri, *C. breviatus*, а также *L. taschenbergi*, практически единственным прокормителем которого зарегистрирована малая лесная мышь. Из прочих видов обитание *M. walkeri*, как и прежде, ограничено подзоной типичной степи, но в настоящее время вид стал очень редким (единственный экземпляр снят с малой лесной мыши). В прошлом основные сборы этих блох были с водяной полёвки, численность которой в настоящее время очень низкая. Среди новых видов в зоне степей значатся *Am. penicilliger* и *Ct. golovi*. Так, распространение *Am. penicilliger* ранее ограничивалось правобережными районами Саратовской области. Вид впервые был обнаружен на левом берегу Волги в Пугачевском районе на своем основном прокормителе – рыжей полевке. Вслед за хозяином возможно расширение его ареала в южном направлении. Блохи *Ct. golovi* представлены единичными находками с малой лесной и домовый мышей, хомячка Эверсмманна. Вместе с тем в фауне типичной степи в сборах отсутствовали блохи *Nosopsyllus fasciatus* Bosc, 1801, *Amphipsylla schelkovnikovi*, Wagner 1908, *Leptopsylla segnis* Schöncher, 1811, *Paleopsylla sorecis starki* Wagner, 1929, *Hystrichopsylla talpae* Curtis, 1826). В подзоне сухой степи не выявлены первые четыре вида, а также *Citellophilus trispinus* Wagner et Ioff, 1926, *Ctenophthalmus pollex* Wagner et Ioff, 1926, *Leptopsylla bidentata* Kolonati, 1860. Это может быть связано с рядом причин: депрессивным состоянием популяций основных хозяев, которые в наших уловах или отсутствовали, или встречались в единичных экземплярах; большинство из отсутствовавших видов блох характеризовалось в прошлом низкой численностью, находки некоторых из них были единичными, возможно случайными, а также приуроченными к определенной территории; не исключается зависимость от срока сбора полевого материала; следует учитывать также меняющиеся условия обитания паразитов, существенное влияние на распространение которых оказывают степень увлажнённости и земледельческой освоенности территории, уменьшение лесных площадей и другие виды хозяйственной деятельности человека (Назарова, 1981).

Фауна блох мелких млекопитающих полупустынной зоны в количественном отношении осталась прежней. В значительной степени изменился видовой состав эктопаразитов. Из 9 обнаруженных на мелких млекопитающих видов блох 5 указаны впервые: *Ns. consimilis*, *Ct. breviatus*, *L. taschenbergi*, *Ct. orientalis* и *Ns. mokrzeckyi*. Эти виды, за исключением *Ns. mokrzeckyi*, были представлены в сборах единичными экземплярами. В то же время не удалось обнаружить 5 видов, на распространение которых в этой зоне указывала В. Ф. Давидович (1967). Так, из многочисленных ранее видов – *A. rossica* (39%), *Amphipsylla prima* Wagner, 1929 (23%) и *Leptopsylla segnis* Schöncher, 1811 (22%), последние два в настоящее время не встречались. Степная пеструшка, с которой было собрано наибольшее число этих эктопаразитов, сейчас характеризуется чрезвычайно низкой численностью и в уловах отсутствует. В современных условиях в число доминирующих видов, наряду с *A. rossica*, вошли *Ct. wagneri* и *Ct. secundus*, которые ранее были обычными, но немногочисленными видами, а также *Ns. mokrzeckyi*. Как показали наблюдения, численность последних двух видов подвержена резким колебаниям. Блохи *Ns. mokrzeckyi* в степной зоне по-прежнему встречаются редко. Возрастание их роли в фауне эктопаразитов полупустынной зоны связано с увеличением значения

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

домовой мыши в многовидовых сообществах грызунов этой территории. Блохи преобладали в общем сборе с домовой (90.9%) и малой лесной (52.3%) мышью, в единичных экземплярах встречались на общественной и обыкновенной полёвках, а также на бурозубке обыкновенной (*Sorex araneus*). Распространение блох *Ct. secundus* ограничено полупустынной зоной. Здесь, как и ранее, основные сборы блох приурочены к южной части Александрово-Гайского района, где имеются поселения общественной полёвки. Подъём численности *Ct. secundus* обусловлен ростом численности общественной полёвки, начавшимся осенью 2007 г. За последующие два года число этих блох в общих сборах с мелких млекопитающих возросло от единичных находок в предшествующие сезоны обследования до доминирующих значений. Блохи преимущественно встречались на своем основном хозяине, средний индекс обилия на котором составил 1.2. В редких случаях они отмечались на обыкновенной полёвке и домовой мыши. В период депрессии численности основного хозяина прокормителями выступали малая лесная мышь и водяная полёвка (Давидович, 1967). Не удалось обнаружить малочисленные в прошлом виды *M. turbidus*, *Ct. pollex* и *H. talpae*.

Среди мелких млекопитающих, живущих в одних и тех же или сходных биотопических условиях, наблюдается широкий обмен паразитами, особенно выраженный у доминирующих видов. Из 14 видов блох на малой лесной мыши обнаружены 11, на общественной полёвке и домовой мыши – по 9 видов. Тем не менее, численно преобладают специфические для данного животного или группы животных паразиты. Наибольшим числом связей с различными видами млекопитающих отличаются блохи *Ct. wagneri*. Индексы обилия этого вида на различных животных составляют 0.1 – 0.5, на основном хозяине (водяной полёвке) – на порядок выше. На втором месте по числу связей с животными находится *A. rossica*. Индексы обилия блох, кроме специфических прокормителей (серых полёвок), выше на землеройках, чем на остальных животных. В прокормлении 90 – 98% блох *Ns. consimilis*, *L. taschenbergi* и *Ns. mokrzecky* участвуют 1 – 2 вида животных (малая лесная мышь и обыкновенная полёвка или домовая мышь). На животных, характеризующихся низкой численностью и представленных в отловах малым числом особей, по одному виду специфических паразитов встречено на полёвке-экономке и водяной полёвке; на хомьях паразитировали блохи степных грызунов. На землеройках, которые отлавливались повсеместно, также обитали специфические паразиты грызунов и отсутствовали присущие им *P. sorecis*. Блохи не обнаружены на мышималютке и степной мышовке.

Учеты блох на малом суслике (отлов-

Таблица 3
Видовой состав блох малого суслика
(Александрово-Гайский район, 2001, 2007 гг.)

Виды блох	Собрано блох	
	Малый суслик	Гнездо
<i>Citellophilus tesquorum</i> Wagner, 1898	40	–
<i>Neopsylla setosa</i> Wagner, 1898	29	13
<i>Frontopsylla semura</i> Wagner et Ioff, 1926	6	–
<i>Oropsylla ilovaiskii</i> Wagner et Ioff, 1926	6	45
<i>Ctenophthalmus breviatus</i> Wagner et Ioff, 1926	4	–
<i>Ct. wagneri</i> Tiflov, 1927	1	–
<i>Mesopsylla tuschkan</i> Wagner et Ioff, 1926	1	–
<i>Ophthalopsylla volgensis</i> Wagner et Ioff, 1926	1	–
Всего	88	58

лено 42 зверька, с них собрано 88 блох), а также в его гнездах (из 10 раскопанных гнезд собрано 58 блох) позволили уточнить фауну этого грызуна в полупустыне Заволжья (табл. 3). Ее основу составляют 5 видов специфических паразитов. Распределение массовых видов блох между хозяином и его гнездом обычное, характерное для летнего периода. В качестве случайных паразитов на сусликах зарегистрировано 3 вида. Относительно распространения двух из них – *M. tuschkan* и *Opht. volgensis* – в Саратовской области до сих пор не было исчерпывающих сведений. Включение их в фауну блох данного ландшафта подкрепляется находками на основных хозяевах – тушканчиках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование современной фауны блох мелких млекопитающих саратовского Заволжья происходило вслед за изменением териофауны, под влиянием естественных природных процессов и антропогенного воздействия. В настоящее время, по сравнению с 60 – 70 гг. XX в., список блох подзоны типичной степи пополнили 2 вида: один из них (*Am. penicilliger*) обнаружен за пределами своего ареала, куда проник вслед за основным хозяином – рыжей полёвкой; другой (*Ct. golovi*) – вообще редко встречающийся вне своих основных мест обитания вид. Ранее он регистрировался в окрестностях г. Саратова (Иофф, Тифлов, 1954), Волжско-Камском крае (Назарова, 1981). В полупустынной зоне обнаружено 5 видов, не отмеченных здесь ранее, но распространенных на территории соседней степной зоны. В ранг доминирующих перешли 5 видов, ранее малочисленных в Заволжье. Таким образом, в фауне блох подзоны типичной степи приобретают значение блохи лесных и луговых видов грызунов, а в фауне блох полупустынной зоны заметней становится роль блох лесных и луговых видов грызунов, с одной стороны, с другой, – степных и лугостепных комплексов. Общей закономерностью, по-прежнему, является сокращение в направлении с севера на юг числа представителей лесных и луговых сообществ и их количества среди доминирующих видов. Наряду с интразональными биотопами большой интерес представляет выяснение фауны блох зональных степных и полупустынных комплексов, где также выявляются новые виды эктопаразитов.

Изучение зоогеографических аспектов фауны блох региона имеет теоретическое и практическое значение. Наблюдение за динамикой видового состава, численностью и характером распределения блох – потенциальных переносчиков ряда трансмиссивных природно-очаговых болезней – является важным элементом комплексного эпидемиологического надзора на территории Саратовской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Билько Е. А., Щербакова С. А., Красовская Т. Ю., Кутырев И. В., Шарова И. Н., Найденова Е. В. Результаты лабораторных исследований по выявлению антигенов арбовирусов из полевого материала, собранного в Александрово-Гайском районе в 2006 – 2007 гг. // Международные медико-санитарные правила и реализация глобальной стратегии борьбы с инфекционными болезнями в государствах-участниках СНГ : материалы VIII межгосударств. науч.-практ. конф. государств-участников СНГ / под ред. чл.-кор. В. В. Кутырева. Саратов : Приволж. изд-во, 2007. С. 20 – 22.

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Давидович В. Ф. О фауне блох мелких млекопитающих Саратовской области // Тр. врачей дорожной клинической больницы Приволжской ЖД. Саратов, 1967. С. 479 – 481.

Иофф И. Г., Тифлов В. Е. Определитель Афаниптера (Suctoria – Arhaniptera) Юго-Востока СССР. Ставрополь : Ставроп. кн. изд-во, 1954. 201 с.

Князева Т. В., Мокроусова Т. В., Толоконникова С. И., Тарасов М. А., Чекашов В. Н., Шилов М. М. Новые данные о видовом составе блох (Siphonaptera) мелких млекопитающих Саратовской области // Материалы I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2006. С. 96 – 99.

Князева Т. В., Чекашов В. Н., Поршаков А. М., Мокроусова Т. В., Матросов А. Н., Шилов М. М., Яковлев С. А., Кузнецов А. А., Толоконникова С. И., Шарова И. Н., Красовская Т. Ю. Распространение и численность иксодовых клещей и блох – переносчиков инфекционных болезней в полупустынной зоне Саратовского Заволжья // Проблемы особо опасных инфекций. 2010. Вып. 4. С. 9 – 12.

Кутырев И. В., Тарасов М. А., Шилов М. М., Попов Н. В. Эпидемиологические последствия трансформации биоценологических комплексов Саратовского Заволжья под влиянием антропогенных и климатических факторов в начале XXI столетия // Международные медико-санитарные правила и реализация глобальной стратегии борьбы с инфекционными болезнями в государствах-участниках СНГ : материалы VIII межгосударств. науч.-практ. конф. государств-участников СНГ / под ред. чл.-кор. В. В. Кутырева. Саратов : Приволж. изд-во, 2007. С. 71 – 73.

Лазарева Л. В., Пичугина Н. В., Пролеткин И. В. Ландшафты // Эколого-ресурсный атлас Саратовской области / Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов Саратовской области. Саратов, 1996. 20 с.

Назарова И. В. Блохи Волжско-Камского края. М. : Наука, 1981. 168 с.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Матросов А. Н., Кузнецов А. А. Динамика фауны млекопитающих степей Волго-Уральского междуречья за последнее столетие // Поволж. экол. журн. 2010. № 1. С. 71 – 85.

Турцева М. А., Крессова У. А., Матросов А. Н., Чекашов В. Н., Поршаков А. М., Яковлев С. А., Шарова И. Н., Красовская Т. Ю., Кузнецов А. А., Князева Т. В., Мокроусова Т. В., Щербакowa С. А., Котоманова В. Г., Сантылова О. А. Новые данные о распространении иксодовых клещей и переносимых ими возбудителей природно-очаговых инфекций в Саратовской области // Проблемы особо опасных инфекций. 2009. Вып. 4. С. 40 – 44.

Федорова З. П. Туляремия в Саратовской области : автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов, 1995. 26 с.

УДК 630*232:[631.45+581.526.6](470.47)

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РЕЗУЛЬТАТЕ ЛЕСОРАЗВЕДЕНИЯ В ОПУСТЫНЕННЫХ СТЕПЯХ

Н. М. Новикова¹, А. Ф. Новикова², М. В. Конюшкова²

¹ *Институт водных проблем РАН
Россия, 119333, Москва, Губкина, д. 3
E-mail: nmnovikova@gmail.com*

² *Почвенный институт им. В. В. Докучаева РАСХН
Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер. 7, стр. 2
E-mail: mkon@inbox.ru*

Поступила в редакцию 08.04.11 г.

Антропогенная трансформация почв и растительности в результате лесоразведения в опустыненных степях. – Новикова Н. М., Новикова А. Ф., Конюшкова М. В. – Сопоставляются характеристики растительности и почв солонцового комплекса на участках с выпадом древесных пород в государственной лесополосе Волгоград – Элиста – Черкесск целинного участка (до фитомелиорации) и в настоящее время (2006 – 2008 гг.). Показано, что в растительности и почвах произошли глубокие изменения. На месте выпавших древесных культур на агроземах солонцовых сформировались травяные растительные сообщества, близкие по составу к природным. Под лесонасаждениями сформировались антропогенно-измененные почвы, не имеющие аналога в природе. Исходные сильно засоленные солончаковые многонариевые корковые и мелкие солонцы хлоридно-сульфатного и сульфатно-хлоридного химизма трансформировались в агроземы солонцовые солончаковатые и глубокозасоленные слабой степени засоления, содово-сульфатного химизма или с повышенной щелочностью в средней части почвенного профиля с рассолонцованным пахотным слоем.

Ключевые слова: агролесомелиорация, растительные сообщества, видовое богатство, надземная фитомасса, засоленность почв, Ергени, Калмыкия.

Anthropogenic transformation of soils and vegetation as a result of afforestation in deserted steppes. – Novikova N. M., Novikova A. F., and Konyushkova M. V. – The modern state of vegetation and soils of a saline soil complex at sites with tree failures in the «Volgograd – Elista – Cherkessk» state forest belt is compared with the data obtained before the afforestation (1950 vs. 2006 – 2008). The vegetation and soils are shown to have considerably changed. At the sites with tree failures on saline agrosols, grassy plant communities similar to natural ones have appeared. Under the artificial forests, antropogenically-modified soils have formed, completely dissimilar to those which they have originated from. The initial strongly saline soils with chloride-sulfate salinity have been transformed into slightly saline agrosols with sodium-sulfate salinity, with an increased alkalinity in the middle part of the soil profile, and with a completely dealkalinized arable layer.

Key words: agricultural amelioration, plant communities, species richness, overground phytomass, salinity of soils, Ergeny, Kalmykia.

ВВЕДЕНИЕ

Возвышенность Ергени – крайний форпост степи на юге европейской части России. На Ергенях располагаются наиболее плодородные и высокопроизводительные земли Республики Калмыкия. Вопрос об их рациональном и устойчивом использовании давно рассматривается не только в плане ограничения прямых на-

грузок при выпасе, но и в связи с проведением мелиоративных мероприятий, позволяющих в условиях дефицита влаги и засоления почв повышать их продукционный потенциал и расширять спектр видов землепользования. Крайне важным для устойчивого развития региона является существование лесных насаждений и лесополос. Функции, выполняемые лесными насаждениями в степной зоне, крайне разнообразны. Они улучшают микроклимат, защищают почвы от водной эрозии и дефляции, создают условия для повышения видового богатства и численности растений, зверей и птиц и их миграций. Лесоразведение рассматривается как один из основных способов борьбы с опустыниванием (Национальная программа..., 1995). Лесоразведение на Ергенях имеет длительную историю (Высоцкий, 1915; Никитин, 1972). В XVIII в. площадь древесных насаждений здесь составляла около 1.3 тыс. га. Они были приурочены к лощинам, балкам, долинам рек, т.е. территориям, получающим дополнительное увлажнение водами поверхностного стока. Наиболее крупные площади лесных культур были созданы в 1949 – 1952 гг. после известного правительственного постановления 1948 г. По трассе государственной лесной полосы Волгоград – Элиста – Черкесск было засажено около 20 тыс. га. Сохранившиеся на данный момент лесопосадки выполняют полезную, пастбище-защитную, рекреационную, лесохозяйственную, мелиоративную функции (Высоцкий, 1915; Зайцев, 1961; Бакташева, Дорджиева, 2009; Новикова А. Ф. и др., 2009). Изменения, происходящие в ландшафтах в результате лесоразведения, сохраняются в течение длительного периода даже после прекращения существования лесных насаждений. В данной работе были оценены почвы и растительность на участках выпадов древесных пород в государственной лесополосе Волгоград – Элиста – Черкесск на первом опытном участке Аршань-Зельменского стационара РАН.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первый опытный участок Аршань-Зельменского стационара расположен на севере Ергеней на высотных отметках 132 – 144 м н.у.м. (47.57° с.ш., 44.26 – 44.29° в.д.). Ергени – пологонаклонная равнина, осложненная мезо-, микрорельефом и балочной сетью. Годовая сумма осадков здесь составляет 300 мм, но испаряемость выше примерно в 3.5 раза. Грунтовые воды располагаются на глубине более 10 м, недоступны растениям и в почвообразовательном процессе не участвуют. Эта территория относится к подзоне опустыненных степей и светло-каштановых почв. Почвообразующие породы – четвертичные засоленные лессовидные суглинки (Зайцев, Зворыкина, 1955). Дефицит влаги, засоленность и солонцеватость почв – экологические факторы, лимитирующие развитие растительности. Для почв и растительности характерна комплексность, обусловленная особенностью перераспределения влаги микрорельефом. В научной литературе этот комплекс принято называть «солонцовым» (Высоцкий, 1915), так как положительные элементы микрорельефа в естественных условиях заняты преимущественно сообществами черной полыни (*Artemisia pauciflora*) и прутняка (*Kochia prostrata*) на солонцах, а микропонижения со светлокаштановыми почвами – сообществами злаков и разнотравья с участием ковылей Лессинга, волосатика, сарептского (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*,

S. sareptana), типчака (*Festuca valesiaca*), тонконога изящного (*Koeleria cristata*) и ромашника (*Tanacetum achilleifolium*).

Опытный участок имеет общую площадь около 114 га (рис. 1). На нем в направлении с севера на юг располагаются 4 лесополосы длиной 1 км, шириной по 60 м каждая, отстоящие друг от друга на расстоянии 300 м. Лесонасаждения создавались как полезащитные (Антипов-Каратаев и др., 1951), поэтому промежутки между лесополосами заняты пашней. Лесопосадка была организована по специально разработанной технологии с агротехническими приемами, направленными на улучшение водно-физических свойств почв: увеличение глубины промачивания

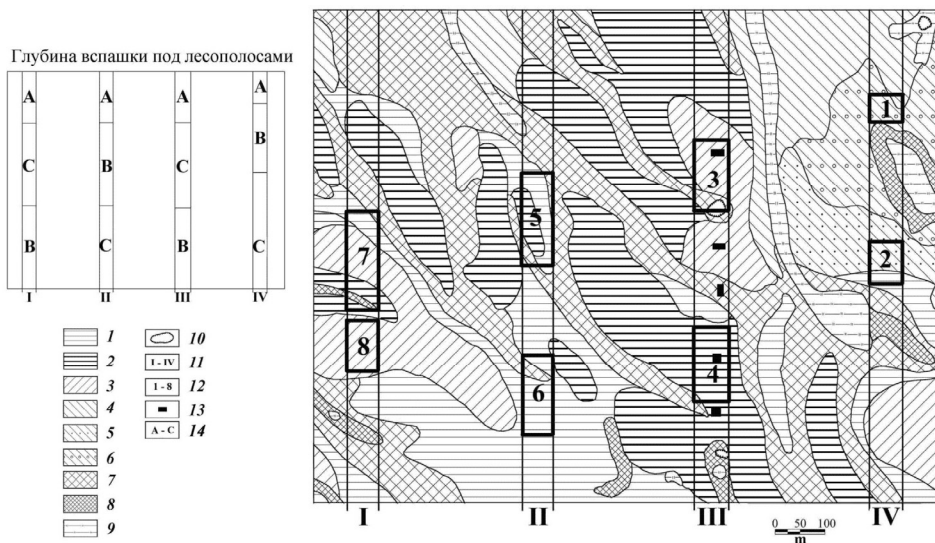


Рис. 1. Почвенная карта первого опытного участка Аршань-Зельменского стационара (северо-восточные Ергени, Калмыкия). Составлена Н. М. Зайцевым в 1950 – 1951 гг. (Зайцев, Зворыкина, 1955). 1 – 6 – комплексный почвенный покров: 1 – в комплексе преобладают светло-каштановые почвы, солонцы составляют 20 – 30% от площади комплекса; 2 – в комплексе преобладают светло-каштановые почвы, солонцы составляют 30 – 50%; 3 – в комплексе преобладают солонцы, занимают 50 – 70%; 4 – в комплексе преобладают солонцы среднестолбчатые*, занимают 70 – 80%; 5 – в комплексе преобладают солонцы глубокостолбчатые*, занимают 70 – 80%; 6 – в комплексе преобладают солонцы корковостолбчатые*, занимают 70 – 80%; 7 – 10 – некомплексный почвенный покров: 7 – светло-каштановые и светло-каштановые среднесолонцеватые почвы; 8 – светло-каштановые выщелоченные почвы; 9 – лугово-каштановые почвы; 10 – темноцветные и лиманные почвы; 11 – номера лесных полос; 12 – номера ключевых участков, на которых выполнено почвенное и геоботаническое картографирование в масштабе 1:500; 13 – динамические площадки (пояснения в тексте); 14 – глубина вспашки: А – 25 – 27 см; В – 45 см; С – 55 см. *Согласно классификации солонцов 1950-х гг. (Иванова, 1949), к корковостолбчатым относили солонцы с мощностью надсолонцового горизонта 0 – 6 см, к среднестолбчатым – 6 – 12 см, к глубокостолбчатым – 12 – 18 см

и влагосодержания, вымывание солей и разрушение солонцового горизонта. Работы на участке начались в 1950 г. На первом этапе была проведена плантажная и обычная распашка целины на разную глубину (27, 45, 55 см) и для пополнения запасов влаги почва оставлена на два года под паром, для снегозадержания созданы кулисы из растений и проведено бороздование межкулисных пространств. Это позволило накопить в почве от 400 до 600 мм влаги (Краевой и др., 1959). Весной 1952 г. был произведен посев желудей дуба и посадки семян еще 23 видов деревьев и кустарников. Основные древесные породы: дуб черешчатый (*Quercus robur*), вяз гладкий и мелколистный (*Ulmus laevis*, *U. pumila*), лох узколистный и серебристый (*Elaeagnus angustifolia*, *E. argentea*); кустарники: жимолость татарская (*Lonicera tatarica*), смородина золотая (*Ribes aureum*), шиповник (*Rosa canina*). В течение первых пяти лет проводился машинный и ручной уход за посадками, включавший 4 – 5-кратное рыхление междурядий и прополку в рядах, бороздование на зиму, ежегодную распашку на глубину 23 – 27 см и пополнение выпавших растений.

Наблюдения за изменением почв и растительности были организованы с самого начала эксперимента. В 1950 г. по целине было проведено почвенное картографирование всего участка в масштабе 1:2000, а на каждой из будущих четырёх лесополос организованы по 2 ключевых участка (в общей сложности – 8), на которых проведены почвенная и геоботаническая съемка в масштабе 1: 500 (см. рис. 1). На динамических площадках изучалось изменение свойств почв: гумусированности, засоленности, солонцеватости – в процессе лесомелиорации. Благодаря тому, что результаты этих работ, в том числе карты и легенды к ним, опубликованы в трудах Института леса (Антипов-Каратаев и др., 1951; Зайцев, Зворыкина, 1955; Поляков, Антипов-Каратаев, 1955), была создана научная основа для ведения мониторинга за развитием процессов трансформации растительности и почв в организованном широкомасштабном натурном эксперименте по лесомелиорации.

Наблюдения, проведенные за ходом эксперимента в течение первых 6 лет (Краевой и др., 1959; Зайцев, 1961; Никитин, 1972), показали, что рассоление и рассолонцевание засоленных солонцов наиболее эффективно проходит при глубине плантажной вспашки 55 см, длительном паровании (1 – 2 года), ежегодном рыхлении в течение 6 – 7 лет (пока не сомкнулись кроны) широких (3 – 4 м) междурядий. При этом промачивание и существенное уменьшение содержания легкорастворимых солей происходит на глубину 1.0 – 1.4 м, в отличие от 20 – 25 см при обычной вспашке без ухода. Разработанный на Аршань-Зельменском стационаре комплекс мероприятий способствовал накоплению продуктивной влаги в слое 0–200 см и уменьшению содержания легко растворимых солей в солонцах в верхних 1 – 1.4 м в первые 6 лет (Зайцев, 1961). При этом полного рассоления почвенного профиля не произошло. Рассолонцевание пахотного слоя проходило очень медленно. Незначительное уменьшение содержания обменного натрия отмечается только на пятый-шестой год жизни лесных культур (Зайцев, 1961).

Опыт показал, что специально разработанная и примененная агротехника дает наилучшие результаты при выращивании лесных насаждений в условиях Ергеней. Тем не менее, исходные свойства почв продолжают сказываться, несмотря на ак-

тивную агротехнологию. Древесные породы на мелиорированных солонцах по сравнению со светло-каштановыми почвами отставали в росте на 50 – 120 см; со временем происходил их выпад.

В 1970-х гг. наблюдения за ходом эксперимента были прекращены, и только в 2005 – 2008 гг. все ключевые участки были вновь обследованы. На выпадах древесных пород были заложены почвенные разрезы на глубину до трёх метров, и вблизи них сделаны стандартные геоботанические описания. Для сопоставления характеристик состояния целинных почв в 1950 г. и в настоящее время, а также сопоставления с мелиорированными почвами, на целинном участке вне зоны воздействия лесополос были заложены на микроповышении и в микропонижении почвенные разрезы и сделаны геоботанические описания. Географические координаты всех разрезов и геоботанических площадок зафиксированы с помощью GPS. Полученные результаты сопоставлялись с данными 1950-х годов.

При рассмотрении растительности обращалось внимание на основные характеристики структурно-функциональной организации сообществ (Новикова Н. М. и др., 2004): надземную фитомассу травяного покрова, вклад основных хозяйственных групп (злаки, бобовые, разнотравье), изменение общего проективного покрытия сообщества, видового состава, количество видов на геоботанической площадке, представленность жизненных форм. С помощью кластерного анализа по индексу Жаккара с использованием компьютерной программы ECOL (Jongman et al., 1987) проведен анализ и оценено сходство современного видового состава растительных сообществ на территориях с выпадом древесных видов на ключевых участках. Кроме того, в ходе проведенных исследований 2005 и 2008 гг. создана современная электронная база данных, характеризующая состояние растительности и почв, которая может быть использована для проведения мониторинга в дальнейшем.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение в почвах солонцового комплекса. Анализ картографических материалов 1950-х гг. (см. рис. 1) показывает, что почвенный покров опытного участка в основном представлен комплексами светло-каштановых почв с автоморфными солонцами, причем последние преобладают в почвенном покрове 1-го и 2-го ключей (доля солонцов составляет 70 – 80% от площади комплекса), 3-, 7- и 8-го ключей (50 – 70%). На 4-, 5- и 6-м ключевых участках в почвенном комплексе преобладали светло-каштановые почвы, солонцы занимали 20 – 50% площади.

Исследования 2005 – 2008 гг. показали, что за постмелиоративный период произошли значительные изменения в морфологическом облике и химических свойствах солонцов под лесонасаждениями. Верхняя часть профиля бывших солонцов, которая была подвержена распашке, в настоящее время представлена пахотным (равномерно перемешанным) горизонтом 0 – 25 см и турбированным горизонтом, в котором четко выделяются фрагменты бывших надсолонцового, солонцового и подсолонцового горизонтов, залегающим на глубинах 25 – 40(60) см. Сформировались почвы, которые, согласно «Классификации и диагностике почв России» (2004), относятся к агрозёмам солонцовым светлым.

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Опыт был заложен на солонцовых комплексах, в которых сильнозасоленные корковые и мелкие солончаковые многонариевые солонцы сульфатно-хлоридного и хлоридно-сульфатного химизма составляли от 50% и выше от площади комплекса. Солонцы не содержат легкорастворимых солей только в надсолонцовом горизонте, мощность которого составляет в среднем 5 – 10 см. Глубже 5 – 10 см наблюдается слабое (0.1 – 0.2% солей), а начиная с 20 см сильное (0.5 – 0.8% солей) хлоридно-натриевое засоление. Начиная с 50 – 60 см засоление становится очень сильным (0.9 – 1% солей) сульфатно-хлоридным, со 110 см очень сильным (1 – 1.5% солей) хлоридно-сульфатным. Сравнение данных по засолению целинных солонцов за 1950 г. (Зайцев, Зворыкина, 1955; Поляков, Антипов-Каратаев, 1955) и 2006 г. (наши данные) показало, что засоленность в целом сохранилась на прежнем уровне (рис. 2). Единственно, можно отметить более глубокую границу появления сульфатов и слабую тенденцию увеличения содержания хлоридов глубже 40 см в солонцах, изученных в 2006 г.

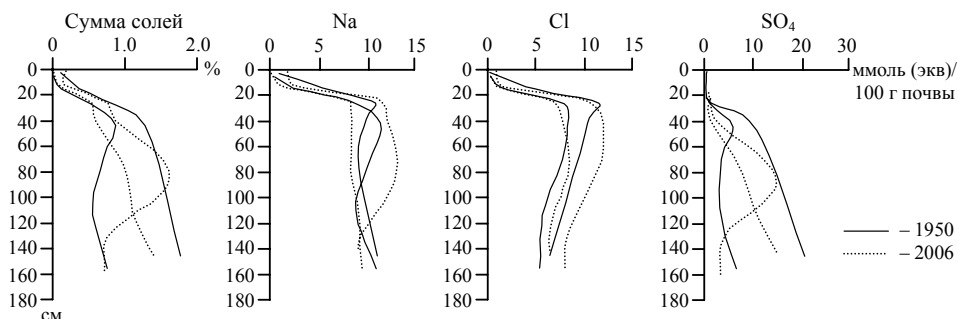


Рис. 2. Засоленность целинных солонцов по данным 1950 г. (Зайцев, Зворыкина, 1955; Поляков, Антипов-Каратаев, 1955) и 2006 гг. (наши данные). На каждый год приведены данные по двум разрезам

За 50-летний постмелиоративный период произошло рассоление почв до глубины 90 см (рис. 3, а), при этом хлориды вынесены до глубины 250 – 300 см. Произошло полное рассолонцевание пахотного и турбированного горизонтов (рис. 3, б).

На глубине 80 – 160 см произошло образование гипсового горизонта, который в целинных почвах отсутствовал или характеризовался значительно меньшим содержанием гипса (рис. 4). Образование гипса мы связываем с реакцией взаимодействия сульфата натрия с карбонатами кальция. О том, что карбонат кальция в условиях дополнительного увлажнения участвует в данной реакции, может свидетельствовать уменьшение его содержания в 2 – 2.5 раза по профилю почв.

Произошло ощелачивание средней и нижней части почвенного профиля (в слое 20(40) – 80(100) см) в результате образования соды по реакции Гедройца (за счет взаимодействия натрия ППК и карбоната кальция).

Изменениям подверглись и светло-каштановые почвы. В верхней части бывших светло-каштановых почв также выделяются пахотный (0 – 25 см), хорошо перемешанный, и турбированный (25 – 40(60) см) горизонты. Эти почвы, согласно

«Классификации и диагностике почв России» (2004), относится к агрозёмам текстурно-карбонатным преимущественно типичным, реже солонцеватым. Верхняя граница засоления опустилась глубже 2 м.

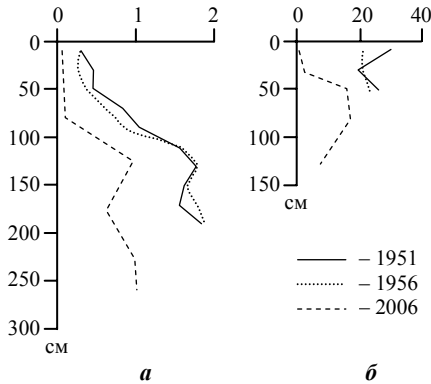


Рис. 3. Динамика содержания солей (а) и обменного натрия (б) в агрозёмах солонцовых за период 1951 – 2006 гг.

Анализ легенд к картографическим материалам позволил составить списки растительных сообществ, приуроченных к тем или иным типам почв (табл. 1) и на их основе представить экологический диапазон произрастания доминирующих

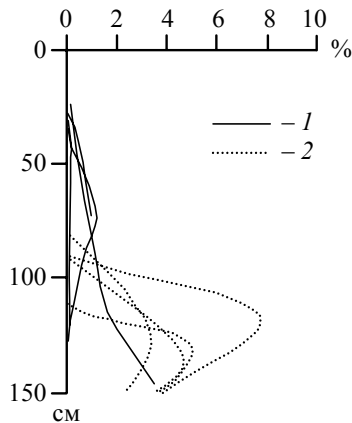


Рис. 4. Изменение содержания гипса за счет лесомелиорации: 1 – целинные солонцы (1950 и 2006 гг.), 2 – агрозёмы солонцовые светлые (2006 г.)

распространении к крайним неблагоприятным условиям по увлажнению – средне-столбчатым и корковым солонцам, которых избегают другие виды. Прутняк

Таким образом, под лесонасаждениями сформировались антропогенно измененные почвы, не имеющие аналога в природе. На месте целинных солонцов сформировались агрозёмы солонцовые слабосолонцеватые и глубокозасоленные слабой степени засоления, содово-сульфатного химизма или с повышенной щелочностью в средней части почвенного профиля с рассолонцованным пахотным слоем. На месте целинных светло-каштановых почв сформировались агрозёмы текстурно-карбонатные потенциально засоленные (глубина залегания солей более 2 м).

Изменение в растительности на выпасах лесополос на мелиорированных почвах

видов в целинных условиях (табл. 2). Так, типчак (*Festuca valesiaca*), обладающий высокой соле- и засухоустойчивостью, распространен на почвах в широком экологическом диапазоне (см. табл. 2): от промытых от солей и хорошо увлажненных лугово-каштановых вплоть до корковых солонцов, где типчаку на смену приходят полынь чёрная и камфоросма марсельская (*Camphorosma monspeliacum*). Близкий экологический диапазон имеет острец (*Leymus ramosus*), распространенный на всех типах почв, кроме лугово-каштановых. В очень узком экологическом диапазоне условий произрастают пырей ползучий (*Elytrigia repens*), приуроченный только к лугово-каштановым почвам, ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana*), распространенный только на светло-каштановых почвах, житняк пустынный (*Agropyron desertorum*), встречающийся только на светло-каштановых солонцеватых почвах и глубокостолбчатых солонцах. Полынь чёрная и камфоросма приурочены в своем

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

(*Kochia prostrata*) имеет более широкий экологический диапазон, встречается также только на солонцах, но не только корковых, и на глубокостолбчатых.

Таблица 1

Почвы и приуроченные к ним растительные сообщества на ключевых участках
в 1950-е гг.

Почвы и растительные сообщества	Ключевые участки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Лугово-каштановая почва								
пырей ползучий + разнотравье	+	-	-	-	-	-	-	-
типчак+пырей ползучий + разнотравье	+	-	-	-	-	-	-	-
типчак + пырей ползучий + ковыль волосатик + разнотравье	-	-	+	-	-	-	-	-
типчак + тонконог изящный + лапчатка двувильчатая	-	-	+	-	-	-	-	-
Светло-каштановая почва								
типчак + ковыль Лессинга + ковыль волосатик	-	-	-	-	-	-	-	-
типчак + келерия сизая + (ромашник)	+	-	+	-	+	-	-	-
типчак + ромашник + ковыль волосатик	-	-	-	-	-	-	+	-
типчак + ромашник + (ковыль Лессинга)	+	+	+	+	+	+	+	+
типчак + ромашник	+	+	+	+	+	+	+	+
острец + мятлик луковичный + ромашник	+	-	-	-	-	-	-	-
Светло-каштановая солонцеватая почва								
типчак + ромашник + житняка пустынный;	+	-	+	+	-	-	-	+
типчак + ромашник + (острец + полынь белая)	-	+	-	-	-	-	-	-
ромашник + типчак	-	-	-	+	-	-	-	-
острец + типчак + ромашник;	-	+	+	-	-	-	-	-
Глубокостолбчатые солонцы								
типчак + ромашник + острец;	-	+	+	-	-	+	+	-
типчак + ромашник + (острец + прутняк);	-	+	+	-	-	-	-	-
ромашник + типчак + (прутняк)	+	+	-	-	+	+	+	+
типчак + ромашник+прутняк + полынь белая + острец	+	+	-	-	-	-	-	-
житняка пустынный + ромашник + прутняк;	-	-	+	+	-	-	-	-
Среднестолбчатые солонцы								
ромашник + прутняк + (типчак);	+	+	+	+	+	+	+	+
острец + ромашник + прутняк;	+	-	+	+	-	+	+	+
типчак + полынь белая + камфоросма + (острец)	+	+	-	-	-	-	+	-
ромашник + прутняк + полынь белая + (типчак)	-	+	-	-	-	-	-	-
ромашник + прутняк + полынь белая	-	-	+	-	-	-	-	-
острец + прутняк + типчак	-	-	+	-	-	-	-	-
прутняк + ромашник + острец + (полынь чёрная)	-	-	-	+	-	-	+	+
Корково-столбчатые солонцы								
прутняк + полынь чёрная;	+	+	-	-	-	-	+	-
полынь чёрная + камфоросма	+	-	+	-	+	-	-	-
полынь чёрная + прутняк + острец	-	+	-	+	-	-	+	-
полынь чёрная + прутняк	-	-	+	-	-	-	-	-

Экологический диапазон вида определяет и распространение образованных им сообществ, частоту их встречаемости на территории в условиях комплексности. Поэтому практически на всех ключевых участках в 1950-х гг. были встречены сообщества типчака, ромашника, остреца – видов, имеющих широкую экологическую амплитуду и адаптированных к засоленным и солонцовым почвам (см. табл. 1).

В исследованиях, проведённых в 1950-х гг. (Никитин, 1972; Краевой и др., 1959), отмечалось, что уже в первые годы создания лесополос на солонцах начались выпадения дуба, клёна (*Acer negundo*), ясеня (*Fraxinus* sp.), яблони лесной (*Malus sylvestris*), а на десятом году – и вяза мелколистного.

Таблица 2

Экологический диапазон доминирующих видов

Вид	Почва					
	Кл	К1	К1сн	СН3	СН2	СН1
<i>Festuca valesiaca</i>						
<i>Elytrigia repens</i>						
<i>Koeleria cristata</i>						
<i>Stipa capillata</i>						
<i>Stipa lessingiana</i>						
<i>Leymus ramosus</i>						
<i>Tanacetum achilleifolium</i>						
<i>Artemisia lerchiana</i>						
<i>Agropyron desertorum</i>						
<i>Kochia prostrata</i>						
<i>Camphorosma monspeliacum</i>						
<i>Artemisia pauciflora</i>						

Примечание. Кл – лугово-каштановая; К1 – светло-каштановая; К1сн – светло-каштановая солонцеватая; СН3 – солонец глубокостолбчатый; СН2 – солонец среднестолбчатый; СН1 – солонец корковостолбчатый. Критерии разделения солонцов см. рис. 1.

Подсадка новых видов показала, что наиболее солеустойчивыми видами являются смородина золотистая, тамарикс пятиязычный (*Tamarix pentandra*), спирея зверобоелистная (*Spiraea hypericifolia*), жимолость татарская, скумпия (*Cotinus coggygia*). К 1970 г. состав лесонасаждений изменился, сохранились только солеустойчивые виды деревьев и кустарников. Дубы и их сообщества в настоящее время произрастают только в ме-

зопонижениях со светло-каштановыми выщелоченными почвами.

Во время геоботанических исследований в 2005 и 2008 гг. в растительных сообществах, сформировавшихся на выпадении древесных пород ключевых участков, были встречены 47 видов (табл. 3). В сообществах присутствуют растения, типичные для опустыненных степей: дерновинные злаки – типчак, ковыли волосатик и Лессинга, тонконог и полукустарнички – белая полынь и прутняк. Чёрная полынь встречена только на целинном участке. Второй вид, характерный для целинных сообществ – камфоросма, не был отмечен ни на ключевых участках, ни на целинном.

Таблица 3

Видовой состав растительных сообществ на участках выпавших деревьев и на контрольных целинных участках

Характеристики	Ключевые участки								Целина	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Глубина вспашки, см	45	55	55	45	45	55	55	45	–	–
Количество видов*	9/8	14/9	13/12	14/13	15/11	14	13/12	12/7	8	10/7
Общее проективное покрытие (ОПП)	70	50	40	60	60	50	40	30	60	30
Фитомасса трав (сухой вес, г/м ²)	40	61	68	111	59	82	40	34	45	29
Деревья										
<i>Quercus robur</i>	–	–	–	–	–	–	5.1	5	–	–
<i>Ulmus laevis</i>	–	1.2**	–	0.3**	–	–	–	–	–	–
<i>Pyrus communis</i>	–	1.2**	0.5**	–	1.2**	–	2.1	1.8	–	–

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Кустарники										
<i>Cotinus coggygria</i>	–	1.2**	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Acer tataricum</i>	–	1.2**	–	–	0.8**	–	–	–	–	–
<i>Lonicera tatarica</i>	–	–	–	–	–	1.8**	2.3	–	–	–
<i>Ribes aureum</i>	1.8	1.2	–	–	0.7**	–	–	–	–	–
Полукустарнички										
<i>Artemisia lerchiana</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	sol
<i>Artemisia pauciflora</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	sp
<i>Kochia prostrata</i>	–	sp	–	–	sol	–	–	–	–	sp
Многолетние травы										
<i>Agropyron desertorum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	sol
<i>Artemisia austriaca</i>	sp	sol	sol	sp	sp	–	–	–	–	sol
<i>Euphorbia virgata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	sol	–
<i>Falcaria vulgaris</i>	sp	–	–	sol	–	sol	sp	–	–	–
<i>Festuca valesiaca</i>	sol	–	sp	sol	sp	sp	–	–	–	cop1
<i>Galatella villosa</i>	–	sp	sp	sp	sp	sp	–	–	sol	–
<i>Galium humifusum</i>	–	–	–	–	–	–	sol	cop1	–	–
<i>Galium verum</i>	sol	sol	sp	sol	–	sol	–	–	–	–
<i>Jurinea multiflora</i>	–	–	sol	–	sol	sol	–	–	–	–
<i>Koeleria cristata</i>	sol	sol	sol	–	–	sol	–	–	sp	sol
<i>Lamium paczhoskianum</i>	–	sol	–	sp	sol	sol	–	sol	un	–
<i>Leontodon hispidus</i>	–	–	–	–	–	sp	sol	sp	–	–
<i>Leymus ramosus</i>	–	–	–	sol	–	–	–	–	–	–
<i>Limonium caspium</i>	–	sol	sol	–	–	–	–	–	–	sol
<i>Linum usitatissimum</i>	–	–	–	–	–	sol	–	–	–	–
<i>Medicago romanica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	sol	–
<i>Phlomis pungens</i>	–	–	sol	cop1	–	sol	sol	–	sol	–
<i>Poa bulbosa</i>	cop1	sol	–	–	sp	sp	–	–	sp	sp
<i>Seseli tortuosum</i>	–	–	–	sp	–	–	sol	–	–	–
<i>Stipa capillata</i>	–	–	sp	–	–	sp	–	–	–	sol
<i>Stipa lessingiana</i>	–	sol	–	sp	sol	–	–	–	–	–
<i>Tanacetum achilleifolium</i>	sp	–	sol	–	sp	–	–	–	–	sol
<i>Taraxacum</i> sp.	–	–	–	–	–	sol	sol	–	–	–
<i>Tulipa</i> sp.	–	–	–	–	–	–	un	–	–	–
<i>Verbascum foenicum</i>	–	sol	–	–	sol	–	sol	–	–	–
<i>Veronica prostrata</i>	–	sol	–	sol	–	–	–	–	–	–
<i>Viola hirta</i>	–	–	–	–	–	–	–	sp	–	–
Двулетние травы										
<i>Daucus carota</i>	–	–	sol	sol	sol	–	sp	–	–	–
<i>Melilotus officinalis</i>	sp	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Однолетние травы										
<i>Erigeron annuus</i>	–	–	–	sol	sol	sol	sol	sp	–	–
<i>Bassia sedoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	sp
<i>Camelina sylvestris</i>	–	–	–	–	–	–	–	sol	–	–
<i>Chenopodium album</i>	–	–	–	–	–	–	–	sol	–	–
<i>Lappula squarrosa</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	sol
<i>Petrosimonia triandra</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	sol
<i>Polygonum patulum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	sol

* В числителе – общее количество видов, в знаменателе – количество видов трав;
 ** возобновление.

В видовом составе наиболее многочисленны (28 видов) травянистые многолетники. Наиболее широко распространенным видом, доминантом нескольких сообществ является грудница волосистая (*Galatella villosa*), не имевшая такого высокого фитоценотического значения ни на одном из ключевых участков в 1950-х гг. (см. табл. 1). Да и сейчас на целинном участке она имеет невысокое обилие (см. табл. 3, sol). Содоминанты грудницы – типчак, ромашник и прутняк. Первые два вида характерны и выступают в качестве доминантов сообществ в естественных условиях на светло-каштановых солонцеватых почвах. Прутняк в качестве содоминанта при господстве предыдущих видов также распространен на светло-каштановых солонцеватых почвах. Таким образом, видимо, экологический диапазон грудницы близок ромашнику. Наряду с грудницей доминантом ряда сообществ выступает мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), широкое распространение которого связывают с выпасом. Участие в этих сообществах полынка с высоким обилием подтверждает использование данных участков для выпаса. Высокое обилие мятлика на целине (см. табл. 3, целинный участок 10) в сообществе с чёрной полынью и прутняком также свидетельствует о высокой пастбищной нагрузке.

В сообществах среди однолетников присутствуют виды разной экологии: мезофильные эфемеры (*Camelina sylvestris*, *Polygonum patulum*, *Lappula squarrosa*), галофиты (*Bassia sedoides*, *Petrosimonia triandra*), сорные (*Erigeron annuus*, *Chenopodium album*), обычные для данного региона. Все они имеют невысокое обилие.

Более наглядно произошедшие изменения в растительности, позволяющие оценить их с экологических позиций, дает сопоставление представленности почв и растительных сообществ на участках в 2005 и 2008 гг. и 1950-х гг., до мелиорации (табл. 4). Как видим, в почвенном покрове в лесополосах солонцы замещены агрозёмами солонцовыми, а растительные сообщества, характерные для солонцов, замещены сообществами, более близкими по экологическому диапазону к сообществам, типичным для светло-каштановых почв. Отсутствие чернополынных, камфоросмовых и прутняковых сообществ в современном растительном покрове на участках с выпадом древесных видов в лесополосах, доминирование грудницы – вида, экологически близкого к ромашнику, свидетельствует о существенных изменениях не только в растительности, но и почвах. Это позволяет сделать вывод об экологическом сдвиге, произошедшем под влиянием лесомелиорации.

Дендрограмма (кластер) сходства растительных сообществ (рис. 5) показывает, что по видовому составу они наиболее далеко удалены от растительности целинного солонца, в то время как растительность целинного участка на каштановой почве близка всем ключевым участкам (за исключением 7 и 8), что может быть еще одним из свидетельств произошедших глубоких изменений.

На выпadaх древесных пород на ключевых участках самовозобновление древесных видов практически не происходит. Из 8 обследованных участков успешный подрост единичных экземпляров вяза гладкого, груши (*Pyrus communis*), клёна татарского, скумпии и золотистой смородины отмечен только на втором участке (см. табл. 3). На основании этого, видимо, следует считать, что на мелиорированных солонцах в условиях опустыненных степей лесные сообщества требуют специального ухода.

Изменение в составе растительности и почвах до лесомелиорации
и через 50 – 55 лет после нее в лесополосах на выпаде древесных видов

Точка на ключе №	Почва		Растительность***	
	До распахки, 1950 г.	После распахки и мелиорации, 2005 – 2008 гг.	До распахки, 1950 г.	После распахки и мелиорации, 2009 г.
1	Солонец автоморфный корковостолбчатый* солончаковый	Агрозём солонцовый солончаковатый	Полынь чёрная + камфоросма марсельская	Мятлик луковичный + ромашник + полынок
2**	Солонец автоморфный глубокостволбчатый* солончаковый	То же	Полынь чёрная + прутняк + острец	Грудница + прутняк
3**	Солонец автоморфный среднестолбчатый* солончаковый	Агрозём солонцовый глубокозасолённый	Ромашник + прутняк + полынь белая	Грудница + типчак + ковыль волосатик
4	То же	Агрозём солонцовый солончаковатый	Ромашник + прутняк + типчак	Зопник колючий + грудница + полынок
5	«	То же	Ромашник + прутняк + типчак	Грудница + мятлик луковичный + типчак + (полынок + ромашник)
6**	«	«	Ромашник + тысячелистник + прутняк	грудница + типчак + тонконог
7**	Светло-каштановая	Агрозём текстурно-карбонатный потенциально засоленный	Типчак + ромашник	Дуб черешчатый + жимолость татарская + бурьянистое сорнотравье (морковь, резак)
8	Светло-каштановая солонцеватая	То же	Ромашник + тысячелистник + прутняк	Дуб черешчатый + груша + подмаренник распростертый
Целина, контрольные точки				
9	Светло-каштановая		Типчак + мятлик луковичный + (разнотравье)	
10	Солонец корковый		Мятлик луковичный + полынь чёрная + прутняк	

* Критерии разделения солонцов см. рис. 1.

** На этих участках глубина вспашки была 55 см, в то время как на остальных – 45 см.

*** В названиях растительных сообществ на первом месте (как это принято в латинских названиях) стоит доминирующий вид.

Продуктивность сообществ – одна из важнейших характеристик их функционирования, а представленность хозяйственных групп растений определяет их хозяйственную ценность. Учет надземной фитомассы проводился в мае, когда сообщества еще не достигли максимального развития, приходящегося в этих районах на середину июня (Джапова, 2007). Но для нас важно сопоставление участков между собой и с типичными сообществами на целине. Из-за того что обследованный нами целинный участок на солонце сильно стравлен, его продуктивность (2.9 ц/га) существенно ниже характерной для чернополынных в средний год (4.6 ц/га (Джапова, 2007)).

Наиболее высокая продуктивность отмечена на 4 ключевом участке в зопниковом сообществе (рис. 6). В составе фитомассы значительная доля приходится на хозяйственную группу злаков, что повышает кормовую ценность этого со-

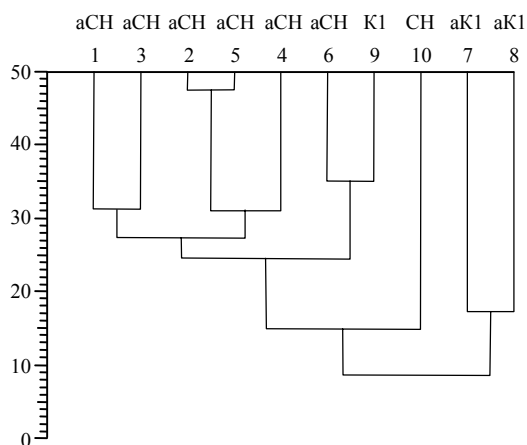


Рис. 5. Дендрограмма сходства видового состава растительных сообществ на ключевых участках на выпале деревьев на ключевых участках в лесополосах (точки 1 – 8) и на целине (точки 9 – 10): аСН – агрозёмы солонцовые светлые (бывшие солонцы), аК1 – агрозёмы текстурно-карбонатные (бывшие светло-каштановые), СН – целинный солонец, К1 – целинная светло-каштановая почва

общества. Продуктивность этого сообщества (10.1 ц/га) близка к значению наиболее высокопродуктивных злаковых сообществ в этом регионе (3.6 – 11.4 ц/га). На большинстве ключевых участков продуктивность травостоя выше, чем на целине в западине, в типчаково-мятликово-разнотравном сообществе на светло-каштановой почве. Особо выделяются растительные сообщества на точках ключей 7 и 8, отличающиеся низкой продуктивностью и специфическим составом растительности (см. табл. 3). Связано это с тем, что они, по сути, представляют собой небольшие участки, находящиеся под сомкнутым пологом, и испытывают сильное затеняющее и увлажняющее воздействие. Поэтому травостой развит слабо, а преобладающий вид – мезофит подмаренник цепкий – подтверждает это.

Следует отметить отсутствие бобовых в составе травостоя на всех участках. Исключение составляет донник лекарственный (*Melilotus officinalis*), сорный вид, встреченный на одном участке с незначительным обилием.

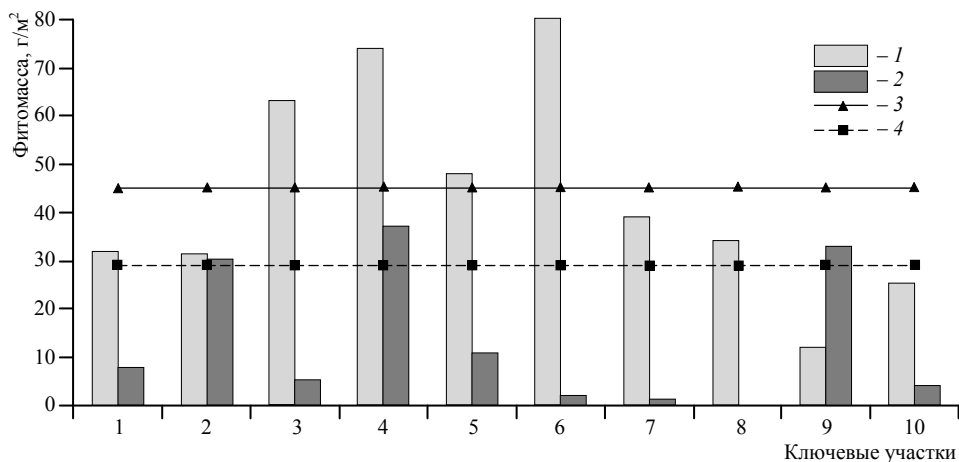


Рис. 6. Фитомасса трав на выпале деревьев на ключевых участках в лесополосах (точки 1 – 8) и на целине (точки 9 – 10): 1 – разнотравье, 2 – злаки; фитомасса фоновых сообществ: 3 – в западинах, 4 – на микроповышениях

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Бликие по содержанию исследования, проведенные на Джаныбекском стационаре в Прикаспийской низменности (Сиземская, 2011), показали, что большую роль в процессах лесомелиорации играют флуктуации климата. Участие этого фактора следует учитывать также при осуществлении практических работ на основе комплекса мероприятий, разработанного на Аршань-Зельменском опытном участке на Ергенях.

ВЫВОДЫ

Под влиянием активных агротехнических мероприятий и длительного мелиоративного воздействия леса в течение 55 лет произошло качественное изменение исходной экосистемы солонцовых комплексов. Почвы трансформировались в новый тип – агрозёмы солонцовые светлые. Для них характерно особое морфологическое строение и особые водно-физические свойства. Пахотный слой мощностью 40-60 см имеет, в отличие от целинных солонцов, морфологически и химически выраженное рассолонцевание. Верхние 80 – 90 см почвенного слоя рассолились. Хлоридно-натриевый и хлоридно-сульфатно-натриевый химизм засоления, характерный для целинных солонцов, изменился на гидрокарбонатно-натриевый и сульфатно-натриевый. Хлориды вынесены на глубину 200 – 250 см.

В лесополосах на участках с солонцовыми агрозёмами сформировались травяные растительные сообщества с доминированием грудницы волосистой, типчака, ромашника, по видовому составу близкие растительным сообществам мелких западин целинных территорий. Благодаря увеличению производимой в этих сообществах фитомассы, приближающейся к значениям наиболее высокопродуктивных естественных ценозов с доминированием ковылей, вдвое увеличился биологический круговорот веществ.

Произошедшее изменение в почвах и растительности исходных солонцов может быть оценено как мезофитизация экосистемы.

Несмотря на положительные изменения, наблюдаемые в почвах солонцовых комплексов, недостаток влаги остается основным фактором, лимитирующим устойчивое существование лесных насаждений на Ергенях. Опыт стационара показывает, что без агро-мелиоративной поддержки человека длительное существование лесопосадок на агрозёмах солонцовых невозможно из-за того, что устойчивое массовое самовозобновление древесных видов, способных поддержать самовоспроизводство сообщества лесного типа на агроземах солонцовых, отсутствует.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00394).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипов-Каратаев И. Н., Поляков Ю. А., Будаговская А. С., Дубильнер К. В., Зворыкина К. В., Якишина А. М. Южный стационарный отряд // Тр. Компл. науч. эксп. по вопросам полезащитного лесоразведения. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1, вып. 2. С. 36 – 66.

Бакташева Н. М., Дорджиева С. Г. Современное состояние и значение лесоаграрных ландшафтов Северо-Восточных Ергеней // Поволж. экол. журн. 2009. № 2. С. 95 – 99.

Высоцкий Г. Н. Ергеня // Труды по прикладной ботанике. Пг., 1915. Т. VIII, № 10 – 11. С. 1113 – 1431.

Джапова Р. Р. Динамика растительного покрова Ергенинской возвышенности и Прикаспийской низменности в пределах республики Калмыкия : автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 2007. 47 с.

Зайцев Н. М. Водный и солевой режим светло-каштановых почв и солонцов Ергеней под защитными лесонасаждениями в богарных условиях // Почвенно-мелиоративные и экологические условия Ергеней и северо-западной части Прикаспийской низменности. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. С. 89 – 138.

Зайцев Н. М., Зворыкина К. В. Почвы и растительность первого опытного участка // Тр. Ин-та леса. 1955. Т. 28. С. 56 – 108.

Иванова Е. Н. Участие Почвенного института им. В. В. Докучаева в работах по борьбе с засухой и преобразованию природы лесостепных и степных районов европейской части СССР // Почвоведение. 1949. № 12. С. 739 – 752.

Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.

Краевой С. Я., Еськина Б. И., Зайцев Н. М., Варкова О. М. К разработке выращивания лесонасаждений на Ергенях // Полезащитное лесоразведение на Ергенях и Прикаспийской низменности. Исследования Аршань-Зельменского стационара. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. С. 3 – 66.

Национальная программа действий по борьбе с опустыниванием в Республике Калмыкия / под ред. Э. Б. Габунчиной. Элиста : Джангар, 1995. 188 с.

Никитин С. А. Некоторые итоги и задачи научно-исследовательских работ Аршань-Зельменского стационара // Защитное лесоразведение на комплексах светло-каштановых почв и солонцов Калмыкии. М. : Наука, 1972. С. 3 – 24.

Новикова А. Ф., Габченко М. В., Беспалов В. П. Изменение засоления почв солонцовых комплексов Ергеней в результате длительного антропогенного воздействия (исследования почв Аршань-Зельменского стационара РАН) // Почвоведение. 2009. № 4. С. 391 – 402.

Новикова Н. М., Волкова Н. А., Хитров Н. Б. Растительность солонцового комплекса заповедного степного участка в Северном Прикаспии // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10, № 22 – 23. С. 9 – 18.

Поляков Ю. А., Антипов-Каратаев И. Н. Природные условия района деятельности Аршань-Зельменского стационара // Тр. Ин-та леса. 1955. Т. 28. С. 5 – 54.

Сиземская М. Л. Современный этап эволюции и трансформация почв полупустыни Северного Прикаспия при лесомелиоративном воздействии : автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 2011. 50 с.

Jongman R. H. G., Ter Braak C. G. F., Tongeren O. F. R. van. Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen : Pudoc, 1987. 299 p.

УДК [582.681.81:581.526.6](470.44)

**МЕСТО ОСИНЫ (*POPULUS TREMULA* LINNAEUS, 1753)
В СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССАХ НАГОРНЫХ ЛЕСОВ
ЮГА ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ**

И. Х. Хайров, М. А. Козаченко

*Саратовский государственный аграрный университет им. Н. И. Вавилова
Россия, 410012, Саратов, Театральная пл., 1
E-mail: lesfak-saratov@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.12.11 г.

Место осины (*Populus tremula* Linnaeus, 1753) в сукцессионных процессах нагорных лесов юга Приволжской возвышенности. – Хайров И. Х., Козаченко М. А. – Изучена роль осины в сукцессионных процессах нагорных лесов юга Приволжской возвышенности посредством анализа материалов лесоустройства и маршрутного парцеллярного описания лесных фитоценозов. Определена степень участия осины в различных ярусах лесных сообществ. Установлены факторы, влияющие на присутствие осины в составе лесных фитоценозов.

Ключевые слова: осинники, состав древостоя, ярус фитоценоза, условия увлажнения, Саратовская область.

Place of aspen (*Populus tremula* Linnaeus, 1753) in the succession processes in mountain forests of the Southern Volga Upland. – Khayrov I. Kh. and Kozachanko M. A. – The role of aspen in the succession processes in upland forests of the Southern Volga Upland was investigated by analysis of forest management materials and route descriptions of forest communities. The degree of aspen involvement in various layers of the forest communities was estimated. Factors influencing the presence of aspen in forest plant communities have been established.

Key words: aspen forests, forest composition, phytocenosis level, moisture conditions, Saratov region.

ВВЕДЕНИЕ

За последние столетия в составе лесов европейской части России снижается удельный вес ценных хвойных и твердолиственных пород, а мягколиственных пород, в том числе и осины (*Populus tremula* Linnaeus, 1753), увеличивается (табл. 1). В Саратовской области площадь осиновых насаждений также возрастает. По сравнению с 1960 г. площадь насаждений с преобладанием данной древесной породы увеличилась на 16 тыс. га (73%). По данным государственного учета лесного фонда Саратовской области, по состоянию на 01.01.2010 г. площадь и запас осинников составляет 40,6 тыс. га и 5,27 млн. м³ соответственно. Таким образом, после дуба черешчатого (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* Linnaeus, 1753) осина (*P. tremula*) является третьим по значимости лесообразователем Саратовской области. Большинство осинников, расположенных на территории саратовского Правобережья, находятся в пределах Приволжской возвышенности (Макаров, 2011).

Всестороннее изучение осинников становится все более актуальной задачей, как с точки зрения рационального ведения хозяйства в них, использования их ре-

сурсного (сырьевого и экологического) потенциала, так и с точки зрения возможностей и поиска путей демулационных процессов.

Таблица 1

Динамика породного состава лесов европейской части РФ

Годы учета	Доля насаждений с преобладанием древесных пород в составе, %							
	Сосна	Ель	Всего хвойных	Дуб	Всего твердолиственных	Берёза	Осина	Всего мягколиственных
1860	38	39	79	7	11	7	1	10
1900	35	36	77	4	8	12	2	15
1927	33	39	76	2	4	13	4	20
1949	29	36	67	4	6	18	5	27
1966	29	34	64	4	7	21	6	29
1993	31	32	64	4	7	21	5	29
2008	28	32	61	3	4	27	6	35

Примечание. Данные за 1860 – 1993 гг. приведены по В. П. Тарасенко (Тарасенко, 1996), за 2008 г. – сведения государственного учета лесного фонда.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Целью данной работы является оценка места осины (*P. tremula*) в сукцессионных процессах нагорных лесов юга Приволжской возвышенности.

Для реализации данной цели были поставлены следующие задачи:

- охарактеризовать степень участия осиновых насаждений в лесном фонде лесничеств Саратовской области на юге Приволжской возвышенности;
- выявить типы лесорастительных условий, наиболее характерные для осинников;
- посредством маршрутного парцеллярного описания лесных фитоценозов оценить степень участия осины в различных ярусах лесных сообществ;
- установить влияние экологических, ценологических и антропогенных факторов на присутствие осины в составе лесных фитоценозов.

При проведении исследований были использованы материалы лесоустройства лесничеств Саратовской области, ООПТ регионального значения природного парка (ПП) «Кумысная поляна» и федерального ООПТ «Национальный парк «Хвалынский»» (НП «Хвалынский»). Были проанализированы лесные насаждения общей площадью 404772 га в 92 тыс. таксационных выделах.

Маршрутное парцеллярное описание лесных фитоценозов проводили по методике, изложенной в монографии «Популяционная организация растительного покрова лесных территорий» (Смирнова и др., 1990). Маршруты заложены в Базарно-Карабулакском, Вязовском, Петровском и Черкасском лесничествах, ПП Кумысная поляна и НП «Хвалынский». Общее количество заложённых маршрутов – 12. Описания древесных ярусов давали по количественному участию видов: доминирующим считали вид с количественным участием 50% и более, содоминирующим — вид с количественным участием от 20 до 50%. Для периодизации онтогенеза использовалась общепринятая методика, разработанная Т. А. Работновым (Работнов, 1964, 1978) и дополненная А. А. Урановым (Уранов, 1969).

МЕСТО ОСИНЫ (*POPULUS TREMULA* LINNAEUS, 1753)

Для древесных видов выделяли 5 ярусов. В первый ярус вошли старые и средневозрастные генеративные особи деревьев первой величины; во второй – молодые генеративные особи и старые и средневозрастные особи видов второй величины; в третий – виргинильные растения всех видов деревьев; в четвертый – иматурные особи всех видов, которые по высоте превышают травяной покров; в пятый – иматурные и ювенильные особи, не выходящие за пределы травяного покрова. Кроме перечисленных ярусов, отдельно выделяли верхний ярус, который в производных ценозах могут образовывать молодые генеративные особи видов первой величины или старые и средневозрастные особи видов второй величины. Соответственно в таких парцеллах первый ярус отсутствует.

По ходу парцеллярного описания отмечали видовой состав и господствующее возрастное состояние древесных видов в каждом ярусе, а также доминанты травяного покрова. За отдельную демутиационную парцеллу был принят участок размером не менее 1000 м². Под демутиационными парцеллами понимаются участки леса с однотипным строением всех ярусов и одинаковыми динамическими потенциалами.

Лесничества (лесопарки), в которых были заложены маршруты, и некоторые характерные вертикальные профили представлены на рис. 1. Общая протяженность маршрутов составила 48.2 км, в ходе которых описано 246 демутиационных парцелл.

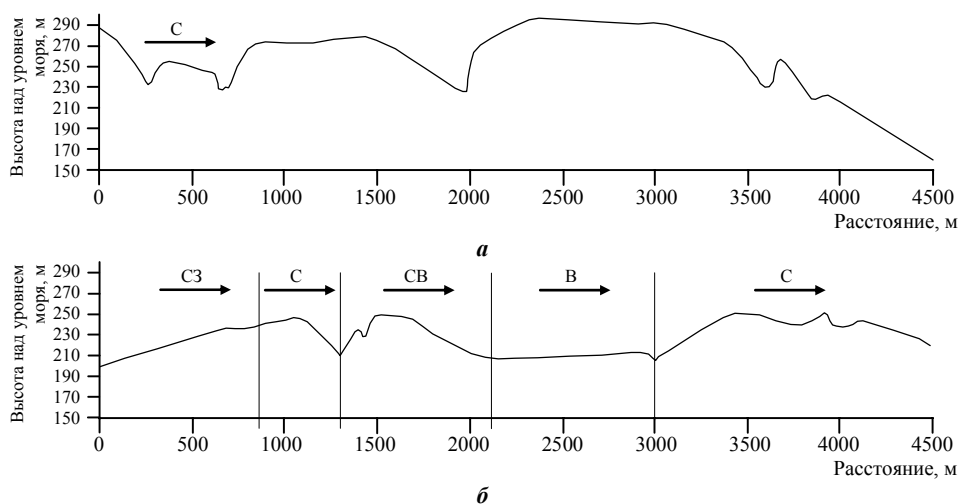


Рис. 1. Вертикальные профили маршрутов, заложённых в Вязовском лесничестве: *а* – маршрут № 1, *б* – маршрут № 2

Тип лесорастительных условий приведен по классификации П. С. Погребняка (Мелехов, 2002), в соответствии с которой трофогенный ряд, характеризующий почвенное плодородие, обозначается латинскими заглавными буквами (А – боры, В – суборы, С – судубравы, D – дубравы). Ряд увлажнения, отражающий различия по степени увлажнения почвы, также состоит из отдельных членов – гигротопов, обозначаемых арабскими цифрами (0 – очень сухие, 1 – сухие, 2 – свежие, 3 – влажные, 4 – сырые, 5 – болота).

Оценка сукцессионного состояния лесных фитоценозов проводилась на основе популяционных и фитоценогических методов анализа биоразнообразия растительного покрова (Смирнова и др., 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Количественные данные по осинникам, полученные по материалам Государственного учета лесного фонда, не в полной мере отражают фактические площади и запасы осинового насаждений. Это связано с особенностями самой древесной породы и с некоторыми правилами таксации лесных насаждений. По действовавшим на момент лесоустройства (1993 – 1994 гг.) лесоустроительным инструкциям минимальная площадь выдела для покрытых лесом площадей при устройстве по первому разряду составляет 1.0 га. Нами установлено, что осинники в районе исследования не образуют больших по площади насаждений. Поэтому лесоустройством малые по площади осинники не учитывались, а объединялись с более крупными соседними выделами других пород.

Таким образом, для оценки степени наличия осины (*P. tremula*) в районе исследования необходимо учитывать не только выделы с преобладанием осины в составе древостоев, но и с любой долей участия. Полученные данные представлены в табл. 2.

Таблица 2

Сведения о наличии осинников на территории саратовского Правобережья (в пределах Приволжской возвышенности)

Лесничество	Преобладающий тип лесорастительных условий	Участие	Содоминирование	Доминирование
Базарно-Карабулакское	C ₁	17361.5/39.0	7671.2/17.2	3990.8/9.0
Вольское	C ₁	12418.2/23.0	5784.5/10.7	2831.3/5.2
Вязовское	C _{1,2}	20974.0/52.0	7214.2/17.8	3328.2/8.2
Красноармейское	C ₁	7680.4/14.8	2540.2/4.9	900.3/1.7
Лысогорское	D _{2-3П}	5928.2/33.3	2192.9/12.3	1131.4/6.4
Новобурасское	D ₂	9411.3/33.0	2776.3/9.7	3910.7/13.7
Петровское	C ₂	7448.2/41.5	2151.7/12.0	2268.6/12.6
Саратовское	C _{1,2}	5613.1/23.3	2134.8/8.9	631.0/2.6
Усовское	C ₁	9321.5/29.6	2881.5/9.2	997.4/3.2
Черкасское	C _{1,2}	10257.1/32.0	4477.3/14.0	2911.7/9.1
ПП «Кумысная поляна»	C _{1,2}	876.8/19.9	227.8/5.2	122.5/2.8
НП «Хвалынский»	C _{1,2}	9865.9/38.7	3028.8/11.9	1010.2/3.6
Итого/ среднее значение		117156.0/29.2	43081.2/10.3	24034.1/6.0

Примечание. В числителе – га, в знаменателе – %.

Как видно из табл. 2, лесорастительные условия большинства лесничеств юга Приволжской возвышенности сходны. При этом площадь осинников по лесничествам варьирует значительно. Высокая доля осинников и участие осины в составе других насаждений характерна для лесничеств, в которых хозяйственное воздействие в виде рубок, в первую очередь сплошных, более интенсивно (Новобурасское, Петровское и Базарно-Карабулакское лесничества). Наименьшее присутствие осины – в Красноармейском и Саратовском лесничествах, а также ПП «Кумысная

МЕСТО ОСИНЫ (*POPULUS TREMULA* LINNAEUS, 1753)

поляна». В силу нахождения этих лесных массивов в непосредственной близости к р. Волга и сложности рельефа рубки в них ограничены. ПП «Кумысная поляна» более 100 лет используется в рекреационных целях, поэтому насаждения здесь не подвергаются значительным рубкам.

Анализ материалов лесоустройства позволил определить наиболее характерные для осинников типы лесорастительных условий (ТЛУ) в пределах юга Приволжской возвышенности (табл. 3).

Таблица 3

Распределение площади осинников и насаждений с участием осины (*Populus tremula*) по лесорастительным условиям, га / %

Степень участия	Тип лесорастительных условий (ТЛУ)								Итого
	B ₂	C ₁	C ₁₋₂	C ₂	D ₁	D ₂	D ₂₋₃	Прочие*	
Доминирование	535.4	1665.2	10442.2	1687.5	805.7	4592.4	3141.8	596.8	23467
	2.3	7.1	44.5	7.2	3.4	19.6	13.4	2.5	100
Содоминирование	809.2	7376.9	17498.6	3079.6	2548.2	4529.6	4311.0	3860.5	44013
	1.8	16.8	39.8	7.0	5.8	10.3	9.8	8.8	100
Участие	2528.3	19993.1	46499.2	6813.6	7504.0	10590.5	11052.3	11664.7	116645
	2.2	17.1	39.9	5.8	6.4	9.1	9.5	10.0	100

* ТЛУ, составляющие менее 0.5%, а именно A₀, A₁, A₂, A₃, B₀, B₁, B₃, B₄, C₀, C₃, C₅, D₃, D₄, E₀, E₂₋₃, E₃.

Таким образом, осина встречается практически во всех типах лесорастительных условий, характерных для Приволжской возвышенности. Ее степень участия и доминирования наибольшая для участков с ТЛУ C₁₋₂ (доминирование – 44.5%, содоминирование и участие – около 40%), 20% осинников произрастают на участках с ТЛУ D₂.

Осинники наиболее характерны для судубрав с сухими, свежими и переходными от сухих к свежим условиями увлажнения, реже встречаются в дубравах и очень редко в суборах со свежими условиями увлажнения.

В соответствии с поставленными задачами в нагорных лесах юга Приволжской возвышенности проведено маршрутное парцеллярное описание лесных массивов. Маршруты закладывались с таким расчетом, чтобы охватить все разнообразие элементов рельефа (см. рис. 1) и типов условий местообитаний района исследования. По условиям увлажнения охвачены местообитания от очень сухих до мокрых.

Орографические условия заложенных маршрутов характеризуются следующими показателями: плакоры (52%), световые склоны (15%) и теневые условия (33%), из них тальвеги – 3%, ложбины – 2%, ложбины с водотоками – 0.5%. По механическому составу почв парцеллы распределяются следующим образом: 0 – 7%, 0 – 1 – 6%, 1 – 49%, 1 – 2 – 21%, 2 – 14%, 2 – 3 – 1%, 3 – 1%, 4 – менее 1% (табл. 4).

Участие осины (*P. tremula*) в фитоценозах района исследования существенно. В 60% из всех обследованных возрастных парцелл осина присутствует в составе фитоценозов. Доля участия осины в зависимости от яруса лесного сообщества представлена на рис. 2.

Наиболее часто осина встречается в первом ярусе (38.3%), при этом как доминант – в 15.0% случаев, как содоминант – в 12.0%. Наиболее низкое участие осины

ны в третьем ярусе. В составе второго, четвертого и пятого ярусов наличие осины примерно одинаково.

В табл. 4 приведена встречаемость парцелл с осиной (*P. tremula*) по ярусам в зависимости от условий местообитания.

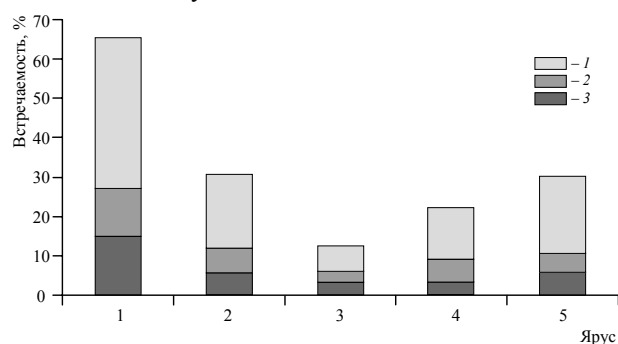


Рис. 2. Встречаемость осины (*Populus tremula*) в составе ярусов фитоценозов: 1 – участие, 2 – содоминирование, 3 – доминирование

Приведенные данные показывают, что осина встречается во всех оротографических условиях, но чаще всего (в разных долях) она присутствует на плакорах. В составе первого яруса доминирует на теневых склонах – северо-восточной и северной экспозиций с крутизной 6 – 30°, а также в тальвегах и ложбинах при отсутствии избыточного увлажнения. На световых склонах ее участие незначительно, доминирование зафиксировано только в нижних ярусах.

Таблица 4

Встречаемость демутиационных парцелл с разной долей участия осины (*Populus tremula*) по ярусам в зависимости от условий местообитания, %

Ярус	Доля присутствия	Орографические условия			Механический состав		Трофотоп*			Гигротоп*							
		световые	теневые	плакорные	пески и супеси	суглинки	В	С	D	0	0-1	1	1-2	2	2-3	3	4
1	Участие	9	36	55	52	48	6	75	19	1	4	45	24	22	1	2	1
	Содоминирование	8	32	60	38	62	4	79	18	0	0	44	38	17	1	0	0
	Доминирование	0	52	48	69	31	5	88	6	2	0	39	24	30	0	5	0
2	Участие	11	33	56	62	38	27	48	24	2	11	59	16	10	1	0	0
	Содоминирование	9	33	58	64	36	22	60	18	3	11	42	23	21	0	0	0
	Доминирование	0	20	80	63	37	42	31	28	5	0	69	11	11	4	0	0
3	Участие	2	6	92	19	81	2	44	54	6	0	68	12	15	0	0	0
	Содоминирование	5	0	95	21	79	5	36	59	5	0	62	33	0	0	0	0
	Доминирование	0	0	100	24	76	0	49	51	10	0	90	0	0	0	0	0
4	Участие	19	25	55	46	54	18	43	39	9	11	50	11	19	0	0	0
	Содоминирование	23	8	68	39	61	31	14	56	0	23	72	0	4	0	0	0
	Доминирование	14	10	76	24	76	5	52	43	19	0	65	16	0	0	0	0
5	Участие	6	37	57	54	46	20	68	12	1	4	30	36	24	0	4	1
	Содоминирование	0	23	77	27	73	24	71	4	0	0	27	53	13	0	2	4
	Доминирование	11	15	74	49	51	31	67	3	3	15	22	53	6	0	1	0

* Условия местообитаний, в которых зарегистрированы особи осины.

Зависимость степени участия осины от механического состава почвы четко не просматривается. Так, доминирование осины в первом ярусе насаждений в 69% случаев зафиксировано на супесчаных почвах. Напротив, для прегенеративных возрастных состояний осины третьего, четвертого и пятого ярусов такая тенденция наблюдается на суглинистых почвах.

МЕСТО ОСИНЫ (*POPULUS TREMULA* LINNAEUS, 1753)

В верхних ярусах участие осины более существенно в судубравных условиях, в третьем и четвертом ярусах – в дубравных условиях. В боровых условиях осина уступает в конкуренции сосне (*P. sylvestris*) и берёзе (*B. pendula*), занимает нишу второго яруса, в котором часто доминирует. В пятом ярусе численность особей осины наиболее обильна в свежих условиях, но по другим ярусам такой зависимости от условий увлажнения не наблюдается. В табл. 5 отображены результаты встречаемости осины в зависимости от преобладающего в составе первого яруса вида, а также при отсутствии первого яруса.

Таблица 5

Встречаемость мутационных парцелл с разной долей участия осины (*Populus tremula*) по ярусам в зависимости от вида доминанта первого яруса

Преобладающая порода в первом ярусе	Степень наличия осины	Доля по ярусам, %				
		1	2	3	4	5
Дуб черешчатый (<i>Q. robur</i>)	Участие	9.8	3.1	2.0	4.5	2.8
	Содоминирование	3.8	0.9	0.7	2.4	0.2
	Доминирование	–	0.4	0.5	1.4	1.1
Осина (<i>P. tremula</i>)	Участие	–	1.4	1.3	1.6	6.1
	Содоминирование	–	0.4	0.2	0	1.5
	Доминирование	15.0	1.0	0.6	1.3	2.2
Липа мелколистная (<i>T. cordata</i> Mill.)	Участие	5.5	0	0.2	3.0	3.1
	Содоминирование	3.7	0	0	0.5	0.4
	Доминирование	–	0	0	0	0
Сосна обыкновенная (<i>P. sylvestris</i>)	Участие	0.5	4.9	0.1	0	3.3
	Содоминирование	0	2.3	0	0	1.0
	Доминирование	–	0.7	0	0	1.5
Берёза повислая (<i>Betula pendula</i> Roth.)	Участие	4.5	2.5	0	0.6	1.6
	Содоминирование	1.9	0.3	0.1	0	0.6
	Доминирование	0	0	0	0.3	0.5
Клён остролистный (<i>Acer platanoides</i> Linnaeus, 1753)	Участие	0	0	0	0	0
	Содоминирование	0	0	0	0	0
	Доминирование	–	0	0	0	0
Первый ярус отсутствует	Участие	–	7.0	3.3	3.8	3.7
	Содоминирование	–	4.3	1.6	3.2	1.6
	Доминирование	–	3.8	1.6	0.6	1.2

В первом ярусе осина (*P. tremula*) содоминирует со всеми породами, кроме клёна остролистного (*A. platanoides*). Во втором ярусе доля осины существенна в дубняках и сосняках.

Доминирование осины в прегенеративных ярусах отмечается в большинстве случаев в дубовых и осиновых насаждениях, а также при отсутствии первых ярусов, т.е. в молодых насаждениях, возникших после сплошных рубок или при зарастании пустошей, прогалин и полей.

Доминирование осины в прегенеративных ярусах отмечается в большинстве случаев в дубовых и осиновых насаждениях, а также при отсутствии первых ярусов, т.е. в молодых насаждениях, возникших после сплошных рубок или при зарастании пустошей, прогалин и полей.

Неблагоприятные световые условия, складывающиеся в кленовниках, липняках и даже в березняках, не позволят особям осины переходить в онтогенетическом развитии далее иматурного возрастного состояния.

Все вышеизложенное позволяет определить место осины в сукцессионных процессах нагорных лесов юга Приволжской возвышенности.

Количественное участие деревьев в первом ярусе определяет современную структуру сообщества и отражает ранее существовавшие возможности самоподдержания популяции. В исследованных насаждениях доля осины больше всего в составе первого яруса, что свидетельствует о том, что в период его формирования, т.е. 30 – 40 лет назад, складывались более благоприятные условия для инвазии рассматриваемой породы в лесные сообщества.

Состав второго яруса характеризует направленность перестройки современного первого яруса в ближайшем будущем вследствие замещения отмирающих старых деревьев более молодыми. Осина во втором ярусе преобладает в 5.7% возрастных парцелл. Такая картина чаще всего наблюдается при отсутствии первого яруса, а также в окнах распадающихся дубрав. Таким образом, при отсутствии выраженной «оконной динамики» распада первого яруса перспективы осины в сукцессионных процессах несущественны.

Участие видов в третьем ярусе отражает влияние структуры сообщества на выживаемость молодого поколения, а также возможности заноса и приживаемости зачатков. В нагорных лесах юга Приволжской возвышенности в третьем ярусе доля осины незначительна, она участвует в 6.9% парцелл, доминирует – в 3% случаев. Доля осины в четвертом и пятом ярусах больше, что говорит об имеющихся возможностях возобновления осины под пологом леса. Данное обстоятельство свидетельствует о том, что, несмотря на наличие в первом ярусе источников обсеменения, выживаемость молодых особей как в поздесукцессионных, так и в раннесукцессионных лесных сообществах минимальна.

Такое распределение во многом объясняется спецификой отношения осины (*P. tremula*) к свету. Теневыносливость осины на всех этапах онтогенеза низкая и в шкалах теневыносливости она уступает только берёзе (*B. pendula*). Вместе с тем степень ее светолюбия не столь однозначна. На первых этапах онтогенеза она характеризуется минимальной продукцией и замыкает ряды светолюбия. Однако к концу имматурного возрастного периода ее продукция и, соответственно, светолюбие становятся максимальными среди всех видов древесной синузии. С виргинильного возрастного состояния, т.е. после перехода в третий ярус, осина занимает лидирующее положение в шкалах светолюбия до конца жизни (Попадюк и др., 1994).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Доля осиновых насаждений в лесах юга Приволжской возвышенности составляет 60%. В 29.2% случаев осина участвует в составе древостоев других лесообразователей, при этом в качестве содоминанта – в 10.3%. Степень участия и преобладания осины выше в лесничествах, хозяйственное воздействие в которых в виде рубок, в первую очередь сплошных, более интенсивно.

Осинники чаще всего формируются в условиях судубрав с сухими, свежими и переходными от сухих к свежим условиями увлажнения, реже – в дубравах и очень редко – в свежих суборах.

Участие осины (*P. tremula*) в фитоценозах района исследования существенно. В 60% из всех обследованных возрастных парцелл осина присутствует в составе фитоценозов. Наиболее часто осина встречается в первом ярусе (38.3%), при этом

МЕСТО ОСИНЫ (*POPULUS TREMULA* LINNAEUS, 1753)

как доминант – в 15.0% случаев, как содоминант – в 12.0%. Самое низкое участие осины в третьем ярусе.

Осина встречается во всех орографических условиях, но чаще всего она присутствует на плакорах. В составе первого яруса доминирует на теневых склонах – северо-восточной и северной экспозиций с крутизной 6 – 30°, а также в тальвегах и ложбинах при отсутствии избыточного увлажнения.

Доминирование осины в прегенеративных ярусах отмечается в большинстве случаев в дубовых и осиновых насаждениях, а также при отсутствии первых ярусов, т.е. в молодых насаждениях, возникших после сплошных рубок или при зарастании пустырей, прогалин и полей.

Неблагоприятные световые условия, складывающиеся в кленовниках, липняках и даже в березняках, не позволяют особям осины переходить в онтогенетическом развитии далее имматурного возрастного состояния.

Участие осины в сукцессионных процессах юга Приволжской возвышенности в большей степени зависит от антропогенных факторов. В 67% случаев доминирование осины во втором ярусе связано или с отсутствием первого яруса или с наличием «прорывов в пологе» распадающихся дубрав. При отсутствии выраженной «оконной динамики» распада первого яруса перспективы осины в сукцессионных процессах несущественны.

Выражаем искреннюю признательность и благодарность кандидату сельскохозяйственных наук, доценту кафедры «Лесоводство и лесная таксация» Саратовского государственного аграрного университета Кабанову Сергею Владимировичу за оказанную помощь при выполнении данного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Макаров Д. А. Взаимосвязи таксационных показателей модальных древостоев осины Саратовской области : автореф. дис. ... магистра лесного дела. Саратов, 2011. 26 с.

Мелехов И. С. Лесоведение. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та леса, 2002. 398 с.

Попадюк Р. В., Чистякова А. А., Чумаченко С. И., Евстигнеев О. И., Заугольнова Л. Б., Истомина И. И., Кисилева Л. Л., Костяев С. А., Смирнова О. В., Торопова Н. А., Французов А. В., Ханина Л. Г., Чернов Н. И., Яницкая Т. О. Восточноевропейские широколиственные леса. М. : Наука, 1994. 364 с.

Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая ботаника : в 4 т. М. : Наука, 1964. Т. 3. С. 132 – 208.

Работнов Т. А. Фитоценология. М. : Изд-во МГУ, 1978. 384 с.

Смирнова О. В., Бобровский М. В., Ханина Л. Г., Торопова Н. А., Заугольнова Л. Б. Рукводство по полевой практике. Методы сбора и первичного анализа геоботанических и демографических данных // Сохранение и восстановление биоразнообразия : учеб. пособие. М. : Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. 286 с.

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В., Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Митрофанова М. В., Пономаренко Е. В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР) / Науч. центр биологических исследований АН СССР. Пущино, 1990. 92 с.

Тарасенко В. П. История лесного опытного дела в России. Брянск : Изд-во Брян. гос. инж.-техн. академии, 1996. 124 с.

Уранов А. А. Классификация и основные черты развития популяции многолетних растений // Бюл. МОИП. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119 – 134.