



СОДЕРЖАНИЕ

Жуков А. В., Кунах О. Н., Коновалова Т. П. Пространственное размещение пороев слепышей (<i>Spalax microphthalmus</i>) и твёрдость почвы	3
Жуков В. С. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины	16
Иванов В. М., Калмыков А. П., Семёнова Н. Н. Влияние трофических связей птиц на их гельминтофауну в дельте Волги и Северном Каспии	29
Климов А. С. Многолетняя динамика численности и современное состояние видов мелких млекопитающих низинных болот Усманского бора (Воронежская область)	42
Коровин В. А. Восстановление популяции стрепета на севере степного Зауралья	51
Крылов А. В., Кулаков Д. В., Цветков А. И., Папченков В. Г. Влияние атмосферных осадков и численности колонии околородных птиц на зоопланктон литоральной зоны малого высокотрофного озера	61
Столбунова В. Н. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение	71
Сухарев Е. А., Спиридонов С. Н., Околелов А. Ю. Влияние обилия корма на распределение пролётных куликов на очистных сооружениях в лесостепной зоне	81
Шитиков В. К., Головатюк Л. В. ABC-метод и специфика доминирования видов в донных речных сообществах	88

РЕЦЕНЗИИ

Крылов А. В. Рецензия на книгу А. А. Протасова «Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии»	98
<i>Содержание журнала за 2012 г.</i>	106
<i>Авторский указатель за 2012 г.</i>	112
<i>Правила для авторов</i>	116



CONTENTS

Zhukov A. V., Kunah O.N., and Konovalova T. P. Spatial distribution of mole rat (<i>Spalax microphthalmus</i>) mounds and soil penetration resistance	3
Zhukov V. S. Similarity of the bird breeding range boundaries and the summer month isotherms in the tundra zone of the Western-Siberian plain	16
Ivanov V. M., Kalmykov A. P., and Semyonova N. N. Influence of bird trophic connections on their helminthofauna in the delta of the Volga and the North Caspian Sea	29
Klimov A. S. Perennial abundance dynamics and the modern state of small mammalian species in lowland swamps of the Usmansky pine forest (Voronezh region)	42
Korovin V. A. Little Bustard population restoration in the northern steppe Trans-Urals	51
Krylov A. V., Kulakov D. V., Tsvetkov A. I., and Papchenkov V. G. Effect of atmospheric precipitations and the abundance of a semi-aquatic bird colony on zooplankton in the littoral of a small high-trophic lake	61
Stolbunova V. N. <i>Dreissena</i> Veligers in the upper Volga reservoirs: long-term and seasonal abundance dynamics and distribution	71
Sucharev E. A., Spiridonov S. N., and Okolelov A. Yu. Food abundance influence on the distribution of flying waders on water treatment facilities in a forest-steppe zone.	81
Shitikov V. K. and Golovatyuk L. V. ABC method and the domination specificity of species in bottom river communities	88

REVIEWS

Krylov A. V. Book review «Life in the hydrosphere. Essays on general hydrobiology» by A. A. Protasov	98
Table of contents 2012	106
Author index 2012	112
Rules for authors	116

УДК 631.48:631.618:502:591.5+519.67

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ (*SPALAX MICROPHTHALMUS*) И ТВЁРДОСТЬ ПОЧВЫ

А. В. Жуков¹, О. Н. Кунах², Т. П. Коновалова²

¹ Днепропетровский государственный аграрный университет
Украина, 49600, Днепропетровск, Ворошилова, 25

² Днепропетровский национальный университет им. Олеса Гончара
Украина, 49010, Днепропетровск, просп. Гагарина, 72
E-mail: vlad-vin@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.04.11 г.

Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твёрдость почвы. – Жуков А. В., Кунах О. Н., Коновалова Т. П. – В работе для описания пространственного размещения пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) используется геостатистика точечных объектов. В качестве альтернативных моделей распределения пороев рассматриваются процессы Пуассона и Видома – Роулинсона. Установлено, что совокупность почвенных пороев слепышей представляет собой агрегированные структуры с регулярным расположением пороев в пределах агрегаций. Твёрдость почвы на глубине 25 – 50 см влияет на интенсивность педотурбационной активности слепышей: чем твёрдость меньше, тем активность выше. В свою очередь, твёрдость почвы в горизонте 0 – 10 см уменьшается с ростом педотурбационной активности слепышей.

Ключевые слова: педотурбационная активность, пространственный точечный процесс, функция Рипли, твёрдость почвы.

Spatial distribution of mole rat (*Spalax microphthalmus*) mounds and soil penetration resistance. – Zhukov A. V., Kunah O.N., and Konovalova T. P. – Point pattern geostatistics was used to describe the spatial distribution of mole rat (*Spalax microphthalmus*) mounds. The Poisson and Widom – Rowlinson processes are discussed as alternative models. The spatial pattern of mole rat mounds is an aggregated structure with a regular distribution within every aggregation. The soil penetration resistance at a 25 – 50 cm depth affects the intensity of the mole rat pedoturbation activity: as the resistance decreases, the activity increases. In turn, the soil hardness within the 0 – 10 cm layer decreases with increasing mole rats' pedoturbation activity.

Key words: pedoturbation activity, spatial point process, Ripley function, soil penetration resistance.

ВВЕДЕНИЕ

Наряду с преимуществами, которые получают млекопитающие от жизни в почве, рытье нор предполагает значительные дополнительные траты энергии (Reichman, Smith, 1990). Высокий уровень энергетических трат при передвижении млекопитающих под землей хорошо задокументирован (Nevo, 1979; Vleck, 1979, 1981; Luna et al., 2002). Установлено, что длина ходов слепыша (*Spalax ehrenbergi*) является функцией продуктивности растительного сообщества и твёрдости почвы (Neth, 1989). Твёрдость почвы рассматривается как наиболее существенный фактор, который влияет на интенсивность роющей активности почвенных млекопитаю-

щих (Luna, Antinuchi, 2006). С другой стороны, естественным результатом рытья нор является снижение твёрдости почвы (Пахомов, 1998).

Кормовые ходы слепыша располагаются в корнеобитаемом слое почвы на глубине около 20 см. Базовым конструкционным элементом кормового хода является сегмент, ограниченный двумя следующими друг за другом выбросами – слепышинами (Пузаченко, Власов, 1993). Таким образом, слепышины являются маркерами педотурбационной активности слепышей.

Для анализа пространственного распределения объектов (особей, гнездовых, колоний или пороев) удобно применять статистику точечных процессов. Признанным методом для выявления взаимодействия в распределении точечных объектов (агрегация или разреживание) является $K(r)$ функция Рипли (Ripley, 1976). Типы распределения точечных объектов подвержены влиянию эффектов первого и второго порядков. Эффекты первого порядка представляют собой систематическую вариацию интенсивности процесса в пространстве. В экологическом контексте это изменчивость обилия, которая возникает в результате гетерогенности среды обитания. Эффекты второго порядка представляют собой результаты взаимодействия между точками, которые включают в себя любые биологические механизмы, способствующие увеличению расстояния между объектами либо их кластеризации, такие как конкуренция или социальное поведение (Cornulier, Bretagnolle, 2006). $K(r)$ функция Рипли разработана для выявления эффектов второго порядка и основана на предположении, что процесс характеризуется стационарностью первого порядка, т.е. интенсивность точек пространственно однородна (ожидаемое значение постоянно в пределах изучаемой территории). Однако оба типа эффектов могут приводить к агрегации либо разреживанию и эти эффекты трудно различить (Moller, Waagepetersen, 2002).

Для дифференциации процессов первого и второго порядков предложен подход, при котором пространственная вариация плотности точек описывается как с помощью пространственных ковариат, так и межточечных взаимодействий (Baddeley et al., 2000).

Цель работы – установить закономерности пространственного размещения пороев слепышей, выявить соотношение эффектов первого и второго порядков, с которыми связана интенсивность педотурбационной активности этих почвороев, и установить характер взаимного влияния твёрдости почв и роющей деятельности слепышей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые методы сбора материала. Экспериментальный полигон был заложен на участке степной целины на склоне восточной экспозиции балки вблизи с. Любимовка (Днепропетровская область, Украина, 48°21'30.26" с.ш., 35°11'53.78" в.д.). Полигон представляет собой совокупность из 180 соприкасающихся ячеек размером 1.5×1.5 м. Ячейки составляют 9 трансект по 20 ячеек в каждой. Таким образом, полигон имеет форму прямоугольника со сторонами 30 и 13.5 м, большая сторона полигона ориентирована по направлению восток-запад с уклоном 13.75% в восточном направлении.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

По углам ячеек были произведены измерения электрической проводимости почвы и твёрдости почвы 15 сентября 2010 года.

В качестве пространственных ковариат рассматривались данные по электрической проводимости и твёрдости почвы. Измерение наблюдаемой электрической проводимости почвы (*apparent soil electrical conductivity* – EC_a) производили с помощью сенсора HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями – г/л. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как $1 \text{ дС/м} = 155 \text{ мг/л}$ (Pennisi, van Iersel, 2002).

Измерения твёрдости производились с помощью ручного пенетromетра Eijkelkamp на глубину 0.5 м от поверхности почвы с шагом 0.05 м, таким образом, в каждой ячейке было сделано 10 измерений твёрдости почвы (на глубине 0 – 5, 5 – 10, ..., 45 – 50 см). Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет $\pm 8\%$. Измерения производились с конусом с размером поперечного сечения 1 см^2 .

В качестве координат пороя рассматривались координаты его центроида, т.е. визуально оцененной срединной части выброса. Координаты определялись с точностью 1 см. Левый нижний угол полигона (юго-западный) был принят за начало координат.

Статистические методы. Для описания распределения пороев слепышей как точечных объектов применялись гетерогенные модели Пуассона (учитывается пространственная изменчивость интенсивности процесса без взаимодействия между точками), при котором интенсивность является линейной функцией ковариат (Baddeley et al., 2000).

Базовым статистическим процессом для описания распределения точечных объектов является однородный точечный процесс Пуассона с интенсивностью λ , который иногда называется полностью пространственно случайным (Complete Spatial Randomness – CSR). Однородный процесс Пуассона в анализе часто выступает в роле «нуль-модели». При полной пространственной случайности распределения точки независимы друг от друга и могут быть обнаружены в любой части изучаемой территории. Тест Колмогорова – Смирнова может быть применен для проверки гипотезы полной пространственной случайности процесса.

Интенсивность точечного процесса оценена как плотность пороев на единицу площади. Однородный пуассоновский процесс с единичной интенсивностью имеет плотность вероятности, равную 1. Регрессионные модели могут учесть неоднородность изменения интенсивности точечного процесса, т.е. описать эффект первого порядка. Было проведено вычисление регрессионных моделей с различными ковариатами. Это координаты центроидов пороев (x, y) и их степенные преобразования второй ($x^2, y^2, x*y$) и третьей ($x^3, y^3, x^2*y, x*y^2$) степени для оценки пространственных трендов первого, второго и третьего порядков. Тренды характеризуют общие для изучаемой территории тенденции изменчивости свойств. В нашем случае это

могут быть кривизна рельефа, пространственная изменчивость влажности почвы или мощности гумусового горизонта.

Сравнение регрессионных моделей проведено с помощью информационного критерия Акаике (Akaike, 1974):

$$AIC = 2k - 2\ln(L),$$

где AIC – критерий Акаике, k – число параметров в статистической модели, L – максимизированное значение функции правдоподобия модели. Наилучшей будет модель с наименьшим значением критерия AIC .

Важно также учесть влияние эффектов второго порядка или взаимодействие между точечными объектами. Одной из возможных моделей взаимодействия является модель площадь – взаимодействие, или модель проницаемых сфер Видома – Роулинсона.

Процесс площадь – взаимодействие, или процесс Видома – Роулинсона (Widom, Rowlinson, 1970), характеризует взаимодействие высокого порядка между точками и имеет плотность вероятности:

$$f(x) = \alpha \beta^{\eta(x)} \gamma^{-A(x)},$$

где α – нормализующая константа, $\beta > 0$ – параметр интенсивности, $\gamma > 0$ – параметр взаимодействия, $A(x)$ обозначает площадь диска радиуса r с центром, размещенном в каждой точке x_i .

Каноническая безмасштабная форма модели имеет два параметра – радиус диска взаимодействия r и параметр η . Параметр η может принимать любое ненегативное значение. Значение $\eta = 1$ соответствует пуассоновскому процессу с интенсивностью β . Если $\eta < 1$, то процесс является регулярным (возникает как результат взаимного отталкивания точечных объектов), а если $\eta > 1$ – процесс является кластеризованным (результат взаимного притяжения объектов). Значение $\eta = 0$ соответствует твёрдоядерному процессу с радиусом r (точечные объекты не могут находиться на расстоянии, меньшем r). При нестационарном процессе Видома – Роулинсона вклад каждой точки является функцией свойств конкретного локалитета, а не постоянной β .

Радиус диска r с точки зрения вычислительной процедуры является «мешающим» параметром, так как для выбранного значения r по экспериментальным данным вычисляется значение параметра η . Для различных r будут найдены различные η . С точки зрения содержательной интерпретации модели, параметр r имеет важное значение как характеристика пространства, в пределах которого происходит взаимодействие между объектами. Профиль логарифма подобия (в нашем случае – псевдоподобия) служит для решения задачи нахождения «мешающего» параметра r как значение аргумента, соответствующее максимуму этого профиля.

Таким образом, для описания размещения пороев были применены последовательно усложняющиеся статистические модели: пуассоновский процесс (полностью случайное размещение пороев по исследуемому участку); комбинация пуассоновского процесса и регрессионных моделей (отражает эффект первого порядка); процесс Видома – Роулинсона (отражает эффекты второго порядка) и комбинация процесса Видома – Роулинсона и регрессионных моделей (описывает сочетание эффектов первого и второго порядков).

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

Проверить гипотезу о причинно-следственных связях между изучаемыми переменными можно с помощью моделирования структурными уравнениями и анализа путей (SEPATH-анализ), который является развитием многомерного факторного и регрессионных анализов. Процедура SEPATH-анализа позволяет также количественно оценить существенные факторы (латентные переменные), которые не наблюдаются непосредственно, но проявляют себя через поведение измеримых (манифестных) переменных (Structural Equation Modeling, 1995).

Статистический анализ был проведен с помощью программы R 2.12.1 с использованием функций из библиотеки «Spatstat 1.4.3» (Baddeley, Turner, 2005). Построение карт поверхностей и геостатистические расчеты произведены с помощью программы Surfer 8.0. Моделирование структурными уравнениями произведено с помощью программы Lisrel 8.0 (<http://www.ssicentral.com/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размещение пороев по изучаемому полигону представлено на рис. 1. Интенсивность точечного процесса в нашем случае составляет $0.27/\text{м}^2$.

Вдоль оси абсцисс процесс не является однородным («нуль-модель» может быть отклонена с вероятностью 0.00012), тогда как вдоль оси ординат нулевая гипотеза не может быть отвергнута ($p = 0.19$) (табл. 1). Таким образом, изучаемый случайный точечный процесс является негомогенным в пространстве с выраженным трендом интенсивности вдоль оси абсцисс.

Также с помощью теста Колмогорова – Смирнова можно проверить гипотезу о влиянии ковариат на интенсивность точечного процесса. Интенсивность пороев слепышей не зависит от электропроводности почвы, твердости почвы на глубине 10 – 15, 30 – 50 см.

Интенсивность точечного процесса взаимосвязана с такими ковариатами, как твердость почвы на глубине 0 – 10, 15 – 30 см.

Анализ L -функции Рипли свидетельствует о том, что модель Пуассона не является приемлемой для описания процесса при масштабах более, чем 1.1 м (рис. 2, а). Выше указанного масштабного уровня наблюдается агрегация точечных объектов в большей степени, чем это можно предполагать для полностью случайного процесса. Модель, дополненная трендом третьего порядка, достаточно хорошо описывает распределение точечных объектов (рис. 2, б).

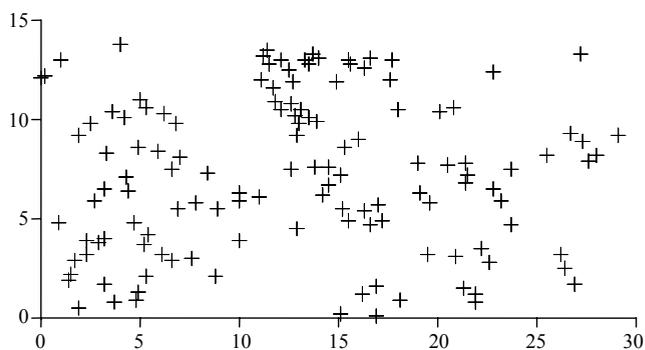


Рис. 1. Размещение пороев на экспериментальном полигоне. По осям – расстояние в метрах

Предсказательные способности модели с трендом достоверно отличаются от модели с постоянной интенсивностью случайного процесса (табл. 2).

Таблица 1
Тест Колмогорова – Смирнова для проверки гипотезы независимости интенсивности точечного процесса от ковариат

Ковариаты	<i>d</i> -статистика	
	Колмогорова – Смирнова	<i>p</i> -критерий
<i>x</i>	0.19	0.00
<i>y</i>	0.09	0.19
EC	0.08	0.41
Твёрдость почвы на глубине, см		
0–5	0.2	0.00
5–10	0.25	0.00
10–15	0.11	0.09
15–20	0.18	0.00
20–25	0.19	0.00
25–30	0.13	0.04
30–35	0.08	0.42
35–40	0.11	0.07
40–45	0.09	0.17
45–50	0.12	0.06

Последовательное добавление в регрессионную модель предсказательных переменных улучшает её свойства. Статистика *AIC* как критерий качества регрессионной модели характеризуется двумя локальными минимумами – значениями твёрдости почвы на глубине 5 – 10 и 35 – 40 см. Значения твёрдости почвы в диапазоне глубин от 10 до 30 см не принесут существенной информации для объяснения интенсивности пороев на участке, что видно по плавному увеличению статистики *AIC* и отсутствию достоверных различий между моделями по *Chi*-тесту. Качественное изменение в ха-

рактере влияния твёрдости на интенсивность пороев наблюдается на глубине 30 – 35 см, так как модель с участием этой переменной достоверно отличается от предыдущих моделей. Твёрдость почвы на больших глубинах вплоть до 50 см не несет важной дополнительной информации.

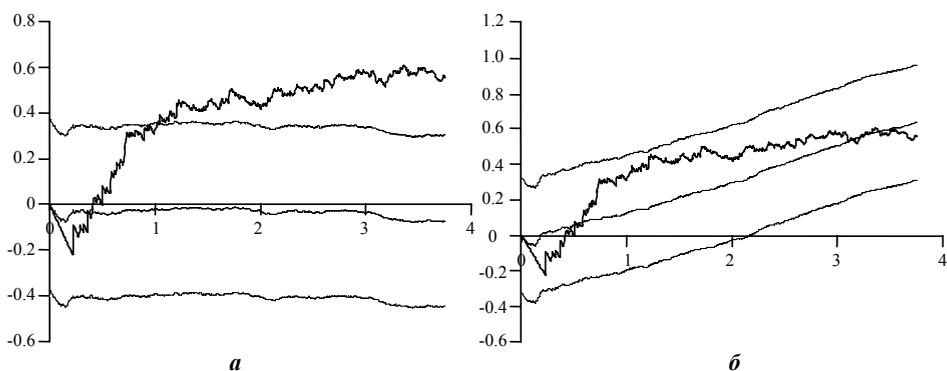


Рис. 2. *L*-функция для модели с постоянной интенсивностью процесса и доверительный интервал. По оси абсцисс – масштабный диапазон, м: *a* – модель Пуассона, *б* – модель тренда третьего порядка; горизонтальные линии указывают 95%-ный критический интервал для нулевой гипотезы

Таблица 2

Информационный критерий Акаике (*AIC*) для различных моделей точечного процесса

Ковариаты	Пуассона		Видома – Роулинсона				
			<i>r</i>	Радиус 0.2 м		Радиус 1.1 м	
	<i>AIC</i>	<i>Chi</i> -тест		<i>AIC</i>	η	<i>AIC</i>	η
Константа	599.00		0.20	571.99	0.31	383.49	5.82
Тренд	574.38	0.00	0.20	548.67	0.15	394.43	3.58
ЕС	576.35	0.85	0.20	550.53	0.15	395.57	3.54
Твёрдость почвы на глубине, см							
0–5	564.87	0.00	0.20	542.60	0.12	393.38	2.91
5–10	553.76	0.00	0.20	537.66	0.13	393.25	2.65
10–15	555.67	0.76	0.20	538.03	0.13	392.99	2.50
15–20	556.85	0.36	0.20	539.42	0.13	394.99	2.50
20–25	558.47	0.53	0.20	541.42	0.13	396.79	2.47
25–30	559.22	0.26	0.20	542.09	0.12	396.45	2.40
30–35	552.12	0.00	1.10	541.44	0.11	396.08	2.29
35–40	551.77	0.12	1.00	541.28	0.10	397.26	2.26
40–45	553.65	0.73	0.20	542.02	0.09	398.10	2.27
45–50	553.70	0.16	1.10	543.24	0.09	400.08	2.29

Примечание. В таблице представлены статистические характеристики последовательных усложняющихся моделей; каждая строка указывает на компоненту, которая добавляется к предыдущей модели; *Chi*-тест указывает на достоверность отличий модели в данной строке от предыдущей; η – статистика модели Видома – Роулинсона; *r* – абсолютный максимум.

Профиль логарифма псевдоподобия для модели Видома – Роулинсона имеет несколько локальных максимумов для различных моделей эффектов первого порядка. Максимумы соответствуют радиусам 0.2, 1.1, 2.2 и 2.6 м (рис. 3). Значения радиусов, соответствующие абсолютным максимумам, приведены в табл. 1. В модели Видома – Роулинсона предполагается, что взаимодействие между точечными объектами происходит на расстоянии не больше чем $2r$. Множественность локальных максимумов логарифмов псевдоподобия свидетельствует о сложном иерархическом характере взаимодействия между пороями в пространстве. Пространственные уровни взаимодействия соответствуют установленным локальным максимумам логарифма псевдоподобия.

Значимость локальных максимумов статистики *r* в модели Видома – Роулинсона изменяется в зависимости от выбранной модели, объясняющей неоднородность интенсивности роющей активности слепышей. В константной модели доминирует взаимодействие при $r = 0.2$ м и важное значение имеет взаимодействие при $r = 2.2$ м. Применение данных по твёрдости почвы в качестве предикторов, объясняющих изменчивость интенсивности точечного процесса, увеличивает значение взаимодействия на уровне $r = 1.1$ м. Наиболее вероятно, что речь идет о взаимодействии на уровне $r = 0.2$ м и периодическом процессе взаимодействия с лагом 1.1 м, вследствие чего возникают эффекты при $r = 1.1$ и 2.2 м. Поэтому для понимания природы взаимодействий на различных масштабных уровнях будут рассмотрены неоднородные модели точечных процессов Видома – Роулинсона для $r = 0.2$ и 1.1 м.

Как и следовало предполагать, однородная модель Видома – Роулинсона для $r = 0.2$ м хорошо описывает процесс на малых расстояниях (рис. 4). При превышении дистанции 2.2 м реальные данные демонстрируют отклонение от модели в сторону агрегации. Однородная модель для $r = 1.1$ м хорошо описывает точечный процесс на различных масштабных уровнях.

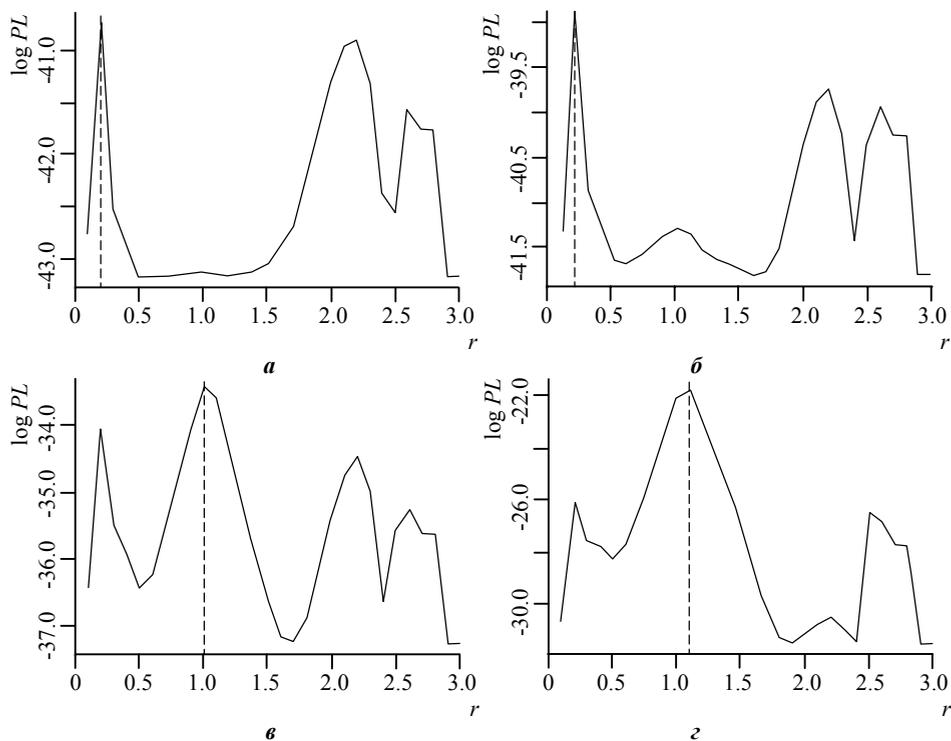


Рис. 3. Профиль логарифма псевдоподобия: *a* – константная модель; *б* – модель тренда; *в* – модель с учетом тренда, электропроводности и твердости и почвы до глубины 30 – 35 см; *г* – модель с учетом всех ковариат

По критерию *AIC* модель Видома – Роулинсона лучше описывает изучаемый точечный процесс, чем модель Пуассона, при этом модель Видома – Роулинсона с радиусом влияния 1.1 м является более адекватной, чем с радиусом влияния 0.2 м. Точечный процесс нельзя признать стационарным, поэтому применение неоднородных моделей значительно увеличивает качество описания процесса. Как в случае модели Пуассона, так и в случае модели Видома – Роулинсона с радиусом влияния 0.2 м наименьшим значением критерия *AIC* характеризуется модель, которая учитывает тренд третьего порядка и твердость почвы вплоть до уровня 5 – 10 см. Однородная модель Видома – Роулинсона с радиусом влияния 1.1 м харак-

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

теризуется наилучшими предсказательными способностями. Локальные минимумы статистики AIC для семейства моделей с радиусом влияния 1.1 м соответствуют включению данных по твёрдости почвы на горизонтах 0 – 15 см и 30 – 35 см.

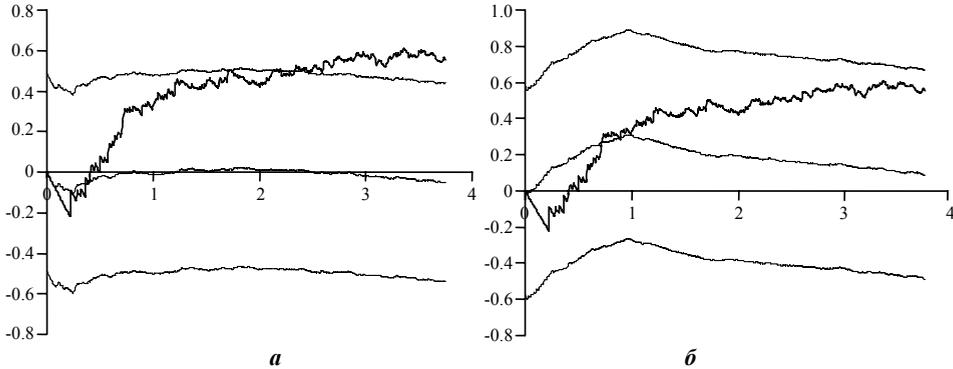


Рис. 4. L -функция для модели площадь – взаимодействие: *а* – радиус влияния 0.2 м, *б* – радиус влияния 1.1 м

В случае модели Видома – Роулинсона важную информацию о пространственном размещении точечных объектов дает статистика η . Для радиуса влияния 0.2 м этот показатель свидетельствует о наличии отталкивающего взаимодействия между пороями, вследствие чего формируется регулярная структура (что характерно для значений $\eta < 1$). С увеличением переменных-предикторов в регрессионных моделях показатель η уменьшается до асимптотического уровня 0.09. Значение $\eta = 0$ наблюдается в случае твёрдоядерного процесса (расстояние между точечными объектами может быть не меньше радиуса влияния). Такие свойства точечного процесса имеют очевидную экологическую интерпретацию: на малых расстояниях порою формируют регулярную структуру, при этом вычленение действия внешних факторов (эффектов первого порядка) позволяет получить практически идеально регулярное расположение пороев.

На уровне взаимодействия в пределах 1.1 м наблюдается четкая тенденция к агрегации пороев ($\eta > 1$). Учет эффектов первого порядка позволяет снизить оценку значимости эффектов второго порядка: при добавлении новых переменных-предикторов значение статистики η асимптотически стремится к уровню 2.26 – 2.29, что значительно меньше этого показателя для однородной модели ($\eta = 5.82$).

Таким образом, совокупность почвенных пороев слепышей представляет собой агрегированные структуры с регулярным расположением пороев в пределах агрегаций. Соотношение значимости между эффектами первого и второго порядков может быть оценено по статистике η для однородного процесса и асимптотической оценке этой статистики при увеличении числа переменных-предикторов, объясняющих экзогенную неоднородность интенсивности случайного точечного процесса.

Твёрдость почвы в области активности слепышей имеет сложную природу. На естественную мозаичность свойств почвенного покрова накладывается изменчивость твёрдости, вызванная педотурбационной деятельностью землероев. Очень важно дифференцировать в динамике показателей твёрдости почвы компоненту, которая существовала до зоогенного воздействия и представляет собой экзогенные факторы первого порядка, и зоогенную компоненту, которая является следствием, а не причиной. Эта задача решена с помощью SEPATH-анализа.

Предварительно проведенный многомерный факторный анализ (результаты не приведены) позволил установить существование четырех факторов (латентных переменных). Латентная переменная v_1 отражает изменчивость твёрдости почвы в горизонтах 0 – 15 см; переменная v_2 – в горизонтах 10 – 25 см, а переменная v_4 – в горизонтах 25 – 50 см. Переменная v_3 описывает педотурбационную активность слепышей (рис. 5).

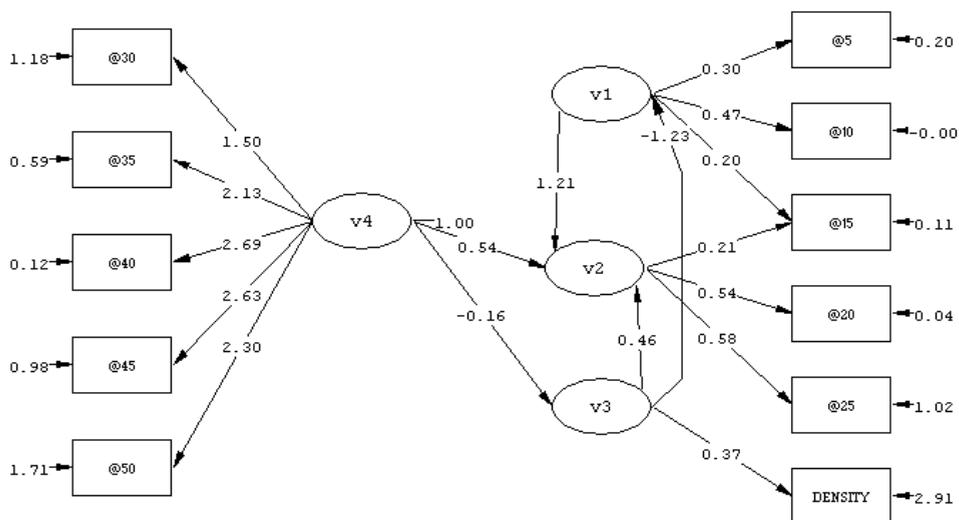


Рис. 5. Структурная диаграмма взаимосвязи твердости почвы и педотурбационной активности слепышей: @5 – 50 – твёрдость почвы на уровнях 0 – 5, ..., 45 – 50 см соответственно; Density – почвенные выбросы слепышей, г/м²; v_1 – 4 – латентные переменные. Цифры на стрелках, которые связывают переменные, указывают на ковариацию; цифры на стрелках, которые указывают на отдельную переменную – вариация переменной

Переменная v_4 отражает тренд твёрдости почвы на глубине 25 – 50 см в пределах изучаемого полигона, который существует без воздействия педотурбационной активности слепышей и позитивно влияет на твёрдость в верхних горизонтах почвенной толщи (горизонты 10 – 25 см, переменная v_2) и негативно – на педотурбационную активность слепышей. Таким образом, можно заключить, что в про-

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

цессе роющей активности слепыши выбирают те участки почвенной толщи, где твёрдость меньше. Необходимо отметить такую особенность: полученные данные не противоречат гипотезе о позитивном влиянии рытья почвы слепышами на её твёрдость в горизонтах 10 – 30 см (регрессионный коэффициент 0.46). Этот эффект может возникать как результат уплотнения стенок хода слепышей, а также в результате дренажа почвы почвенными ходами, в результате чего влажность почвы, окружающей ход, уменьшается, а её твёрдость – увеличивается.

В верхних почвенных горизонтах (0 – 15 см, переменная v_1) твёрдость уменьшается вследствие роющей деятельности слепышей (регрессионный коэффициент -1.23). В свою очередь, твёрдость почвы в верхнем почвенном горизонте позитивно влияет на твёрдость почвы в горизонтах 10 – 25 см. Динамика твёрдости почвы в верхнем почвенном горизонте определяется не только зоогенным фактором, но фитогенным фактором, а также режимом влажности и температуры поверхности почвы (Медведев, 2009).

Таким образом, причиной неоднородности интенсивности точечного процесса, который описывает распределение пороев в пределах изучаемого участка, является твёрдость почвы на глубине 25 – 50 см (влияние свойств почвы на больших глубинах также возможно, но не было исследовано в этой работе).

Качественно характер влияния пространственной гетерогенности мало зависит от выбранной модели взаимодействия между точками (табл. 3).

Между электрической проводимостью почвы и плотностью пороев существует отрицательная связь. Очевидно, что роющая активность слепышей приводит к уменьшению электрической проводимости почвы.

Таблица 3
Коэффициенты для различных вариантов статистических моделей точечных процессов

Переменные	Модели			
	Пуассона	Error	Видома – Роулинсона	
			Радиус 0.2 м	Радиус 1.1 м
Константа	9.145	2.375	10.402	5.019
EC	-2.765	2.188	-2.916	-1.097
Твердость почвы на глубине, см				
0–5	-0.502	0.328	-0.540	-0.795
5–10	-1.955	0.562	-1.862	-2.510
10–15	-0.095	0.581	0.036	0.398
15–20	0.106	0.320	0.062	0.032
20–25	-0.080	0.265	0.002	0.097
25–30	-0.849	0.443	-1.142	-0.924
30–35	0.948	0.327	1.227	1.303
35–40	-0.197	0.499	-0.563	-0.394
40–45	0.283	0.457	0.474	0.080
45–50	-0.508	0.363	-0.591	-0.447
Компоненты пространственного тренда				
X	-0.376	0.179	-0.432	-0.594
Y	-0.253	0.356	-0.468	1.914
X ²	0.017	0.012	0.014	0.024
X*Y	0.036	0.021	0.058	0.043
Y ²	0.053	0.042	0.056	-0.219
X ³	0.000	0.000	0.000	0.000
X ² *Y	-0.001	0.000	-0.002	-0.002
X*Y ²	0.000	0.001	0.000	0.002
Y ³	-0.003	0.002	-0.003	0.006

Примечание. X – абсцисса, Y – ордината.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе установлено, что распределение пороев слепышей в пределах изучаемого участка не является случайным. Учет эффектов первого порядка через использование ковариат (показатели почвенных свойств и координат как характеристики пространственного тренда) позволяют значительно улучшить описательные способности статистических моделей, отражающих распределение пороев как точечных объектов. Также достоверность моделей сильно возрастает, если учитывать эффекты второго порядка – взаимодействия между пороями. Это обстоятельство свидетельствует о том, что слепышам энергетически не выгодно делать выбросы почвы в виде пороев «случайно близко».

Методическую сложность представляет задача дифференциации ковариат на предикторов (причины изменения интенсивности педотурбационной активности) и маркеров (показатели результатов произведенной педотурбации). Для регрессионного анализа формально различия между ними нет. Применение SEPATN-анализа позволило выявить структуру взаимосвязей между показателями твёрдости почвы, которая также может быть интерпретирована с точки зрения известных сведений об экологии слепышей. Установлено, что твёрдость почвы в горизонтах 0 – 5 и 5 – 10 см уменьшается с ростом педотурбационной активности слепышей. Твёрдость почвы на глубине 10 – 25 см не имеет однозначной связи с активностью рытья почвы слепышами. Для горизонтов 25 – 30, 30 – 35 и 35 – 40 см характерны противоположные зависимости между интенсивностью точечного процесса и твёрдостью почвы. Для горизонта 25 – 30 см связь отрицательная, для 30 – 35 – положительная, а для 35 – 40 см – снова отрицательная. Как показано в результате SEPATN-анализа, твёрдость почвы на рассматриваемой глубине наиболее вероятно является влияющим фактором, а интенсивность пороев является результатом этого влияния.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Медведев В. В. Твёрдость почвы / Национальный научный центр «Институт почвоведения и агрохимии им. А. Н.Соколовского» УААН. Харьков : Изд-во «Городская типография», 2009. 152 с.
- Пахомов А. Е. Биогеоэкологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины : в 2 т. Т. 1. Механический тип воздействия. Днепропетровск : Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1998. 232 с.
- Пузаченко А. Ю., Власов А. А. Роющая деятельность обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* Rodentia, Spalacidae // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 11. С. 91 – 103.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. 1974. Vol. 19, № 6. P. 716 – 723.
- Baddeley A., Moller J., Waagepetersen R. Non- and semiparametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns // Stat. Neerlandica. 2000. Vol. 54. P. 329 – 350.
- Baddeley A., Turner R. Spatstat : an R package for analyzing spatial point patterns // J. Stat. Software. 2005. Vol. 12. P. 1 – 42.
- Cornulier T., Bretagnolle V. Assessing the influence of environmental heterogeneity on bird spacing patterns : a case study with two raptors // Ecography. 2006. Vol. 29. P. 240 – 250.
- Heth G. Burrow patterns of the mole rat *Spalax ehrenbergi* in two soil types (terra-rossa and rendzina) in Mount Carmel // Israel. J. Zool. 1989. Vol. 217. P. 39 – 56.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

Luna F., Antinuchi C. D. Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: effect of soil hardness // *Can. J. Zool.* 2006. Vol. 84. P. 661 – 667.

Luna F., Antinuchi C. D., Busch C. Digging energetics in the South American rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae) // *Can. J. Zool.* 2002. Vol. 80. P. 2144 – 2149.

Moller J., Waagepetersen R. An introduction to simulation-based inference for spatial point processes // *Spatial statistics and computational methods* / ed. J. Moller. New York : Springer, 2002. P. 143 – 198.

Nevo E. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1979. Vol. 10. P. 269 – 308.

Pennisi B. V., van Iersel M. 3 ways to measure medium EC // *GMPro.* 2002. Vol. 22, № 1. P. 46 – 48.

Reichman O. J., Smith S. C. Borrows and borrowing behavior by mammals // *Current Mammalogy.* New York : Springer-Verlag, 1990. P. 197 – 244.

Ripley B. D. The second-order analysis of stationary point processes // *J. of Applied Probability.* 1976. Vol. 13. P. 255 – 266.

Structural Equation Modeling / ed. R. H. Hoyle. Thousand Oaks ; London ; New Delhi : SAGE Publications, Inc., 1995. 289 p.

Vleck D. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae* // *Physiol. Zool.* 1979. Vol. 52. P. 122 – 125.

Vleck D. Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae* // *Oecologia.* 1981. Vol. 49. P. 391 – 396.

Widom B., Rowlinson J. S. A new model for the study of liquid-vapor phase transitions // *J. Chem. Phys.* 1970. Vol. 52. P. 1670 – 1684.

УДК 591.9:598.2

СХОДСТВО ГРАНИЦ АРЕАЛОВ ПТИЦ С ИЗОТЕРМАМИ ЛЕТНИХ МЕСЯЦЕВ В ТУНДРОВОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

В. С. Жуков

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: vszhukov@ngs.ru*

Поступила в редакцию 09.03.11 г.

Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины. – Жуков В. С. – У 111 видов птиц (80% от числа гнездящихся) обнаружено сходство с изотермами летних месяцев их южных и северных границ ареалов в 23 и 91 случаях соответственно. Из 23 случаев сходства южных границ гнездования 8, 11 и 4 случая приходится на изотермы июня, июля и августа соответственно. Из 91 случая сходства северных границ гнездования 28, 55 и 8 случаев приходится на изотермы июня, июля и августа соответственно. В обеих группах птиц (в случаях сходства изотерм летних месяцев с южными и северными границами ареалов) средняя масса птиц, чьи границы ареалов близки изотермам самого холодного из летних месяцев – июня (соответственно 1384 и 985 г), в 3.2 – 3 раза больше, чем средняя масса птиц, чьи границы ареалов близки изотермам самого тёплого месяца – июля (соответственно 430 и 329 г). Средняя масса птиц, чьи границы ареалов близки изотермам среднего по температуре месяца – августа, в обоих случаях вновь увеличивается соответственно в 1.2 и 1.7 раза (до 535 и 546 г). У наиболее крупных видов птиц (Anseriformes) северные границы ареалов совпадают только с изотермами июня и июля (соответственно 10 и 8 случаев). У менее крупных птиц (Charadriiformes) северные границы ареалов тоже близки только изотермам июня и июля, но случаев совпадений с изотермами июля несколько больше (соответственно 7 и 11). У самых мелких птиц (Passeriformes) большинство совпадений северных границ ареалов с изотермами отмечено в июле (28) и значительно меньше – в июне и особенно в августе (соответственно 7 и 3). У Falconiformes число случаев совпадений северных границ ареалов с изотермами более равномерно по месяцам от июня к августу (соответственно 3, 4 и 2).

Ключевые слова: птицы, гнездовые ареалы, изотермы, тундровая зона.

Similarity of the bird breeding range boundaries and the summer month isotherms in the tundra zone of the Western-Siberian plain. – Zhukov V. S. – For 111 bird species (80% of the total number of breeding species), their southern and northern boundaries of breeding ranges resemble the summer month isotherms in 23 and 91 cases, respectively. Of these 23 similarity cases of the southern boundaries, 8, 11, and 4 cases show similarity to the isotherms of June, July, and August, respectively. Of the 91 similarity cases of the northern boundaries, 28, 55, and 8 cases show similarity to the isotherms of June, July, and August, respectively. In both bird groups (in the case of similarity of the summer month isotherms with the southern and northern range boundaries) the average weight of the birds whose range boundaries are close to the isotherms of June (the coldest summer month), 1,384 and 985 g, respectively, is by 3 – 3.2 times higher than that of the birds whose range boundaries are close to the isotherms of July (the warmest summer month), 430 and 329 g, respectively. The average weight of the birds whose breeding range boundaries are close to the isotherms of August, the temperature-average summer month, in both cases increases again, by 1.2 and 1.7 times, respectively (up to 535 and 546 g). For the largest bird species (Anseriformes), the northern range boundaries are only close to the June and July isotherms (10 and 8 cases, respectively). For smaller birds (Charadriiformes), their northern range boundaries are also

СХОДСТВО ГРАНИЦ АРЕАЛОВ ПТИЦ

close to the June and July isotherms only, but July somewhat predominates (7 and 11 cases, respectively). For the smallest birds (Passeriformes), the majority of coincidences of their northern boundaries to the summer month isotherms are revealed for July (28); in June and, especially, in August this number is much lower (7 and 3, respectively). For Falconiformes, the number of similarity cases of its northern range boundaries to the isotherms is more uniform from June to August (3, 4, and 2 cases, respectively).

Key words: birds, breeding ranges, isotherms, tundra zone.

ВВЕДЕНИЕ

Впервые связь распространения животных и растений с изотермами установлено великий немецкий естествоиспытатель А. Ф. Гумбольдт (1769 – 1859) (Пузанов, 1938; Кафанов, Кудряшов, 2007; Humboldt, 1817). В настоящее время сходство распространения животных и растений с изотермами широко известна (Пузанов, 1938; Бигон и др., 1989). Так, установлено, что распространение коростеля к северу примерно ограничено июльской изотермой +17°C (Fruhauf, 1997). Ареал вальдшнепа располагается приблизительно между июльскими изотермами +12 и +24°C (Hoodless, 1995). Более того, с летней температурой воздуха связано не только распространение отдельных видов птиц, но и их видовое разнообразие в целом (Turner et al., 1988). Однако о связях ареалов птиц тундровой зоны Северной Евразии автор опубликованных данных не обнаружил. Нет их, в частности, и по тундровой зоне Западно-Сибирской равнины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проведено сравнение границ репродуктивных ареалов птиц с очертаниями изотерм приземного слоя воздуха. Границы ареалов рассматриваются в основном по справочнику В. К. Рябицева (2008). По изученности ареалов птиц, в настоящее время тундровая зона Западной Сибири – один из самых хорошо исследованных регионов России. Изотермы взяты из Климатического атласа СССР (1960). Сходство изотерм с границами ареалов птиц рассматривается не только в пределах тундровой зоны Западно-Сибирской равнины, но несколько шире: к западу, включая Большеземельскую тундру до р. Печора, и к востоку – до западной оконечности полуострова Таймыр, т.е. в пределах карт-схем ареалов в справочнике-определителе «Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири» (Рябицев, 2008). Прогиб к югу многих изотерм в районе Северного Урала не принимался в расчёт по двум причинам. Во-первых, этот прогиб очень узок. Во-вторых, сходство границы ареалов птиц с этим прогибом выявлено только у 4 видов. Это южные границы ареалов *Lagopus mutus* (Montin, 1781), *Eudromias morinellus* (Linnaeus, 1758), *Stercorarius longicaudus* Vieillot, 1819 и *Plectrophenax nivalis* (Linnaeus, 1758). Южная граница гнездования *Falco peregrinus* Tunstall, 1771 на территории Западно-Сибирской равнины находится значительно южнее границы, указанной В. К. Рябицевым (2008), т.е., по крайней мере, южнее южных границ тундровой зоны (Ю. С. Равкин, С. М. Цыбулин, И.В. Покровская, личные сообщения).

Изотермы в статье сравнивали с основными границами гнездовых ареалов, т.е., как правило, без учёта отдельных случаев гнездования птиц вне основных ареалов, а также анклавных областей гнездования. Последнее касается южных

анклавов гнездовых ареалов 3 видов: *Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758), *St. longicaudus* Vieillot, 1819 и *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758). Несмотря на то, что обыкновенную (*Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758)) и пепельную (*A. hornemanni* (Holboell, 1843)) чечёток автор статьи считает отдельными видами, в настоящей статье их ареалы считаются единым целым, так как разграничить ареалы этих двух близких видов в пределах изучаемого региона не представляется возможным.

Данные по средней сырой массе птиц взяты из Банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, которые, в свою очередь, заимствованы из нескольких литературных источников, указанных ранее (Жуков, 2006). Сроки размножения птиц в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины и соседних регионах взяты из нескольких источников (Данилов и др., 1984; Гынгазов, Миловидов, 1977; Головатин, Пасхальный, 2005; наши данные). Латинские названия птиц даны по «Списку птиц Российской Федерации» (Коблик и др., 2006) с некоторыми изменениями (Жуков, 2004, 2009). Геоботанические границы подзон и подзональных полос тундровой зоны трактуются по врезке карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (Ильина и др., 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Конфигурации изотерм летних месяцев (июня, июля и августа) в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины имеют следующие особенности (рис. 1 – 3). Почти все изотермы этих месяцев расположены не вдоль параллелей, как следовало бы ожидать исходя из теоретических представлений, а несколько по-другому. В восточной части территории они в разной степени смещены к северу. Некоторые летние изотермы от западной части к восточной поднимаются к северу с наклоном примерно в 30 – 50°. Оказалось, что северные и южные границы ареалов многих видов птиц тундровой зоны расположены здесь примерно так же.

В тундровой зоне Западно-Сибирской равнины установлено гнездование 138 видов птиц (Жуков, 2010). Из них у 118 видов (86%) те или иные границы ареала проходят через тундровую зону Западно-Сибирской равнины. У 13 видов ареалы заходят в тундровую зону незначительно, основные их (преимущественно северные) границы ареалов лежат южнее. Это *Circus macrourus* (S. G. Gmelin, 1771), *Grus grus* (Linnaeus, 1758), *Motacilla cinerea* Tunstall, 1771, *Turdus naumanni* Temminck, 1820, *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793), *Ph. trochiloides* (Sundevall, 1837), *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758, *Pica pica* (Linnaeus, 1758), *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758), *Numenius arquata* (Linnaeus, 1758), *Larus minutus* Pallas, 1776, *L. ridibundus* Linnaeus, 1766 и *Sterna hirundo* Linnaeus, 1758. При этом если у первых 8 видов этой группы границы ареалов более или менее близки каким-либо изотермам летних месяцев (которые не рассматриваются в настоящей статье, так как эти границы лежат вне пределов тундровой зоны), то у 5 последних видов северные границы ареалов не имеют сходства ни с одной из изотерм.

Следующие 13 видов гнездятся по всей тундровой зоне Западно-Сибирской равнины и границы их ареалов лежат вне пределов этой территории: северные границы – севернее, южные – южнее. Это *Clangula hyemalis* (Linnaeus, 1758), *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763), *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758), *Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763), *Falco peregrinus* Tunstall, 1771, *Charadrius hiaticula* Linnaeus, 1758,

СХОДСТВО ГРАНИЦ АРЕАЛОВ ПТИЦ

Phalaropus lobatus (Linnaeus, 1758), *Larus heuglini* Bree, 1876, *Sterna paradisaea* Pontoppidan, 1763, *Anthus cervinus* (Pallas, 1811), *Motacilla alba* Linnaeus, 1758, *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758) и *Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758).

У одного вида (*Larus hyperboreus* Gunnerus, 1767) в пределах тундровой зоны находится южная граница ареала, однако эта граница весьма своеобразна. Бургомистр гнездится лишь в относительно узкой прибрежной полосе северных морей и морских заливов. Поэтому южную границу ареала этого вида трудно связать с какой-либо изотермой. Однако, если не следовать всем изгибам южной границы ареала этого вида, которая обусловлена изгибами морских побережий, а ориентироваться на области наиболее южного распространения, то южная граница гнездования бургомистра в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины более или менее сходна с изотермой августа +8°C, только с одной оговоркой. В районе Енисейского залива эта граница идёт несколько южнее указанной изотермы. Сходно, но несколько шире распространена на гнездовании *Branta bernicla* (Linnaeus, 1758). Она более широко проникает вглубь материка и у этого вида выявлено более чёткое сходство южной границы ареала с одной из изотерм, а именно с изотермой августа +7°C.

И, наконец, у 111 видов птиц (80% от числа всех гнездящихся видов и 94% от числа видов, у которых хотя бы одна из границ ареала проходит через тундровую зону Западно-Сибирской равнины) границы ареалов близки или совпадают с изотермами приземного слоя воздуха одного из летних месяцев.

С какими-либо изотермами июня, июля и августа близки или совпадают границы ареалов в 36, 66 и 12 случаях соответственно, т.е. в 32, 58 и 10% случаев соответственно. Сумма этих совпадений (114) на 3 больше числа видов, у которых

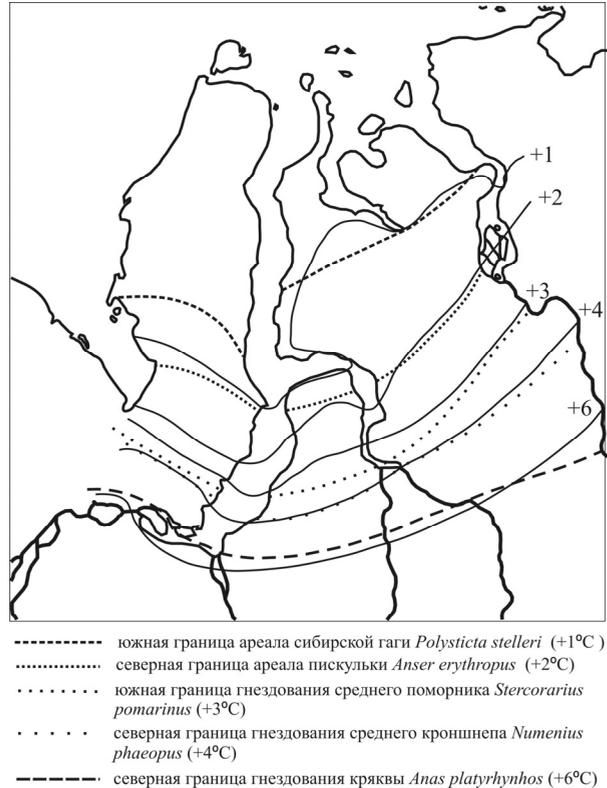
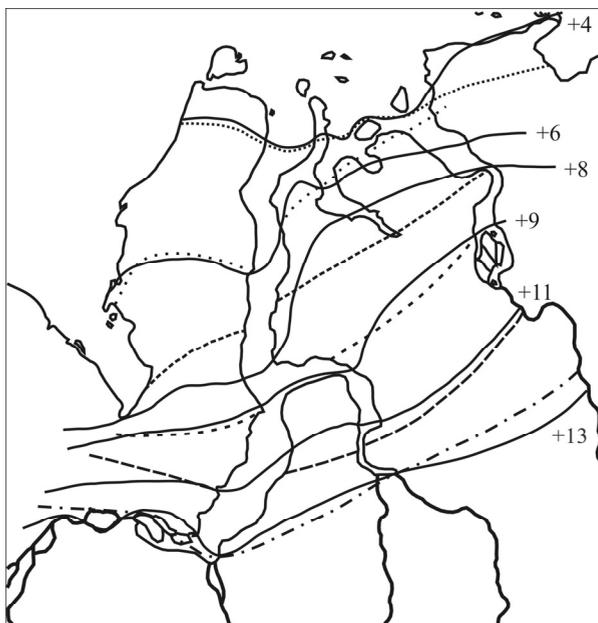


Рис. 1. Некоторые изотермы приземного слоя воздуха в июне (от +1 до +6°C) в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины и сходные с ними границы ареалов птиц

границы ареалов совпадают с изотермами. Это связано с тем, что у трёх видов – *B. ruficollis*, *P. fulva* и *C. melanotos* – с какими-либо изотермами совпадают обе границы ареалов (северная и южная). Кроме того, северные границы двух подвидов – малого веретенника (*L. lapponica lapponica* и *L. l. taymyrensis*) – рассматри-



- северная граница гнездования белой куропатки *Lagopus lagopus* (+4°C)
- северная граница гнездования рябинника *Turdus pilaris* (+6°C)
- южная граница гнездования камнешарки *Arenaria interpres* (+8°C)
- - - - южная граница гнездования гаги-гребенуши *Somateria spectabilis* (+9°C)
- северная граница гнездования обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus* (+11°C)
- . . . северная граница гнездования славки-мельничка *Sylvia curruca* (+13°C)

Рис. 2. Некоторые изотермы приземного слоя воздуха в июле в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины и сходные с ними границы ареалов птиц

91 случая сходства северных границ ареалов в 28 случаях это касается изотерм июня, в 55 случаях – изотерм июля и в 8 случаях – изотерм августа (табл. 2).

Из 23 случаев сходства южных границ ареалов с изотермами летних месяцев большинство составляют представителя отряда *Charadriiformes* (13 случаев или 57%) и *Anseriformes* (6 или 26%). Меньше *Passeriformes* (2 или 9%) и особенно – *Strigiformes* и *Galliiformes* (по 1 или по 4%) (рис. 4).

Из 91 случая сходства северных границ ареалов с изотермами летних месяцев большинство составляют представители *Passeriformes* (38 случаев или 42%), мень-

ваются отдельно. При этом южная граница первого подвида лежит южнее рассматриваемой территории, а южная граница второго подвида лишь краем заходит на северо-восток рассматриваемой территории и её трудно связать с какой-либо изотермой. В то же время в связи с тем, что ареал двух видов чечёток рассматривается как единое целое, число случаев совпадения больше не на 4, а на 3.

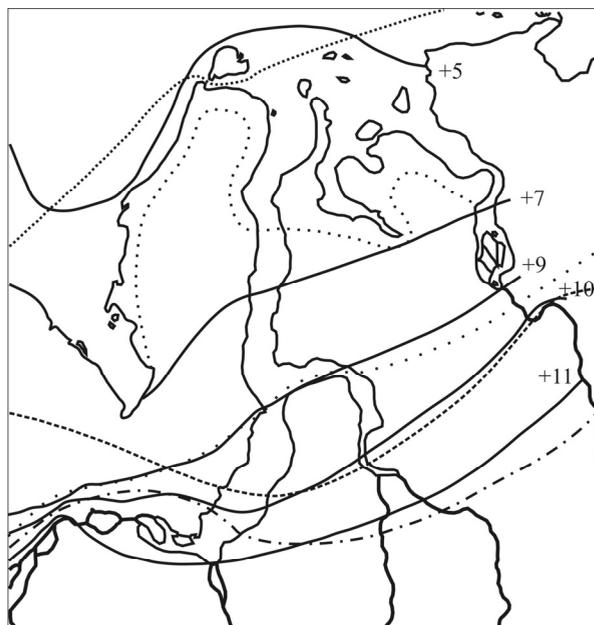
Итого, по трём месяцам отмечено 23 случая сходства (20%) очертаний изотерм с южными границами ареалов и 91 случай (80%) – с северными границами ареалов (табл. 1). При этом случай совпадения северо-западной границы ареала *C. orientalis* с июньской изотермой +3°C отнесён к группе совпадений с северными границами ареалов. Из 23 случаев сходства южных границ ареалов птиц в 8 случаях это касается изотерм июня, в 11 случаях – изотерм июля и в 4 случаях – изотерм августа. Из

СХОДСТВО ГРАНИЦ АРЕАЛОВ ПТИЦ

ше *Anseriformes* и *Charadriiformes* (по 18 и по 20%), а также *Falconiformes* (9 и 10%) (рис. 5). Доля каждого из остальных 5 отрядов (*Galliformes*, *Columbiformes*, *Cuculiformes*, *Strigiformes* и *Piciformes*) составляет 1 – 2 случая или 1 – 2%. Таким образом, среди птиц, у которых в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины имеются южные границы ареалов, совпадающие с какой-либо изотермой, есть представители 5 отрядов, в то время как у птиц, имеющих северные границы ареалов (совпадающие с какой-либо изотермой), – представители 9 отрядов.

У наиболее крупных видов птиц (*Anseriformes*) северные границы ареалов совпадают только с изотермами июня и июля (соответственно 10 и 8 случаев) (рис. 5). У менее крупных птиц *Charadriiformes* северные границы ареалов тоже близки только изотермам июня и июля, но случаев совпадений с изотермами июля несколько больше (соответственно 7 и 11). У самых мелких птиц (*Passeriformes*) большинство совпадений северных границ ареалов отмечено в июле (28) и значительно меньше – в июне и, особенно, в августе (соответственно 7 и 3). У *Falconiformes* число случаев совпадений северных границ ареалов более равномерно по месяцам от июня к августу (соответственно 3, 4 и 2).

В целом таксономические отличия у сравниваемых нами двух групп птиц (у которых с летними изотермами совпадают южные или северные границы ареалов) объясняются следующими причинами. Установлено, что в тундровой зоне в репродуктивный период для большинства неворобьиных птиц характерны существенно меньшие энергетические расходы, чем у воробьиных птиц и некоторых мелких видов куликов, у которых уровень энергетических затрат достигает верхних возможностей существования (Кривцов, 1993).



Южные границы:

- Морской песочник *Calidris maritima* (Brunnich, 1764) (+6)
- Чёрная казарка *Branta bernicla* (Linnaeus, 1758) (+7)
- Тундрная куропатка *Lagopus mutus* (Montin, 1781) (+9)

Северные границы:

- Серый сорокопуд *Lanius excubitor* Linnaeus, 1758 (+10)
- - - - - Перепелятник *Accipiter nisus* (Linnaeus, 1758) (+11)

Рис. 3. Некоторые изотермы приземного слоя воздуха в августе в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины и сходные с ними границы ареалов птиц

Таблица 1

Сходство южных границ ареалов птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины с изотермами приземного слоя воздуха

Вид	Месяц	Изотерма, °С	Примечание
<i>Polysticta stelleri</i> (Pallas, 1769)	Июнь	+1	–
<i>Calidris ferruginea</i> (Pontoppidan, 1763)	То же	+2	–
<i>Calidris melanotos</i> (Vieillot, 1819)	«	+2	На востоке Гыданского полуострова граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Branta ruficollis</i> (Pallas, 1769)	«	+3	–
<i>Anser albifrons</i> (Scopoli, 1769)	«	+3	–
<i>Pluvialis fulva</i> (J.F. Gmelin, 1789)	«	+3	–
<i>Stercorarius pomarinus</i> (Temminck, 1815)	«	+3	–
<i>Cygnus bewickii</i> Yarrell, 1830	«	+4	В Предуралье и в восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Phalaropus fulicarius</i> (Linnaeus, 1758)	Июль	+6	На Гыданском полуострове граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Arenaria interpres</i> (Linnaeus, 1758)	То же	+8	–
<i>Somateria spectabilis</i> (Linnaeus, 1758)	«	+9	–
<i>Bubo scandiacus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+9	–
<i>Eremophila alpestris</i> (Linnaeus, 1758)	«	+10	–
<i>Plectrophenax nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	«	+10	–
<i>Calidris alpina</i> (Linnaeus, 1758)	«	+11	Без учёта южного анклава
<i>Eudromias morinellus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+12	–
<i>Calidris minuta</i> (Leisler, 1812)	«	+12	–
<i>Stercorarius parasiticus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+12	Без учёта южного анклава
<i>Stercorarius longicaudus</i> Vieillot, 1819	«	+12	То же
<i>Calidris maritima</i> (Brunnich, 1764)	Август	+5	К западу от Обской губы граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Branta bernicla</i> (Linnaeus, 1758)	То же	+7	–
<i>Lagopus mutus</i> (Montin, 1781)	«	+9	–
<i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus, 1758)	«	+10	Без учёта южного анклава ареала

Гнездовые ареалы птиц формируются, кроме прочих факторов, ещё и под влиянием возможности нахождения корма для птенцов к моменту их вылупления. «На начальных стадиях роста, как у большинства других животных, птенцы требуют совсем другую пищу, чем взрослые птицы, и найти этот особый корм и прочие сопутствующие условия для их жизни можно далеко не всегда» (Портенко, 1974). В тундровой зоне очень важным фактором в распространении многих видов животных и растений является теплообеспеченность. Лучше всего теплообеспеченность иллюстрируют расположение и конфигурация изотерм летних месяцев.

Средняя масса 23 видов птиц, для которых отмечено сходство южных границ их ареалов с изотермами летних месяцев, составляет 780 г. Средняя масса 91 вида птиц, для которых отмечено сходство северных границ их ареалов с изотермами летних месяцев, составляет 550 г, т.е. в 1.4 раза меньше. Такое отличие рассмотренных двух групп птиц по их средней массе является проявлением правила Бергмана, которое гласит, что с продвижением с юга на север масса животных увеличивается. Средняя масса птиц тех видов, южные границы ареалов которых близки изотермам июня, июля и августа, составляет 1384, 430 и 535 г соответственно.

СХОДСТВО ГРАНИЦ АРЕАЛОВ ПТИЦ

Таблица 2

Сходство северных границ ареалов птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины с изотермами приземного слоя воздуха

Вид	Месяц	Изотерма, °С	Примечание
1	2	3	4
<i>Melanitta fusca</i> (Linnaeus, 1758)	Июнь	+1	На Гыданском полуострове граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Anser erythropus</i> (Linnaeus, 1758)	То же	+2	–
<i>Anas penelope</i> Linnaeus, 1758	«	+2	На Тазовском полуострове граница ареала проходит несколько севернее изотермы
<i>Falco columbarius</i> Linnaeus, 1758	«	+2	–
<i>Gallinago media</i> (Latham, 1787)	«	+2	–
<i>Passer montanus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+2	На полуострове Таймыр граница ареала расположена несколько севернее изотермы
<i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+3	В Предуралье и в районе р. Енисей граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Bucephala clangula</i> (Linnaeus, 1758)	«	+3	На юго-западе полуострова Ямал граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus, 1758)	«	+3	В приполярном Предуралье граница ареала проходит несколько севернее изотермы
<i>Falco gyrfalco</i> Linnaeus, 1758	«	+3	То же
<i>Tringa erythropus</i> (Pallas, 1764)	«	+3	–
<i>Xenus cinereus</i> (Guldenstadt, 1775)	«	+3	–
<i>Limosa lapponica lapponica</i> (Linnaeus, 1758)	«	+3	Гнездится к западу до полуострова Явай
<i>Larus canus</i> Linnaeus, 1758	«	+3	В приполярном Предуралье граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Phylloscopus borealis</i> (Blasius, 1858)	«	+3	Не считая единичного гнездования в окр. пос. Антипаюта
<i>Corvus orientalis</i> Eversmann, 1841	«	+3	–
<i>Mergus merganser</i> Linnaeus, 1758	«	+4	В районе г. Дудинка граница ареала проходит несколько севернее изотермы
<i>Numenius phaeopus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+4	–
<i>Surnia ulula</i> (Linnaeus, 1758)	«	+4	–
<i>Loxia leucoptera</i> J.F. Gmelin, 1789	«	+4	–
<i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758	«	+4	В Предуралье граница ареала проходит несколько севернее изотермы
<i>Anas clypeata</i> Linnaeus, 1758	«	+5	В восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Mergellus albellus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+5	В приполярном Предуралье граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758)	«	+5	В восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит южнее изотермы
<i>Pinicola enucleator</i> (Linnaeus, 1758)	«	+5	–
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	«	+5	В восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Anas querquedula</i> Linnaeus, 1758	«	+6	В восточной части граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus, 1758	«	+6	То же
<i>Lagopus lagopus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+4	–

Продолжение табл. 2

1	2	3	4
<i>Anser fabalis</i> (Latham, 1787)	Июль	+4	–
<i>Pluvialis fulva</i> (J.F. Gmelin, 1789)	То же	+4	–
<i>Philomachus pugnax</i> (Linnaeus, 1758)	«	+4	–
<i>Calidris temminckii</i> (Leisler, 1812)	«	+4	–
<i>Branta ruficollis</i> (Pallas, 1769)	«	+5	–
<i>Anas acuta</i> Linnaeus, 1758	«	+5	–
<i>Aythya marila</i> (Linnaeus, 1761)	«	+5	В восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Pluvialis apricaria</i> (Linnaeus, 1758)	«	+5	–
<i>Calidris melanotos</i> (Vieillot, 1819)	«	+5	–
<i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan, 1763)	«	+5	–
<i>Motacilla citreola</i> Pallas, 1776	«	+5	–
<i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus, 1758)	«	+5	–
<i>Acanthis flammea</i> (Linnaeus, 1758) + <i>Acanthis hornemanni</i> (Holboell, 1843)	«	+5	–
<i>Melanitta nigra</i> (Linnaeus, 1758)	«	+6	–
<i>Mergus serrator</i> Linnaeus, 1758	«	+6	–
<i>Anas crecca</i> Linnaeus, 1758	«	+6	–
<i>Tringa glareola</i> Linnaeus, 1758	«	+6	На Гыданском полуострове граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Lymnocyptes minimus</i> (Brünnich, 1764)	«	+6	То же
<i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	«	+6	–
<i>Gallinago stenura</i> (Bonaparte, 1830)	«	+6	–
<i>Limosa lapponica taymyrensis</i> Engelmoer et Roselaar, 1998	«	+6	Гнездится к востоку до западной части бассейна р. Таз
<i>Anthus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	«	+6	На Гыданском полуострове не гнездится, на Тазовском полуострове северная граница ареала проходит по изотерме июля +9°C
<i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758	«	+6	–
<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766	«	+6	–
<i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+6	Идеально совпадает, так как вид легко опознаётся
<i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	«	+6	–
<i>Ocyris pusillus</i> (Pallas, 1776)	«	+6	–
<i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+6	На полуострове Ямал северная граница ареала проходит несколько севернее, а на Гыданском полуострове – несколько южнее изотермы
<i>Calamodus schoenobaenus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+7	На Гыданском полуострове граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Schoenichus schoenichus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+7	То же
<i>Schoenichus pallasi</i> (Cabanis, 1851)	«	+7	На полуострове Ямал граница ареала проходит несколько севернее, а на Гыданском полуострове – несколько южнее изотермы
<i>Riparia riparia</i> (Linnaeus, 1758)	«	+8	На Гыданском полуострове граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Anthus gustavi</i> (Swinhoe, 1863)	«	+8	–
<i>Aythya fuligula</i> (Linnaeus, 1758)	«	+9	В восточной части Гыданского полуострова граница ареала проходит несколько южнее изотермы

СХОДСТВО ГРАНИЦ АРЕАЛОВ ПТИЦ

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	«	+9	На Югорском полуострове граница ареала проходит несколько севернее, а на Гыданском полуострове – несколько южнее изотермы
<i>Motacilla flava</i> Linnaeus, 1758	«	+9	–
<i>Prunella montanella</i> (Pallas, 1776)	«	+9	–
<i>Turdus eunomus</i> Temminck, 1831	«	+9	В восточной части Гыданского полуострова граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Corvus cornix</i> Linnaeus, 1758	«	+9	–
<i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus, 1758	«	+11	В восточной части Гыданского полуострова граница ареала проходит несколько севернее изотермы
<i>Carpodacus erythrimus</i> (Pallas, 1770)	«	+11	–
<i>Cuculus canorus</i> Linnaeus, 1758	«	+12	–
<i>Bombicilla garrulus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+12	–
<i>Parus cinctus</i> Boddaert, 1783	«	+12	–
<i>Aquila chrysaetos</i> (Linnaeus, 1758)	«	+13	В восточной части граница ареала проходит несколько южнее
<i>Falco tinnunculus</i> Linnaeus, 1758	«	+13	В восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит южнее изотермы
<i>Tringa nebularia</i> (Gunnerus, 1767)	«	+13	То же
<i>Cuculus horsfieldi</i> Moore, 1857	«	+13	В приполярном Предуралье граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Alauda arvensis</i> Linnaeus, 1758	«	+13	В восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит значительно южнее изотермы
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+13	В восточной части Западно-Сибирской равнины граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Tarsiger cyanurus</i> (Pallas, 1773)	«	+13	В районе р. Печора граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Curruca curruca</i> (Linnaeus, 1758)	«	+13	–
<i>Ficedula albicilla</i> (Pallas, 1811)	«	+13	–
<i>Falco subbuteo</i> Linnaeus, 1758	«	+14	Граница ареала проходит на полуострове Ямал несколько севернее, а в районе р. Енисей – несколько южнее изотермы
<i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	Август	+10	Граница ареала совпадает в районах городов Нарьян-Мара и Дудинки, но по югу полуострова Ямал и Тазовского полуострова проходит несколько южнее изотермы
<i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	То же	+10	В Предуралье граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Columba livia</i> J. F. Gmelin, 1789	«	+10	–
<i>Picoides tridactylus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+10	В приполярном Предуралье граница ареала проходит несколько южнее изотермы
<i>Lanius excubitor</i> Linnaeus, 1758	«	+10	–
<i>Saxicola maura</i> (Pallas, 1773)	«	+10	Немного хуже северная граница ареала совпадает с изотермой июля +12°C
<i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth, 1842)	«	+10	То же
<i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus, 1758)	«	+11	На полуострове Ямал граница ареала проходит несколько севернее изотермы, а в районе р. Енисей – несколько южнее

Средняя масса птиц тех видов, *северные* границы ареалов которых близки изотермам июня, июля и августа, составляет 985, 329 и 546 г соответственно. У более крупных птиц первой группы (28 видов) более длителен репродуктивный

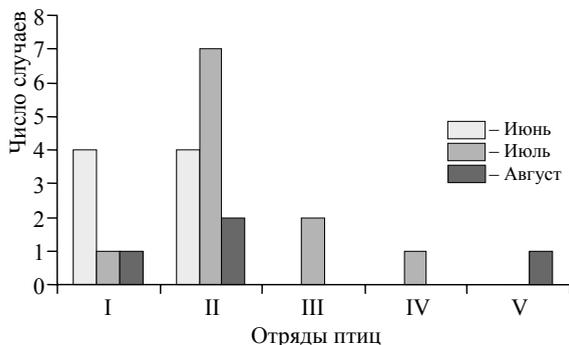


Рис. 4. Таксономические отличия видов птиц, чьи южные границы ареалов в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины близки изотермам июня, июля и августа ($n = 23$): I – Anseriformes, II – Charadriiformes, III – Passeriformes, IV – Strigiformes, V – Galliformes

период, поэтому большинство видов птиц этой группы начинают размножаться раньше, чем птицы двух других групп. Так, в первую группу вошли такие рано размножающиеся виды, как *C. cygnus*, *C. orientalis*, *H. albicilla*, *F. gyrfalco*, *S. ulula*, *C. corax*, *L. leucoptera* и *A. platyrhynchos*. У этих видов птенцы появляются именно в июне, а иногда и раньше. В среднем птицы второй группы (55 видов) мельче и большинство их начинают размножаться позже. Птенцы в этой группе птиц появляются в основном в июле. Для птиц третьей группы (8 видов), по-видимому, наиболее важно то, что происходит в августе, а именно созревание большинства плодов, а также результат накопления в течение лета фитомассы и подрастание потенциальной добычи – сеголетков позвоночных и крупных беспозвоночных. В третью группу входят такие виды птиц, в питании которых существенную или значительную долю составляют семена, плоды и вегетативные части растений (*T. urogal-lus*, *C. livia*), либо подросшие к этому времени сеголетки позвоночных (*A. gentilis*, *A. nisus*) или личинки беспозвоночных (*P. tridactylus*). Для *L. excubitor* необходимо, чтобы к моменту подрастания птенцов было изобилие мелких позвоночных и крупных беспозвоночных животных. Большинство из видов третьей группы – лесные и кустарниковые виды. Их продвижение к северу связано также с границами распространения в этом направлении древесных и кустарниковых пород, а границы

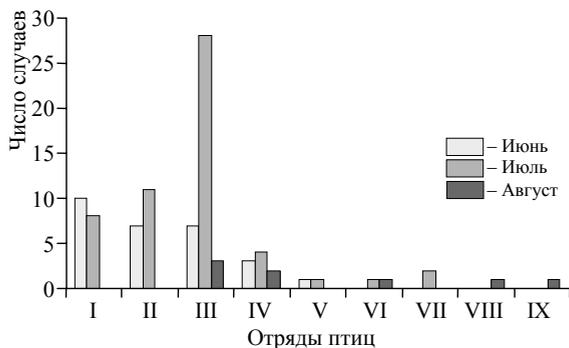


Рис. 5. Таксономические отличия видов птиц, чьи северные границы гнездования в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины близки изотермам июня, июля и августа ($n = 91$): I – Anseriformes, II – Charadriiformes, III – Passeriformes, IV – Falconiformes, V – Strigiformes, VI – Galliformes, VII – Cuculiformes, VIII – Columbiformes, IX – Piciformes

и кустарниковые виды. Их продвижение к северу связано также с границами распространения в этом направлении древесных и кустарниковых пород, а границы

СХОДСТВО ГРАНИЦ АРЕАЛОВ ПТИЦ

распространения некоторых видов этой группы растений связаны либо с общей суммой летних температур (что результируется температурами августа), либо тем, что именно в августе созревают плоды некоторых растений. Также плоды некоторых из этих растений используются птицами в пищу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, граница между подзонами арктических и субарктических тундр близка изотерме июня 0°C , но этой изотерме не соответствует ни одна из границ ареалов птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины. Границе между северной и средней подзональными полосами подзоны субарктических тундр близки изотерма июня $+1^{\circ}\text{C}$ и границы лишь двух ареалов птиц: южная граница ареала *P. stelleri* и северная граница ареала *M. fusca*. Границе между средней и южной подзональными полосами подзоны субарктических тундр близки изотерма июня $+2^{\circ}\text{C}$ и границы ареалов 7 видов птиц. Это южные границы ареалов *C. ferruginea* и *C. melanotos* и северные границы ареалов *Passer montanus*, *A. penelope*, *G. media*, *A. erythropus* и *F. columbarius*. Границе между тундровой и лесотундровой зонами близки изотерма июня $+6^{\circ}\text{C}$ и северные границы ареалов только двух видов (из птиц, гнездящихся в тундровой зоне) – *A. querquedula* и *A. platyrhynchos*.

Таким образом, границам между тундровой и лесотундровой зонами, между подзонами арктических и субарктических тундр, между северной и средней подзональными полосами субарктических тундр, а также между средней и южной подзональными полосами субарктических тундр близки лишь 11 границ ареалов 11 видов. Это составляет только по 10% как от числа границ (114), так и от числа видов (111). Остальные 90% границ ареалов птиц не совпадают с зонально-подзональными границами, а близки изотермам летних месяцев (июня, июля и августа).

Автор выражает благодарность профессору Ю. С. Равкину за высказанные замечания и И. Н. Богомоловой за консультации при подготовке рисунков.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00639 и 10-04-00149-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. / пер. с англ. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Гынгазов А. М., Миловидов С. П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1977. 350 с.
- Головатин М. Г., Пасхальный С. П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 560 с.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 134 с.
- Жуков В. С. Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект: аналит. обзор. / Ин-т систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, 2004. 182 с. (Сер. Экология. Вып. 74).
- Жуков В.С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2006. 492 с.

Жуков В. С. Новые данные по таксономии и хорологии птиц Северной Евразии // Орнитологеография Палеарктики : современные проблемы и перспективы / под ред. Ю. С. Равкина, Г. С. Джамирзоева, С. А. Букреева / Дагестанский гос. пед. ун-т. Махачкала, 2009. С. 23 – 35.

Жуков В. С. Хорологические особенности гнездовой орнитофауны тундровой зоны Западно-Сибирской равнины // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2010. Т. 11, № 3. С. 68 – 80.

Ильина И. С., Лапина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1500000. М. : ГУГК, 1976. 1 л.

Кафанов А. И., Кудряшов В. А. Выдающиеся ученые-биогеографы : библиографический справочник. М. : Наука, 2007. 308 с.

Климатический атлас СССР. М. : ГУГК, 1960. Т. 1. 181 с.

Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 256 с.

Кривцов С. К. Энергетические адаптации птиц (Aves) к условиям гнездования в Субарктике // Экологическая энергетика позвоночных животных. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 1993. С. 4 – 26.

Портенко Л. А. Изменчивость ареалов птиц // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1974. Вып. 11. С. 143 – 149.

Пузанов И. И. Зоогеография. М. : Учпедгиз, 1938. 359 с.

Рябицев В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири : справ.-определитель. 3-е изд., испр. и доп. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2008. 634 с.

Fruhauf J. Der Wachtelkönig *Crex crex* in Österreich: Langfristige Trends, aktuelle Situation und Perspektiven // Vogelwelt. 1997. Bd. 118, № 3 – 4. S. 195 – 207.

Hoodless A. Studies of West Palearctic birds. Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* // Brit. Birds. 1995. Vol. 88, № 12. P. 578 – 592.

Humboldt A. von. Die lignes isothermes et de la distribution de la chaleur sur le globe // Mém. Phys. et Chim. Soc. d'Arcueil. 1817. Vol. 3. P. 462 – 602.

Turner J. R. C., Lennon J. J., Lawrenson J. A. British bird species distributions and the energy theory // Nature. 1988. Vol. 335, № 6190. P. 539 – 541.

УДК 576. 895.10

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПТИЦ НА ИХ ГЕЛЬМИНТОФАУНУ В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ И СЕВЕРНОМ КАСПИИ

В. М. Иванов¹, **А. П. Калмыков**², **Н. Н. Семёнова**¹

¹ Астраханский биосферный государственный природный заповедник
Россия, 414021, Астрахань, Набережная реки Царев, 119

² Астраханский государственный университет
Россия, 414000, Астрахань, пл. Шаумяна, 1
E-mail: kalmykov65@rambler.ru

Поступила в редакцию 12.03.11 г.

Влияние трофических связей птиц на их гельминтофауну в дельте Волги и Северном Каспии. – Иванов В. М., Калмыков А. П., Семёнова Н. Н. – Изучено влияние питания на гельминтофауну птиц в дельте Волги и Северном Каспии. Выяснено, что высокая степень заражённости и видовое разнообразие гельминтов характерно для птиц с наибольшим разнообразием состава кормов. По характеру питания можно судить о гельминтофауне, а анализ фауны гельминтов дает представление о составе их пищи.

Ключевые слова: птицы, трофические связи, гельминты, степень заражения.

Influence of bird trophic connections on their helminthofauna in the delta of the Volga and the North Caspian Sea. – Ivanov V. M., Kalmykov A. P., and Semyonova N. N. – The influence of nutrition on the bird helminthofauna in the delta of the Volga River and the North Caspian Sea was studied. The high degree of invasion and the specific variety of helminthes were found to be characteristic of the birds with the highest variety of their feed. According to nutrition character, we can judge on the helminthofauna, and helminthofauna analysis provides an insight into nutrition ingredients.

Key words: birds, trophic connections, helminthes, invasion degree.

ВВЕДЕНИЕ

Дельта Волги и Северный Каспий характеризуются благоприятными кормовыми, гнездовыми и защитными условиями для многих видов птиц разной экологической специализации, которые используют водно-болотные угодья для размножения, линьки и кормежки, во время сезонных миграций и зимовки.

Гельминтофауна птиц, как и других хозяев, формируется под влиянием множества абиотических и биотических условий, среди которых питание имеет немаловажное значение.

Поскольку подавляющее большинство паразитических червей птиц являются биогельминтами, их развитие происходит в представителях многих звеньев водных и наземных биоценозов: моллюсках, ракообразных, личинках и имаго насекомых, рыбах, амфибиях и рептилиях. Численность, плотность популяций, распределение многих животных-хозяев очень динамично и находится под преобразующим влиянием как естественных, так и антропогенных факторов.

Целью данного исследования являлось выяснение влияния трофических связей птиц на разнообразие их гельминтофауны. Для решения этой цели поставлены

следующие задачи: объединить птиц в группы с разными трофическими связями; выяснить видовой состав гельминтов, свойственных каждой группе; выявить степень заражённости птиц гельминтами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проводили в 1976 – 2010 гг. в различных участках дельты Волги и Северного Каспия. Исследования основаны на собственном материале от паразитологического вскрытия 2283 экз. птиц, относящихся к 59 видам, 22 семействам и 10 отрядам.

На основании собственных данных и литературных сведений по питанию (Скокова, 1960, 1965; Луговой, 1961, 1963; Чернявская, Виноградов, 1978; Русанов, 1979, 1987 и др.) нами определено пять трофических групп птиц в дельте Волги и Северном Каспии (Иванов, 2003).

I группа – всеядные птицы. В эту группу включены: серая ворона – *Corvus cornix* L., 1758; сорока – *Pica pica* L., 1758 и грач – *Corvus frugilegus* L., 1758. Исследован 251 экз. птиц.

II группа – растительно-насекомоядные птицы. Сюда входят щегол – *Carduelis carduelis* L., 1758; полевой воробей – *Passer montanus* L., 1758 и домовый воробей – *Passer domesticus* L., 1758; тростниковая камышевка – *Acrocephalus scirpaceus* Herm., 1804; болотная камышевка – *Acrocephalus palustris* Bech., 1798; широкохвостая камышевка – *Cettia cetti* Temm., 1820; большая синица – *Parus major* L., 1758; белая трясогузка – *Motocilla alba* L., 1758; скворец – *Sturnus vulgaris* L., 1758 и деревенская ласточка – *Hirundo rustica* L., 1758. Исследовано 282 экз. птиц 10 видов.

III группа – птицы, в рационе питания которых преобладают смешанные растительные и разнообразные животные корма. К этой группе относятся журавлеобразные: лысуха – *Fulica atra* L., 1758; камышница – *Gallinula chloropus* (L., 1758); гусеобразные (кроме хохлатой чернети). Всего исследовано 483 экз. птиц 16 видов.

IV группа – птицы, в питании которых преобладают беспозвоночные. К этой группе отнесены кулики: турухтан – *Philomachus pugnax* (L., 1758) и чибис – *Vanellus vanellus* (L., 1758); соколиные: кобчик – *Falco vespertinus* L., 1766; чайковые: чёрная крачка – *Chlidonias nigra* (L., 1758) и светлкрылая крачка *Chlidonias leucopterus* (Temm., 1815); поганки (кроме большой); гусеобразные: хохлатая чернеть – *Aythya fuligula* (L., 1758). Исследовано 285 экз. птиц 9 видов.

V группа – птицы, в состав объектов питания которых входят позвоночные, преимущественно рыбы. В эту группу включены чайковые: чайка-хохотунья – *Larus cachinnans* Pall., 1811; озерная чайка – *Larus ridibundus* L., 1766; речная крачка – *Sterna hirundo* L., 1758; белошекая крачка – *Chlidonias hybrida* (Pall., 1811) и малая крачка – *Sterna albifrons* Pall., 1764; морской голубок – *Larus genei* L., 1758; большая поганка – *Podiceps cristatus* (Linnaeus, 1758); аистообразные: большая белая цапля – *Egretta alba* (L., 1758) и малая белая цапля – *Egretta garzetta* (L., 1766); серая цапля – *Ardea cinerea* L., 1758; рыжая цапля – *Ardea purpurea* L., 1766; кваква – *Nycticorax nycticorax* (L., 1758); малая выпь – *Ixobrychus minutus* (L., 1766) и большая выпь – *Botaurus stellatus* (L., 1758); веслоногие: большой баклан – *Pha-*

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПТИЦ НА ИХ ГЕЛЬМИНТОФАУНУ

lacrocorax carbo (L., 1758); соколообразные: болотный лунь – *Circus aeruginosus* (L., 1758); совообразные: серая неясыть – *Strix aluco* L., 1758; зимородковые: обыкновенный зимородок – *Alcedo atthis* (L., 1758). Исследовано 982 экз. птиц 17 видов.

При сборе и обработке материала использованы традиционные методики (Скрябин, 1928; Дубинина, 1955).

При изложении материала приведены показатели экстенсивности (ЭИ, %) и интенсивности (ИИ, экз.) инвазии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У птиц I группы обнаружено 28 видов гельминтов: трематод – 10, цестод – 5, нематод – 10, акантоцефал – 3. Преобладающих видов какого-либо семейства нет. По два вида трематод содержатся в семействах Plagiorchiidae (*Plagiorchis elegans*, *Plagiorchis maculosus*) и Prosthogonimidae (*Prosthogonimus ovatus*, *Prosthogonimus cuneatus*), цестод в семействе Hymenolepididae (*Passerilepis crenata*, *Passerilepis stilosa*), нематод в семействах Acuariidae (*Acuria anthuris*, *Acuria subula*) и Tetrameridae (*Microtetrameres helix*, *Microtetrameres inermis*).

К массовым видам гельминтов у серой вороны относятся трематоды *P. elegans* (ЭИ 61.3%, ИИ 1 – 12 экз.), *Conodiplostomum corvinum* (ЭИ 50.8%, ИИ 1 – 17 экз.), цестоды – *P. crenata* (ЭИ 21.2%, ИИ 1 – 14 экз.), *P. stilosa* (ЭИ 17.4%, ИИ 1 – 5 экз.), нематоды – *Capillaria corvorum* (ЭИ 24.5%, ИИ 4 – 10 экз.) и *A. subula* (ЭИ 31.7%, ИИ 3 – 18 экз.); у сороки – трематоды *Pr. ovatus* (56.5%, ИИ 1–5 экз.), цестоды *P. crenata* (13.5%, ИИ 1 – 4 экз.), нематоды *Diplotriciaena tricuspis* (ЭИ 11.6%, ИИ 1 – 8 экз.); у грача – трематоды *Pr. ovatus* (ЭИ 40.0%, ИИ 1 – 5 экз.), нематоды *A. subula* (ЭИ 40.0%, ИИ 2 – 16 экз.) и *C. corvorum* (ЭИ 20.0%, ИИ 1 – 30 экз.).

Своеобразные условия дельты Волги, обилие позвоночных и беспозвоночных животных, тесно связанных с водной средой, определяют особенности трофических связей врановых птиц, отнесенных к группе всеядных. В рацион их питания входят наземные и водные моллюски, насекомые, ракообразные, рыбы, амфибии, рептилии, яйца и молодь птиц, микромаммалии, падаль, которые определяют состав фауны их гельминтов. Дополнительными хозяевами 4 видов трематод являются насекомые: *P. elegans* и *P. maculosus* (подёнки, веснянки, ручейники и др.), *Pr. ovatus* и *Pr. cuneatus* (личинки и имаго стрекоз). У трематоды *Paracoenogonimus ovatus* дополнительные хозяева – рыбы, *Strigea sphaerula* – амфибии, рептилии, *Echinostoma revolutum* – моллюски. Через насекомых птицам I группы передаются нематоды *A. subula*, *A. anthuris*, *M. inermis*, *M. helix* и *D. tricuspis* (саранча, кузнечики). Акантоцефалы *Mediorhynchus papillosus* и *Mediorhynchus armenicus* развиваются с участием жуков-чернотелок.

Состав объектов питания птиц I группы определяется, в первую очередь, доступностью корма в разные сезоны года. Так, весной основу пищи врановых птиц составляют моллюски и озёрные лягушки, в начале лета в содержимом желудков птиц встречаются преимущественно молодь и взрослые рыбы, личинки и имаго насекомых, мышевидные грызуны, осенью – сеголетки и взрослые озёрные лягушки, ужи, рыбы. По этой причине весной у птиц I группы преобладают виды

S. sphaerula, *E. revolutum*, летом – *P. elegans*, *P. maculosus*, *Pr. ovatus*, *Pr. cuneatus*, *A. anthuris*, *D. tricuspis*, осенью фауна гельминтов наиболее разнообразна – *Pr. ovatus*, *S. sphaerula*, *P. ovatus*, *P. elegans*, *E. revolutum*, *A. subula* и др.

У птиц II группы выявлено 17 видов гельминтов: трематод – 7, цестод – 4, нематод – 5, акантоцефал – 1.

Массовыми видами гельминтов у широкохвостой камышевки являются трематоды *P. elegans* (ЭИ 86.8%, ИИ 1 – 7 экз.), *Leucochloridium phragmithophila* (ЭИ 74.8%, ИИ 1 – 12 экз.), *L. paradoxum* (ЭИ 52.0, ИИ 10 экз.), цестоды *P. crenata* (ЭИ 11.2%, ИИ 1 – 4 экз.), *Anomotaenia cristata* (ЭИ 10.4%, ИИ 1 – 7 экз.); нематоды *A. anthuris* (ЭИ 10.4%, ИИ 1 – 3 экз.); у тростниковой камышевки *Pr. ovatus* (ЭИ 61.9%, ИИ 1 – 8 экз.), у болотной камышевки *P. elegans* (ЭИ 62.5%, ИИ 1 – 12 экз.), у полевого воробья *L. paradoxum* (ЭИ 50.0%, ИИ 1 – 11 экз.), у домового воробья *P. elegans* (ЭИ 48.7%, ИИ 1 – 22 экз.).

В питании исследованных камышевок преобладают насекомые (имаго жуков и стрекоз, личинки и имаго бабочек, сверчки, саранча и др.), реже встречаются пауки, доля растительных кормов незначительна. У домового и полевого воробьев насекомые и растительные корма встречаются в равной степени. У белой трясогузки в питании отмечены водные (личинки и имаго водолюба большого, скомоороха, личинки ручейников и др.) и наземные насекомые (жуки, бабочки, стрекозы, мухи, муравьи и др.), а также ракообразные и моллюски, доля растительных кормов также незначительна.

Характер питания птиц II группы влияет на состав их гельминтофауны. Развитие трематод *P. elegans*, *P. maculosus*, *P. multiglandularis*, *Pr. ovatus*, нематод *A. subula*, *A. anthuris*, *D. tricuspis* и акантоцефала *M. papillosus* происходит с участием насекомых; трематоды *L. paradoxum* и *L. phragmithophila* передаются через сухопутных моллюсков рода *Succinea*; нематода *Syngamus trachea* – олигохет, насекомых, моллюсков.

У птиц III группы найдено 134 вида гельминтов: трематод – 64, цестод – 43, нематод – 23, акантоцефал – 4. Заражение птиц III группы многими видами гельминтов происходит через животных, составляющих пищу хозяина или случайно заглатываемых с растительными кормами. Из общего числа гельминтов лишь 8 видов нематод являются геогельминтами (*Thominx contorta*, *Amidostomum fulicae*, *Epomidiostomum orispinum*, *E. anatinum*, *Monodontostomum auriculatum*, *M. acutum*, *M. henryi* и *M. petrovi*).

Доминантными видами трематод у серого гуся *Anser anser* (L., 1758) являются трематоды *Echinostoma revolutum* (ЭИ 83.6%, ИИ 1 – 12 экз.), заражение которыми происходит через фитофильных моллюсков, а у вида *Apatemon gracilis* (ЭИ 60.7%, ИИ 1 – 30 экз.) дополнительными хозяевами служат рыбы, пиявки и личинки стрекоз. Виды *Pr. ovatus* (ЭИ 29.5%, ИИ 1 – 11 экз.) и *Pr. cuneatus* (ЭИ 19.8%, ИИ 1 – 5 экз.) передаются через личинок стрекоз и ручейников, *Notocotylus attenuatus* (ЭИ 24.5%, ИИ 1 – 8 экз.) заглатывается птицами на стадии адолескаррии вместе с водной растительностью, в развитии трематоды участвуют моллюски, водные насекомые и ракообразные. В развитии цестод *Tschertkovilepis setigera* (ЭИ 58.8%, ИИ 2 – 28 экз.), *Drepanidotaenia lanceolata* (ЭИ 31.1%, ИИ 3 – 31 экз.) участвуют фи-

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПТИЦ НА ИХ ГЕЛЬМИНТОФАУНУ

тофильные ракообразные. Нематоды *Amidostomum anseris* (ЭИ 19.7%, ИИ 1 – 8 экз.), *Epomidostomum orispinum* (ЭИ 21.3%, ИИ 1 – 3 экз.), виды рода *Monodentostomum* имеют прямое развитие.

Все исследованные нами серые гуси оказались зараженными гельминтами, причем у 90.0% птиц встречены трематоды и цестоды. Иными словами, большая часть гельминтов серого гуся относится к биогельминтам, заражение которыми осуществляется через моллюсков, ракообразных, насекомых и даже через рыб (*Metorchis xanthosomus*).

Исходя из этих данных, можно предположить, что перечисленные выше промежуточные хозяева гельминтов составляют существенную долю в питании гуся по биомассе, а возможно, и по разнообразию, однако ни мы (табл. 1), ни другие исследователи в содержимом желудков гусей остатков животной пищи не обнаружили. Вместе с тем не вызывает сомнений, что мелкие фитотфильные организмы в большом количестве потребляются гусями попутно с растительностью, а если учесть, что все части растений являются их пищей, то возможно заглатывание гусями бентических животных вместе с корнями и корневищами, планктона – с листьями и стеблями, nekтона – с водорослями, плавающими листьями и плодами.

Отсутствие в содержимом желудков птиц пищи животного происхождения можно объяснить действием желудочного сока, чрезвычайно быстро переваривающего ее, и мощной работой мускульного отдела желудка птиц, перетирающего хитиновые покровы или раковины беспозвоночных.

Таблица 1
Соотношение основных групп кормов в желудках водоплавающих птиц, %

Группы кормов	Виды птиц				
	Гусь серый	Крякva	Чирок-трескунок	Чирок-свистунук	Лысуха
Растительная пища					
Вегетативные органы	50.8	70.5	68.2	54.0	98.8
Семена растений	82.0	73.1	77.3	62.0	51.2
Животная пища					
Олигохеты	–	2.6	–	2.0	1.2
Моллюски	–	10.3	11.4	2.0	8.8
Ракообразные	–	5.1	4.6	4.0	4.7
Паукообразные	–	2.6	–	2.0	1.2
Насекомые	–	6.4	9.1	24.0	18.2
Рыбы	–	3.8	–	–	–
Амфибии	–	3.8	–	–	–

Анализ состава гельминтокомплекса кряквы – *Anas platyrhynchos* L., 1758 показывает, что его основу составляют гельминты, передающиеся птицами через моллюсков и ракообразных: трематоды *Echinostoma grandis* (ЭИ 39.7%, 2 – 8 экз.), *E. revolutum* (ЭИ 34.6%, ИИ 1 – 10 экз.), *Echinoparyphium recurvatum* (ЭИ 32.1%, ИИ 1 – 25 экз.), цестоды *Microsomacanthus compressa* (ЭИ 37.2%, ИИ 1 – 5 экз.), *M. abortiva* (ЭИ 33.3%, ИИ 1 – 14 экз.), нематода *Tetrameres fissispina* (ЭИ 34.6%,

ИИ 1 – 21 экз.). Реже встречаются гельминты, передающиеся через рыб и олигохет: *Echinochasmus coatatus* (ЭИ 21.8%, ИИ 2 – 10 экз.), *E. beleocephalus* (ЭИ 14.1%, ИИ 1 – 12 экз.).

При почти поголовном заражении крякв паразитическими червями трематоды встречены у 83.3% птиц, цестоды – у 72.2%, акантоцефалы – у 11.1%. Все эти паразиты – биогельминты, заражение которыми может происходить только через животных, составляющих корм кряквы. Следует отметить, что, несмотря на невысокие показатели встречаемости животных кормов, их разнообразие у кряквы значительно богаче, чем у других водоплавающих птиц (см. табл. 1).

Основу гельминтокомплекса чирка-трескунка – *Anas guerguedula* L., 1758 составляют гельминты – нематоды семейства Amidostomidae: *A. anseris* (ЭИ 22.7%, ИИ 1 – 6 экз.), *Epomidiostomum uncinatum* (ЭИ 11.4%, ИИ 2 – 5 экз.), *Monodentostomum auriculatum* (ЭИ 11.4%, ИИ 1 – 3 экз.), *M. henryi* (ЭИ 31.8%, ИИ 2 – 10 экз.). Из биогельминтов часто встречаются цестоды *Microsomacanthus abortive* (ЭИ 47.7%, ИИ 2 – 210 экз.), *M. paracompressa* (ЭИ 22.7%, ИИ 3 – 42 экз.) и *Cloacotaenia megalops* (ЭИ 22.7%, ИИ 2 – 14 экз.), развивающиеся с участием ракообразных; трематоды *Typhlocoelum cucumerinum* (ЭИ 18.2%, ИИ 1 – 3 экз.) и *Psilochasmus oxyurus* (ЭИ 20.5%, ИИ 1 – 4 экз.), инвазионные стадии которых развиваются в моллюсках. У цестоды *Tschertkovilepis setigera* (ЭИ 18.2%, ИИ 1 – 19 экз.) в качестве промежуточных хозяев отмечены пресноводные и солоноватоводные веслоногие рачки и бокоплавы.

Состав паразитических червей чирка-трескунка разнообразен: трематоды обнаружены у 80.8% исследованных птиц, цестоды – у 46.1%, акантоцефалы – у 7.7%, нематоды – у 73.1%. По нашим данным, животная пища часто встречается в желудках чирков-трескунок, чем и объясняется высокая зараженность их биогельминтами.

Дополнительными в гельминтокомплексе чирка-свистунка – *Anas crecca* L., 1758 являются трематоды *Echinostoma sarcinum* (ЭИ 22.0%, ИИ 1 – 5 экз.), *E. grandis* (ЭИ 16.0%, ИИ 1 – 25 экз.), *P. oxyurus* (ЭИ 42.0%, ИИ 1 – 8 экз.) и *Hypoderaeum conoideum* (ЭИ 14.0%, ИИ 1 – 7 экз.), развивающиеся с участием фитофильных моллюсков, а также цестоды рода *Microsomacanthus*: *M. abortiva* (ЭИ 34.0%, ИИ 1 – 16 экз.), *M. paracompressa* (ЭИ 16.0%, ИИ 4 – 25 экз.) и *M. compressa* (ЭИ 12.0%, ИИ 2 – 20 экз.), дополнительными хозяевами которых являются ракообразные. По нашим данным (см. табл. 1), доля животных кормов в питании чирка-свистунка значительна. Существенную часть рациона питания этого вида летом составляют ручейники, а осенью увеличивается состав моллюсков, насекомых и ракообразных.

В гельминтофауне лысухи преобладают виды, заражение которыми происходит через моллюсков, копепоид и остракод: трематоды *E. revolutum* (ЭИ 20.6%, ИИ 2 – 27 экз.), *E. chloropodis* (ЭИ 24.1%, ИИ 1 – 10 экз.), *Cyclocoelum mutabile* (ЭИ 33.5%, ИИ 1 – 15 экз.), *Cotylurus hebraicus* (ЭИ 14.7%, ИИ 1 – 23 экз.), цестоды *M. compressa* (ЭИ 12.4%, ИИ 1 – 43 экз.), *Drepanidotaenia anatina* (ЭИ 10.6%, ИИ 2 – 16 экз.). Встречаются виды, передающиеся через рыб – *Metorchis bilis* (ЭИ 14.1%, ИИ 1 – 24 экз.), *M. xanthosomus* (ЭИ 20.1%, ИИ 1 – 75 экз.), личинок стрекоз и ру-

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПТИЦ НА ИХ ГЕЛЬМИНТОФАУНУ

чейников – *Pr. ovatus* (ЭИ 20.1%, ИИ 1 – 90 экз.), *Pr. cuneatus* (ЭИ 12.45%, ИИ 1 – 55 экз.).

Фауна паразитических червей лисухи состоит преимущественно из биогельминтов: трематоды – 79.4%, цестоды – 46.7%, акантоцефалы – 16.8%; заражённость нематодами низка и составляет 14.0%. По нашим данным, животные корма в питании лисухи составляют значительную долю, чаще других встречаются насекомые и моллюски (см. табл. 1). Примечательно, что рыб в желудках лисух мы не находили, но сравнительно высокая ЭИ птиц трематодами *M. bilis* и *M. xanthosomus* свидетельствует о значительной доле этого корма в рационе лисухи. Суммарная экстенсивность заражения лисух видами рода *Metorchis* весной составляет 7.1%, летом – 37.5%, осенью снижается до 6.9%. Возможно, что заражение птиц происходит через мальков, которые в массе встречаются среди водной растительности.

У птиц IV группы обнаружено 83 вида гельминтов: трематод – 36, цестод – 25, нематод – 18, акантоцефалов – 4.

Исследованные кулики встречаются в дельте Волги на пролете. По нашим данным, пищу куликов составляют ракообразные (43.1%), моллюски (39.2%), насекомые (21.6%), головастики амфибий (5.9%), молодь рыб (5.9%), растительная пища (23.5%).

Высокая степень заражённости турухтана отмечена для трематод *P. elegans* (ЭИ 25.0%, ИИ 1 – 5 экз.), *P. maculosus* (ЭИ 14.3%, ИИ 1 – 3 экз.), развивающихся с участием насекомых, и *Echinoparyphium baculus* (ЭИ 17.9%, ИИ 1 – 8 экз.), *Echinostoma academica* (ЭИ 14.3%, ИИ 1 – 4 экз.), дополнительными хозяевами которых являются моллюски. Цестодами *Aploparaksis crassirostris* (ЭИ 10.7%, ИИ 1 – 3 экз.) и *Ophryocotyle proteus* (ЭИ 7.1%, ИИ 1 – 2 экз.) турухтаны заражаются через олигохет. Дополнительными видами у чибиса являются трематоды *Echinoparyphium recurvatum* (ЭИ 25.0%, ИИ 1 – 7 экз.), развивающиеся с участием моллюсков, и *P. elegans* (ЭИ 30.0%, ИИ 1 – 8 экз.). У чёрной и светлкрылой крачек в питании преобладают насекомые (личинки и имаго жуков и стрекоз) – 59.3% и рыбы – 25.7%, значительно реже встречаются амфибии – 7.4%, моллюски – 5.6% и ракообразные – 3.7%. У чёрной крачки с участием рыб развиваются трематоды *M. xanthosomus* (ЭИ 21.4%, ИИ 1 – 5 экз.), *Diplostomum spathaceum* (ЭИ 14.3%, ИИ 1 – 3 экз.), *Ichthyocotylurus pileatus* (ЭИ 14.3%, ИИ 1 – 4 экз.); насекомых – трематоды *P. elegans* (ЭИ 21.7%, ИИ 1 – 5 экз.) и *Pr. ovatus* (ЭИ 14.3, ИИ 1 – 2 экз.); нематоды *Paracuarina tridentata* (ЭИ 14.3%, ИИ 1 – 18 экз.), моллюсков – *Echinoparyphium recurvatum* (ЭИ 14,3%, ИИ 1 – 3 экз.); ракообразных – *Microphallus papillorobustus* (ЭИ 14.3%, ИИ 1 – 2 экз.). У светлкрылой крачки преобладают трематоды, развивающиеся с участием насекомых: *P. elegans* (ЭИ 33.3%, ИИ 1 – 7 экз.) и *Pr. ovatus* (ЭИ 25.0%, ИИ 1 – 2 экз.) и нематоды *Streptocara crassicauda* (ЭИ 15.0%, ИИ 1 – 5 экз.).

Почти исключительная энтомофагия кобчика обусловила его заражённость гельминтами, дополнительными хозяевами которых являются насекомые: *P. elegans* (ЭИ 44.4%, ИИ 1 – 17 экз.), *Pr. ovatus* (ЭИ 27.8%, ИИ 1 – 11 экз.) и *Pr. cuneatus* (ЭИ 22.2%, ИИ 1 – 6 экз.). Заражение видом *Neodiplostomum spathoides* (ЭИ 11.1%, ИИ 1 – 10 экз.) происходит через амфибий.

Основу питания малой – *Podiceps ruficollis* (Pall., 1764) и серошекой – *Podiceps griseigena* (Bodd., 1783) поганок составляют насекомые – 53.3%, моллюски – 46.7%, ракообразные – 33.3% и рыбы – 26.7%. Высокая степень заражённости малой поганки цестодами *Tatria decacantha* (ЭИ 38.1%, ИИ 4 – 200 экз.), *T. biremis* (ЭИ 33.3%, ИИ 2 – 32 экз.), развивающимися с участием стрекоз, и трематодами *E. coaxatus* (ЭИ 23.8%, ИИ 1 – 12 экз.), промежуточные хозяева – моллюски; у вида *E. beleocephalus* (ЭИ 19.0%, ИИ 1 – 4 экз.) промежуточные хозяева – рыбы. У серошекой поганки массовыми видами являются цестоды *T. biremis* (ЭИ 42.1%, ИИ 1 – 45 экз.) и *T. decacantha* (ЭИ 26.3%, ИИ 2 – 68 экз.).

У птиц V группы обнаружено 178 видов гельминтов: трематод – 114, цестод – 26, нематод – 34, акантоцефал – 4. Если исключить из анализа виды, для которых жизненный цикл полностью не изучен (81 вид), то становится понятным, что преобладают гельминты, передающиеся птицам через рыб, – 68 видов (70.1%).

Условно все животные корма птиц V группы можно разделить на несколько подгрупп. У всех исследованных чайковых птиц в питании преобладают рыбы; значительно реже встречаются амфибии, моллюски, ракообразные и насекомые (табл. 2).

Таблица 2

Встречаемость различных групп кормов в желудках рыбоядных птиц, %

Виды птиц	Встречаемость				
	Моллюски	Ракообразные	Насекомые	Амфибии	Рыбы
Речная крачка	3.0	6.1	1.5	–	94.7
Чеграва	3.1	4.7	–	–	95.4
Пестроносая крачка	3.0	–	3.0	–	90.9
Малая крачка	6.7	–	6.7	–	80.0
Белошечкая крачка	7.1	7.1	14.3	–	78.6
Чайка-хохотунья	–	10.3	6.5	–	88.8
Черноголовый хохотун	4.8	2.4	3.7	–	93.9
Озерная чайка	3.7	3.7	11.1	18.5	77.8
Морской голубок	16.7	–	16.7	22.2	61.1
Серая цапля	–	43.1	52.8	30.6	72.2
Кваква	–	–	4.3	21.3	63.8
Большой баклан	1.2	0.6	1.2	2.4	97.4
Большая поганка	6.3	–	6.3	37.5	84.4
Болотный лунь	–	–	9.7	48.4	51.6

Из чайковых птиц, по нашим и литературным данным, преимущественно рыбоядными являются речная и пестроносая крачки, черноголовый хохотун и чайка-хохотунья. Объектами питания служат преимущественно карповые рыбы, сравнительно высока встречаемость окуневых и сельдевых рыб. Значительно реже в желудках чаек и крачек обнаружены амфибии, моллюски, ракообразные и насекомые (см. табл. 2).

У чайковых птиц с участием рыб развиваются 37 видов гельминтов (60.2%), с участием насекомых – только 3 вида (*P. elegans*, *Pr. ovatus* и *Pr. cuneatus*), амфи-

бий – один вид (*E. recurvatum*), контактным путем – 2 вида (*Ornithobilharzia canaliculata* и *Bilharziella polonica*). Доминантными являются трематоды *Apophallus muehlingi* (ЭИ 40.7 – 98.8%), *Rossicotrema donicum* (ЭИ 38.8 – 90.4%), *Mesorchis denticulatus* (ЭИ 32.5 – 61.45%). Для 17 видов гельминтов жизненный цикл неизвестен.

Большинство видов гельминтов большого баклана передается через рыбу (78.4%), в том числе и доминантные: трематоды – *Paryphostomum radiatum* (ЭИ 90.2%, ИИ 1 – 183 экз.), *Petasiger phalacrocoracis* (ЭИ 88.6%, ИИ 1 – 476 экз.), *P. exaeretus* (ЭИ 49.4%, ИИ 2 – 270 экз.), *Hysteromorpha triloba* (ЭИ 80.5%, ИИ 4 – 168 экз.), *M. xanthosomus* (ЭИ 30.8%, ИИ 1 – 24 экз.), цестода *Paradilepis scolecina* (ЭИ 38.7%, ИИ 1 – 118 экз.), нематода *Eustrongylides excisus* (ЭИ 33.8%, ИИ 5 – 48 экз.), *Contracecum micropapillatum* (ЭИ 29.8%, ИИ 1 – 22 экз.).

У серой цапли гельминты, передающиеся через рыбу, занимают меньшую долю (51.1%). Преобладают трематоды *Clinostomum complanatum* (ЭИ 91.6%, ИИ 2 – 37 экз.), *Posthodiplostomum cuticola* (ЭИ 31.6%, ИИ 3 – 187 экз.), *Echinochasmus beleocephalus* (ЭИ 73.3%, ИИ 1 – 34 экз.); цестоды *Gryporhynchus pusillus* (ЭИ 31.6%, ИИ 1 – 281 экз.), *Choanotaenia mutabilis* (ЭИ 27.8%, ИИ 1 – 202 экз.); нематоды *Contracecum microcephalum* (ЭИ 46.7%, ИИ 1–37 экз.) и *Porrocaecum ardeae* (ЭИ 39.4%, ИИ 1 – 41 экз.).

Гельминты, передающиеся через рыб у большой поганки, составляют 50.0% (14 видов). Наиболее часто встречаются *Tylodelphys clavata* (ЭИ 36.4%, ИИ 1 – 41 экз.), *Ichthyocotylurus platycephalus* (ЭИ 32.2%, ИИ 1 – 52 экз.), *Petasiger megacantha* (ЭИ 28.2%, ИИ 1 – 27 экз.), *E. beleocephalus* (ЭИ 28.2%, ИИ 1 – 30 экз.).

У болотного луня с участием рыб развиваются 4 вида гельминтов: *Episthmium bursicola* (ЭИ 32.4%, ИИ 1 – 17 экз.), *Metorchis bilis* (ЭИ 19.4%, ИИ 1 – 8 экз.), *Diplostomum spathaceum* (ЭИ 14.8%, ИИ 2 – 25 экз.) и *Paracoenogonimus ovatus* (ЭИ 22.6%, ИИ 1 – 40 экз.); через амфибий передаются виды *Neodiplostomum spathoides* (ЭИ 45.2%, ИИ 1 – 24 экз.), *N. attenuatum* (ЭИ 41.9%, ИИ 1–5 экз.), *S. falconis* (ЭИ 41.9%, ИИ 3 – 44 экз.) и *S. strigis* (ЭИ 25.8%, ИИ 1 – 15 экз.); через млекопитающих – *Conodiplostomum spathula* (ЭИ 12.3%, ИИ 1 – 4 экз.).

Несмотря на принадлежность птиц V группы к разным отрядам, фауна их гельминтов обнаруживает немалое сходство. Так, трематода *C. complanatum* отмечена у 5 видов чайковых, 4 видов голенастых, чомги, большого баклана; *D. spathaceum* – у 3 видов чаек, болотного луня, 3 видов цапель; *E. coaxatus* – у 4 видов чаек, большого баклана, 3 видов поганок; *Desmidocercella incognita* – у бакланов, серых цапель и 4 видов чаек. Вместе с тем определенную роль в формировании гельминтофауны птиц имеет видовая невосприимчивость. Несмотря на то, что виды рода *Metorchis* развиваются с участием рыб, они ни разу не были отмечены у рыбоядных поганок, но часто встречались у лысух.

В результате исследований приведены сведения о 88 видах гельминтов (трематоды – 44, цестоды – 18, нематоды – 24, акантоцефалы – 2), обнаруженных у птиц в дельте Волги (табл. 3).

Видовой состав гельминтов птиц в дельте Волги

Виды гельминтов	Виды птиц-хозяев
1	2
Trematoda	
<i>Apatemon gracilis</i>	Серый гусь, кряква
<i>Clinostomum complanatum</i>	Серая цапля, малая белая цапля, большая белая цапля, рыжая цапля, большой баклан, чайка-хохотунья, черноголовый хохотун, чеграва, морской голубок, речная крачка
<i>Conodiplostomum corvinum</i>	Серая ворона
<i>Conodiplostomum spathula</i>	Болотный лунь
<i>Cotylurus hebraicus</i>	Лысуха
<i>Cyclocoelum mutabile</i>	То же
<i>Diplostomum spathaceum</i>	Черноголовый хохотун, чайка-хохотунья, речная крачка, серая цапля, малая белая цапля, большая белая цапля, большой баклан, болотный лунь, большая поганка, малая поганка, серощекая поганка
<i>Echinochasmus coaxatus</i>	Кряква, малая поганка
<i>Echinochasmus beleocephalus</i>	Кряква, малая поганка, большая поганка, серая цапля
<i>Echinoparyphium baculus</i>	Турухтан
<i>Echinoparyphium recurvatum</i>	Кряква, чибис, речная крачка
<i>Echinostoma academica</i>	Турухтан
<i>Echinostoma chloropodis</i>	Лысуха
<i>Echinostoma grandis</i>	Кряква, чирок-свистун
<i>Echinostoma revolutum</i>	Серая ворона, серый гусь, кряква, лысуха, чирок-свистун
<i>Echinostoma sarcinum</i>	Чирок-свистун
<i>Episthmium bursicola</i>	Болотный лунь
<i>Hypoderaeum conoideum</i>	Чирок-свистун
<i>Hysteromorpha triloba</i>	Большой баклан
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	Речная крачка
<i>Leucochloridium paradoxum</i>	Широкохвостая камышевка
<i>Leucochloridium phragmiotphila</i>	Широкохвостая камышевка, полевой воробей
<i>Metorchis bilis</i>	Большой баклан, лысуха, болотный лунь
<i>Metorchis xanthosomus</i>	Большой баклан, лысуха, речная крачка
<i>Microphallus papillorobustus</i>	Речная крачка
<i>Neodiplostomum attenuatum</i>	Болотный лунь
<i>Neodiplostomum spathoides</i>	Болотный лунь, кобчик
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	Болотный лунь
<i>Petasiger exaeretis</i>	Большой баклан
<i>Petasiger megacantha</i>	То же
<i>Petasiger falacrocoracis</i>	«
<i>Pharyngostomum cordatum</i>	«
<i>Plagiorchis maculosus</i>	Серая ворона, сойка, грач, турухтан
<i>Plagiorchis multiglandularis</i>	Тростниковая камышевка
<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	Серая цапля

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПТИЦ НА ИХ ГЕЛЬМИНТОФАУНУ

Продолжение табл. 3

1	2
<i>Prosthogonimus cuneatus</i>	Серая ворона, грач, сорока, лысуха, серый гусь, кряква, широконосок, чирок-свистун, чирок-трескунок
<i>Prosthogonimus ovatus</i>	Серая ворона, сорока, грач, лысуха, серый гусь, кряква, серая утка, речная крачка, тростниковая камышевка
<i>Psilochasmus oxyurus</i>	Чирок-свистун, чирок-трескунок
<i>Strigea falconis</i>	Болотный лунь
<i>Strigea sphaerula</i>	Серая ворона, сорока
<i>Strigea strigis</i>	Болотный лунь
<i>Tylodelphys clavata</i>	Большая поганка
<i>Typhlocoelum cucumerinum</i>	Чирок-трескунок
Cestoda	
<i>Anomotaenia cristata</i>	Широкохвостая камышевка
<i>Aploparaksis crassirostris</i>	Турухтан
<i>Choanotaenia megalops</i>	Серая цапля
<i>Choanotaenia mutabile</i>	Чирок-трескунок
<i>Drepanidotaenia anatina</i>	Лысуха
<i>Drepanidotaenia lanceolata</i>	Серая утка, кряква, шилохвость, огарь
<i>Gryporhynchus pusillus</i>	Серая цапля
<i>Microsomacanthus abortiva</i>	Кряква, чирок-свистун, чирок-трескунок
<i>Microsomacanthus compressa</i>	Кряква, чирок-свистун, лысуха
<i>Microsomacanthus paracompressa</i>	Чирок-трескунок, чирок-свистун
<i>Ophryocotyle proteus</i>	Турухтан
<i>Paradilepis scolecina</i>	Большой баклан
<i>Passerilepis crenata</i>	Широкохвостая камышевка, серая ворона, сорока, грач
<i>Passerilepis stilosa</i>	Серая ворона, сорока, грач
<i>Tatria biremis</i>	Малая поганка, серошея поганка, чомга
<i>Tatria decacantha</i>	То же
<i>Tetrameres fissispina</i>	Кряква
<i>Tschertkovilepis setigera</i>	То же
Nematoda	
<i>Acuaria anthuris</i>	Серая ворона, сорока, грач, широкохвостая камышевка
<i>Acuaria subula</i>	Серая ворона
<i>Amidostomum anseris</i>	Серый гусь, чирок-трескунок
<i>Amidostomum fulicae</i>	Лысуха, камышница
<i>Capillaria corvorum</i>	Серая ворона, грач
<i>Contraeaecum microcephalum</i>	Серая цапля
<i>Contraeaecum micropapillatum</i>	Большой баклан
<i>Desmidocercella incognita</i>	Большой баклан, серая цапля, черноголовый хохотун, чайка-хохотунья, речная крачка, чеграва
<i>Diplotriaeana tricuspis</i>	Сорока
<i>Epomidiostomum anatinum</i>	Кряква, серая утка, чирок-свистун, чирок-трескунок
<i>Epomidiostomum orispinum</i>	Серый гусь

Окончание табл. 3

1	2
<i>Epomidiostomum uncinatum</i>	Чирок-трескунок
<i>Eustrongylides excisus</i>	Большой баклан
<i>Microtetrimeres helix</i>	Серая ворона, грач
<i>Microtetrimeres inermis</i>	Серая ворона, грач, сорока
<i>Monodentostomum acutum</i>	Красноносый нырок, широконоса
<i>Monodentostomum auricularia</i>	Красноголовый нырок, нырок-трескунок
<i>Monodentostomum henryi</i>	Кряква, чирок-трескунок
<i>Monodentostomum petrovi</i>	Кряква, серая утка, чирок-свистун, чирок-трескунок
<i>Paracuaria tridentata</i>	Речная крачка
<i>Porrocaecum ardeae</i>	Серая цапля
<i>Streptocara crassicauda</i>	Речная крачка
<i>Syngamus trachea</i>	Широкохвостая камышевка
<i>Tominx contorta</i>	Серый гусь, кряква, огарь, серая утка, чирок-свистун, чирок-трескунок
Acanthocephala	
<i>Mediorchinchus papillosus</i>	Серая ворона
<i>Mediorchinchus armenicus</i>	То же

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя полученные данные, можно отметить, что максимальное число видов и степень зараженности гельминтами присущи птицам тех трофических групп, для которых свойственно наибольшее разнообразие объектов питания. У птиц со сходным питанием встречается большее число одинаковых или систематически близких видов гельминтов.

Относительная сходность экологических условий в дельте Волги способствует общности гельминтофауны систематически отдаленных отрядов птиц. Высокая плотность промежуточных, дополнительных и резервуарных хозяев паразитов, тесный контакт птиц на отдыхе, кормежке и гнездовании благоприятствуют обмену гельминтами птиц разных экологических и таксономических групп. Кроме того, дельта Волги и Северный Каспий являются местом пролета и зимовки птиц разных популяций, что способствует межпопуляционному обмену гельминтами. Роль в нивелировании видового состава гельминтов играет широкая приспособленность некоторых видов гельминтов к разным хозяевам, отсутствие строгой специфичности.

Таким образом, количество и разнообразие пищи или, наоборот, преобладание какого-либо объекта питания играют формирующую роль в гельминтофауне птиц. С другой стороны, анализируя состав гельминтофауны птиц, можно получить представление о составе их пищи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дубинина М. Н. Паразитологическое исследование птиц. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1955. 133 с.

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПТИЦ НА ИХ ГЕЛЬМИНТОФАУНУ

Иванов В. М. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение) : автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. М., 2003. 48 с.

Луговой А. Е. Питание чаек-ихтиофагов в низовьях дельты Волги // Тр. Астрахан. гос. заповедника. Астрахань : Волга, 1961. Вып. 5. С. 220 – 232.

Луговой А. Е. Птицы дельты Волги // Тр. Астрахан. гос. заповедника. Астрахань : Волга, 1963. Вып. 8. С. 9 – 185.

Русанов Г. М. Питание уток в дельте Волги и его изменение под влиянием природной среды // Тр. Кзыл-Агачского гос. заповедника. Вып. 1. Природная среда и птицы побережий Каспийского моря и прилегающих низменностей. Баку, 1979. С. 146 – 177.

Русанов Г. М. Питание лысух в дельте Волги и на водоемах Северо-западного Прикаспия // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1987. Вып. 22. С. 109 – 117.

Скокова Н. Н. О количественном изучении питания птиц ихтиофагов // Ихтиология. М. : Изд-во МГУ, 1960. Вып. 4. С. 43 – 52.

Скокова Н. Н. О характере взаимодействия большого баклана и голенастых птиц на фауну водоемов дельты Волги и их хозяйственное значение // Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хозяйстве. М. : Наука, 1965. С. 55 – 70.

Скрябин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М. : Изд-во 1-го Моск. ун-та, 1928. 45 с.

Чернявская С. И., Виноградов В. В. Питание серого гуся и его трофические связи с фиценозами дельты Волги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Вып. 6. С. 18 – 26.

УДК 599.32/36:574.34(252.63)(470.324)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НИЗИННЫХ БОЛОТ УСМАНСКОГО БОРА (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А. С. Климов

*Воронежский государственный университет
Россия, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1
E-mail: as_klimov@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.03.12 г.

Многолетняя динамика численности и современное состояние видов мелких млекопитающих низинных болот Усманского бора (Воронежская область). – Климов А. С. – Приводятся результаты учетов мелких млекопитающих, проводившихся в 1988 – 2011 гг. на пяти низинных болотах в окрестностях биологического учебно-научного центра Воронежского государственного университета. Всего зарегистрировано 16 видов грызунов и насекомоядных. Из них наиболее обычны *Clethrionomys glareolus*, *Sorex araneus*, *Sylvaemus uralensis*, *Sylvaemus flavicollis*. Реже встречаются *Apodemus agrarius*, *Sorex minutus*. Наиболее многочисленна и широко распространена в бору *C. glareolus*. Второе место занимает *S. flavicollis*, третье – *S. araneus*, а за ней – *S. uralensis* и *A. agrarius*. Численность всех видов подвержена резким колебаниям и у всех наблюдалась тенденция к ее снижению.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, численность, Воронежская область.

Perennial abundance dynamics and the modern state of small mammalian species in lowland swamps of the Usmansky pine forest (Voronezh region). – Klimov A. S. – The results of our accounting of small mammals in five lowland swamps of the Voronezh University biocentre surroundings in 1988 – 2011 are presented. 16 species of rodents and insect-eating mammals were registered in the total. *Clethrionomys glareolus*, *Sorex araneus*, *Sylvaemus uralensis*, and *Sylvaemus flavicollis* are most typical. *Apodemus agrarius* and *Sorex minutus* were scarce. *C. glareolus* was most abundant and widespread in the pine forest. The second place was occupied by *S. flavicollis*, the third one by *S. araneus*, with *S. uralensis* and *A. agrarius* to follow. The abundance of all species was subject to sharp oscillations, and a trend of its decrease was observed.

Key words: small mammals, abundance, Voronezh region.

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-фаунистические исследования мелких млекопитающих на территории Усманского бора проводились сотрудниками Воронежского государственного заповедника и сотрудниками кафедры зоологии позвоночных Воронежского государственного университета с конца 40-х – начала 50-х гг. прошлого столетия (Барабаш-Никифоров, 1945, 1949, 1957; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Дмитриева и др., 1979).

Основными, наиболее многочисленными видами среди грызунов до середины 60-х гг. были рыжая полёвка и лесная мышь. Причем, лесная мышь долгое время занимала доминирующее место среди мелких млекопитающих бора. Она заселяла все основные типы леса и составляла до 80% в уловах (Дмитриева и др., 1979), достигая наибольшей численности в дубравах и субориях. Однако с середины 1960-х гг.,

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

предположительно из-за конкуренции с желтогорлой мышью, лесная мышь резко сократила свою численность, а к концу 70-х гг. практически исчезла из уловов. В этот период среди населения мелких млекопитающих бора стала преобладать рыжая полёвка. В середине 70-х гг. ее доля в отловах составляла более 90% среди всех добытых зверьков, а относительная численность достигала 23% попаданий в ловушки. По мнению исследователей, такие резкие изменения численности этих зверьков были вызваны в значительной мере конкурентными отношениями между данными видами. Кроме того, на их сложные межвидовые отношения, вероятно, оказывала определенное влияние еще и желтогорлая мышь. В 40-х гг. прошлого столетия в Усманском бору встречались лишь единичные зверьки этого вида, а с 1948 г. желтогорлые мыши вообще на полтора десятилетия исчезли из уловов. Только в 1963 г. при отловах вновь стали попадаться единичные особи этой мыши, а в 1967 г. она уже встречалась во всех основных биотопах и по численности значительно превышала лесную мышь. К 1973 – 1974 гг. желтогорлая мышь полностью вытеснила лесную из всех биотопов и заняла ее место. Однако, начиная с 1975 г., вновь началась депрессия численности этого вида, и с 1977 г. желтогорлая мышь снова стала малочисленной (Дмитриева и др., 1979).

К сожалению, автор не располагает сведениями о дальнейших изменениях численности среди видов мелких млекопитающих Усманского бора, происходившими в 80-е гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили результаты учетов мелких млекопитающих, ежегодно проводившихся во второй половине июля 1988 – 2011 гг. Зверьков учитывали методом ловушко-ночей (л./н.), при помощи давилок-плашек, выставляемых в количестве 50 – 100 шт. на ночь в линию с интервалом 5 м между соседними ловушками. Для привлечения зверьков использовали стандартную приманку из ржаного хлеба с подсолнечным маслом.

Всего за время исследования было отработано 11740 ловушко-ночей и добыто 2509 зверьков.

Исследования проводились на юго-западной окраине Усманского бора, в окрестностях биологического учебно-научного центра Воронежского государственного университета «Веневитиново».

Усманский бор, наверное, – один из самых больших лесных массивов лесостепной зоны Среднего Подонья. Его общая площадь составляет около 60 тыс. га. Большая часть бора окружена трансформированными экосистемами сельскохозяйственного назначения, а его северо-восточная часть занята Воронежским государственным биосферным заповедником и представляет собой природный комплекс почти не тронутый человеком. Юго-западная часть леса находится в ведении лесхозов и здесь же располагаются многочисленные базы отдыха различных организаций г. Воронежа.

Бор раскинулся на песчаных террасах вдоль рек Воронеж и Усмань. Вершины грив и холмов здесь покрыты почти чистыми сосняками. На склонах к сосне присоединяется дуб черешчатый, а у подножия холмов его замещает клён остролист-

ный, липа и осина. В низинах с избыточным увлажнением обычно растут осина, берёза пушистая и ольха клейкая. Подлесок развит только в выделах смешанного и лиственного леса. Среди сосняков в низинах изредка попадаются небольшие зарастающие осоками и ивняками мелкие озёра, многие из которых уже превратились в болота, со сплошным покровом сфагновых мхов и зарослей тростника. Часто их окружают сплошные густые заросли осок, тянущиеся вдоль берега.

Для учётов были выбраны 5 биотопов, в которых почти постоянно наблюдается сравнительно высокая численность мелких млекопитающих. Ловушки выставляли на краю троп, прокладываемых в тростниковых зарослях на болотах Самара и Моховое, а также в зарослях прибрежных трав по урезу воды вдоль кромки берега болот Угольного, Клюквенного и Заросшего.

Все обследованные биотопы отличались друг от друга обширностью занимаемой территории, видовым растительным разнообразием, густотой и высотой травяного покрытия.

Болото Самара – наиболее обширный из обследованных биотопов. Оно занимает несколько десятков гектаров и представляет собой топкий ольшаник, тянувшийся на несколько километров по заболоченному руслу пересыхающей лесной реки. Болото сплошь заросло ольхой и очень густыми, высотой в рост человека, зарослями тростника, крапивы, таволги, осок и других трав. Самара отличается однотипностью и специфичностью растительного покрова на всем своем протяжении, всегда сильно затенена высокими густыми кронами ольхового леса. Болото всегда в той или иной степени имеет избыточное увлажнение за счет небольших немногочисленных родников.

Болото Угольное, занимающее площадь более 20 га, окаймлено узким бордюром густых береговых зарослей осоки, тянущихся почти непрерывной линией вдоль берега. Вершины и склоны холмов и грив, окружающих болото, покрыты сосняками с редким подлеском из ирги и бересклета бородавчатого. Большая часть болота всегда заполнена водой, поверхность которой зарастает сплошным слоем рясок.

Болото Заросшее (Гадючье) имеет местами оголенные берега, а местами вдоль уреза воды тянутся узкой полосой (1.5 – 3 м) густые заросли прибрежных осок. Центральная часть болота занята густыми невысокими ивняками среди довольно обширной открытой водной поверхности. Площадь болота составляет около 9 – 10 га.

Болото Клюквенное занимает площадь 4 га. Оно окружено сосновым лесом. Его берега с подлеском из молодых осин, кленов, ив, крушины и бересклета кое-где заросли осоками, а местами оголены и почти не имеют каких-либо существенных зарослей прибрежных трав. Центральная часть болота занята сплавиной из сфагнума со сплошными зарослями тростника обыкновенного.

Болото Моховое – самый небольшой из обследованных биотопов. Его площадь составляет всего около 1 га. Болото, расположенное в небольшой низине среди сосняков, сплошь покрыто толстым (20 – 30 см) слоем сфагновых мхов и сплошными, местами довольно густыми и высокими, зарослями тростника, активно разросшегося в последние годы. Биотоп отличается и наименьшей увлажненно-

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

стью. В отдельные годы по большей его части можно пройти не намкнув. Деревья отсутствуют по всему пространству болота, берега же его местами густо заросли невысокими деревьями лиственных пород.

Облесённость берегов четырех последних болот гораздо меньше, чем болота Самары, а на самих болотах деревьев практически нет, если не считать остатков стволов уже погибших берёз. По сути, все перечисленные болота в недавнем прошлом – это неглубокие низинные лесные озёрца, сильно заросшие и заболоченные особенно в последние десятилетия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За время исследования всего было отмечено 16 видов мелких млекопитающих (табл. 1).

Таблица 1

Количественное соотношение видов мелких млекопитающих, отловленных в Усманском бору (1988 – 2011 гг.)

№	Вид	Добыто зверьков	
		экз.	%
1	Обыкновенная бурозубка (<i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758)	356	14.2
2	Малая бурозубка (<i>Sorex minutus</i> Linnaeus, 1766)	79	3.1
3	Обыкновенная кутора (<i>Neomys fodiens</i> Pennant, 1771)	7	0.3
4	Малая кутора (<i>Neomys anomalus</i> Cabrera, 1907)	1	0.04
5	Малая белозубка (<i>Crocidura suaveolens</i> Pallas, 1811)	3	0.1
6	Рыжая полёвка (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780)	919	36.6
7	Тёмная полёвка (<i>Microtus agrestis</i> Linnaeus, 1761)	32	1.3
8	Обыкновенная полёвка (<i>Microtus arvalis</i> Pallas, 1778)	124	4.9
9	Водяная полёвка (<i>Arvicola terrestris</i> Linnaeus, 1758)	4	0.2
10	Желтогорлая мышь (<i>Sylvaemus flavicollis</i> Melchior, 1834)	547	21.8
11	Малая лесная мышь (<i>Sylvaemus uralensis</i> Pallas, 1811)	254	10.1
12	Полевая мышь (<i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771)	173	6.9
13	Домовая мышь (<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758)	3	0.1
14	Мышь-малютка (<i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771)	3	0.1
15	Мышовка Штранда (<i>Sicista strandi</i> Formosov, 1931)	2	0.08
16	Лесная соя (<i>Dryomys nitedula</i> Pallas, 1778)	3	0.1
Всего		2509	100.0

Из всех учтённых видов к «фоновым», составляющим основное население мелких млекопитающих Усманского бора, могут быть отнесены 6 видов: обыкновенная и малая бурозубки, рыжая лесная полёвка, желтогорлая, малая лесная и полевая мыши. При отлове эти зверьки попадают в ловушки практически ежегодно, обитают в большинстве обследуемых биотопов и имеют наибольшую численность. Мы не включили в этот список обыкновенную полёвку, поскольку зверьки данного вида встречались не регулярно, а лишь в отдельные годы. Основная часть их была отловлена в 1988, 1992 и 1994 гг., а в последние годы эти полёвки вообще не попадались, или добывались в единичных экземплярах.

Обыкновенная бурозубка населяет все обследованные биотопы. Она занимает третье место по численности среди всех видов мелких млекопитающих Усманско-

го бора (табл. 2). В течение последних лет средняя относительная численность обыкновенной бурозубки составляла около 3.0% попаданий в ловушки. В отдельные годы общая относительная численность этого зверька изменялась в пределах от 0 до 8% и до 16.0% попаданий в ловушки в некоторых биотопах.

Таблица 2

Средняя многолетняя относительная численность фоновых видов мелких млекопитающих в пяти обследованных биотопах Усманского бора (1988 – 2010 гг.)

Вид	% попаданий зверьков в ловушки на болотах:					Среднее
	Самара	Клюквенное	Заросшее	Угольное	Моховое	
Обыкновенная бурозубка	3.6	1.7	1.7	4.2	3.3	3.0
Малая бурозубка	0.2	0.3	1.2	1.0	1.1	0.7
Рыжая полёвка	11.4	10.3	4.5	5.4	7.5	8.3
Желтогорлая мышь	9.8	3.3	2.6	2.8	1.5	4.9
Лесная мышь	2.6	3.1	1.5	2.5	1.6	2.3
Полевая мышь	2.3	0.5	1.4	2.7	0.3	1.6

Для всех обследованных биотопов характерны резкие подъемы и спады численности этого зверька. Во всех из них в отдельные годы численность поднималась до 7 – 13 и даже 16% попаданий в ловушки, а в остальное время оставалась низкой или зверьки вообще отсутствовали. Наиболее многочисленна обыкновенная бурозубка во влажных местах, таких, как топкий ольшаник, где относительная численность ее может достигать до 10 и более попаданий зверьков на 100 л./н. Немного ниже численность обыкновенных бурозубок в стациях, расположенных по берегам болот, образованных густыми зарослями осок. За рассматриваемый период времени наблюдалась тенденция снижения общей относительной численности обыкновенной бурозубки (рис. 1). Хотя при этом отмечались и периодические подъемы численности с интервалом в 7 – 8 лет в 1991, 1999 и 2007 гг.

Малая бурозубка менее многочисленна и не так широко распространена по сравнению с обыкновенной. Она населяет преимущественно берега озёр и болота, поросшие густыми зарослями осок и сфагновыми мхами. Плотность населения зверьков подвержена резким колебаниям и в некоторых биотопах она может исчезать на несколько лет. Максимальная относительная численность малой бурозубки (6.0 – 8.0 зверьков на 100 л./н.) отмечалась в отдельные годы в зарослях осок на болотах Заросшем и Моховом, а средняя – изменялась в пределах, не превышающих 0 – 2.8 особей на 100 л./н.. Средняя многолетняя относительная численность зверька составила 0.7% попаданий в ловушки. В рассматриваемый период, как и у обыкновенной бурозубки, у малой наблюдалась тенденция общего сокращения относительной численности, особенно в последнее десятилетие (см. рис. 1).

Рыжая лесная полёвка – самый многочисленный вид среди мелких млекопитающих бора. Она встречается повсеместно вплоть до сухих сосняков и во всех стациях является доминирующим видом. В некоторые годы относительная численность в отдельных биотопах достигает 20.0 – 30.0 особей на 100 л./н., а общая средняя многолетняя составляет 8.3 зверька на 100 л./н., что значительно превышает эти показатели других видов (см. табл. 2).

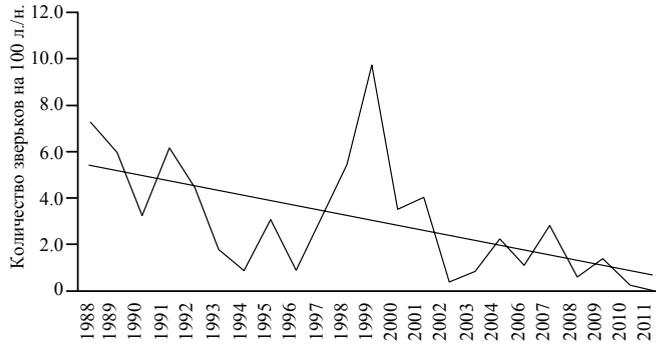
МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Тем не менее, численность рыжей полёвки тоже подвержена резким колебаниям, и в ее изменениях проявлялась тенденция к снижению показателя численности этого вида (рис. 2).

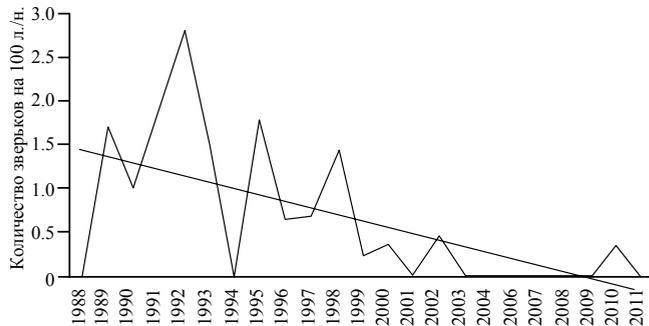
Колебания численности меньше заметны в ольшаниках. Здесь наблюдается почти постоянно повышенная плотность населения рыжей полёвки. Однако, несмотря на резкие подъёмы и спады, относительная численность рыжей полёвки отличается наименьшей изменчивостью по сравнению с другими видами зверьков (рис. 3).

Кроме рыжей полёвки в Усманском бору довольно многочисленны еще два вида типично лесных грызунов – желтогорлая и малая лесная мыши.

Ретроспективный анализ динамики численности этих двух видов в Усманском бору показывает, что она не стабильна и имеет очень сильные колебания. Как отмечалось



а



б

Рис. 1. Изменения относительной численности обыкновенной (а) и малой (б) бурозубок Усманского бора в июле 1988 – 2011 гг.

выше, желтогорлая мышь в середине – конце прошлого века неоднократно исчезала на целый ряд лет по всему бору, уступая место малой лесной мыши (Барабаш-Никифоров, 1957; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Дмитриева и др., 1979). Однако в настоящее время этот зверек занимает по частоте встречаемости второе место (4.9% попадения в ловушки) после рыжей полёвки, а лесная мышь – четвертое (2.3% попадений) после обыкновенной бурозубки.

Желтогорлая мышь имела наибольшую относительную численность в топках ольшаниках. Так, на болоте Самара средний многолетний показатель ее был равен 9.8% попадений зверьков в ловушки, что в 2 – 3 раза превышает численность в других биотопах. Реже всего желтогорлая мышь попадала в ловушки на болоте Моховом, отличающемся менее разнообразным в видовом отношении растительным покровом.

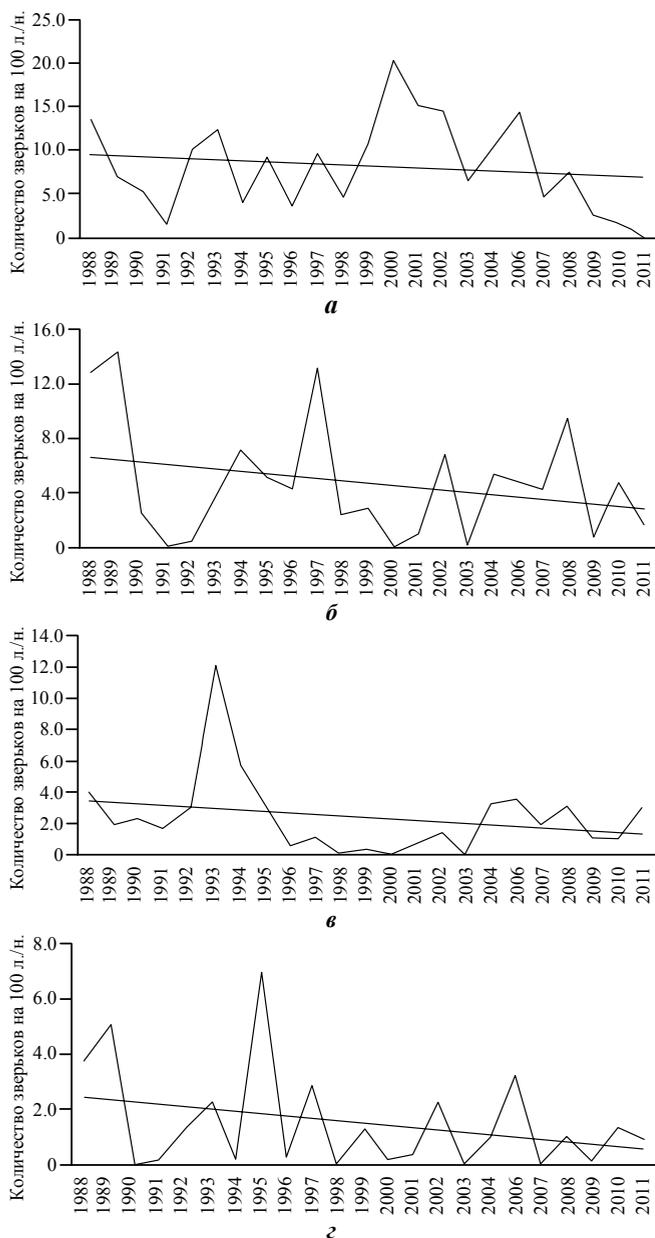


Рис. 2. Изменения относительной численности грызунов Усманского бора (1988 – 2011 гг.): а – рыжая полёвка, б – желтогорлая мышь, в – малая лесная мышь, г – полевая мышь

В изменениях численности желтогорлой мыши в последние годы также прослеживалась тенденция к общему сокращению населения этого вида.

Малая лесная мышь.

Средняя относительная численность малой лесной мыши во всех биотопах не отличалась большими перепадами и изменялась в пределах от 1.5 до 3.0% попадания в ловушки (см. табл. 2). Вместе с тем количество зверьков этого вида, населявшее обследованные биотопы, в разные годы было очень нестабильным. Сложно назвать биотоп, наиболее предпочитаемый этим грызуном, поскольку во всех из них в некоторые годы наблюдалось полное исчезновение лесной мыши. В некоторых она не встречалась до 6 лет. Только в годы своей наибольшей численности (1993 и 1994 гг.) лесная мышь была отмечена во всех обследованных биотопах одновременно. Максимальная относительная численность – 20.0% попаданий в ловушки – была отмечена в это время в топком ольшанике на болоте Самара

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

и около 15.0% попаданий на болота Моховом и Угольном. В период исследований, на фоне и без того невысокой численности данного вида, наблюдалось общее сокращение плотности населения лесных мышей.

Полевая мышь в Усманском бору наиболее часто встречается в топких ольшаниках. Во всех остальных местах ее численность подвержена резким и довольно сильным колебаниям. Средняя многолетняя численность полевых мышей по всем биотопам составляет 1,6% пропаданий, а максимальная среднегодовая

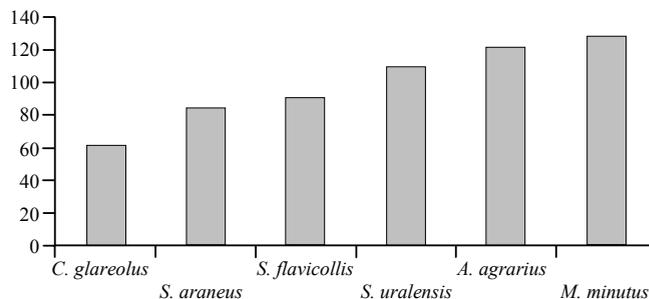


Рис. 3. Изменчивость (коэффициент вариации, %) многолетней относительной численности фоновых видов мелких млекопитающих Усманского бора в 1988 – 2011 гг.

(6.9%) – была зарегистрирована в 1995 г. В том же году, в топком ольшанике на болоте Самара, была отмечена и максимально высокая численность этого зверька – около 23.0% попаданий. Наименее заселенным этим видом оказалось болото Моховое. За все годы полевые мыши были отловлены здесь только дважды. В остальных биотопах численность полевых мышей оставалась, как правило, на низком уровне, часто снижалась до нуля на 2 – 3 года и редко вновь возрастала в отдельные годы до 3 – 8% попаданий в ловушки. У полевой мыши в период исследования, как и у всех предыдущих рассмотренных видов, наблюдалось сокращение относительной численности.

В анализируемый период из всех фоновых видов наиболее стабильную относительную численность имела рыжая лесная полёвка (см. рис. 3). За ней, по мере нарастания изменчивости, могут быть расположены обыкновенная бурозубка, желтогорлая, лесная и полевая мыши. Самой нестабильной была относительная численность малой бурозубки.

Объяснить причины нестабильного характера и резких изменений численности практически у всех рассмотренных видов зверьков очень трудно. Предположения о конкурентных межвидовых взаимодействиях типично лесных видов грызунов – лесной и желтогорлой мышей и рыжей полёвки (Дмитриева и др., 1979) – вероятно, ошибочны. Если же таковые влияния и наблюдаются, то при анализе динамики численности они не обнаруживаются. Так, статистический расчет не выявил никакой корреляционной взаимозависимости в изменениях относительной численности ни у грызунов, ни у насекомоядных. Предположения вышеуказанных авторов об изменениях численности, вызываемых у мелких млекопитающих в Усманском лесу в результате увеличения антропогенной рекреационной нагрузки, тоже маловероятны, так как в настоящее время отдыхающими посещается только небольшая часть лесного массива, приуроченная, главным образом, к речной пойме и не далее 200 – 300 м в глубину леса. В обследованных же биотопах непосред-

ственное антропогенное влияние практически полностью отсутствовало. Скорее всего, изменения численности разных видов мелких млекопитающих происходят независимым образом друг от друга. Причем, как показывает статистический анализ, и изменения численности отдельных видов зверьков в разных биотопах также происходят независимо от соседних биотопов.

Общая тенденция сокращения относительной численности зверьков вызвана, вероятно, какими-то естественными причинами.

ВЫВОДЫ

В Усманском бору в окрестностях БУНЦ ВГУ «Веневитиново» отмечено 16 видов мелких млекопитающих. Однако основное население мелких лесных зверьков представлено шестью видами: двумя бурозубками – обыкновенной и малой, тремя мышами – желтогорлой, лесной и полевой и рыжей полёвкой. Остальные виды редки и встречаются нерегулярно.

Наиболее многочисленна и широко распространена по всем биотопам рыжая лесная полёвка. Второе место по частоте встречаемости в бору в настоящее время занимает желтогорлая мышь, третья – обыкновенная бурозубка, а за ней располагаются лесная и полевая мыши.

У всех рассмотренных видов зверьков в период исследования наблюдалась общая тенденция к снижению относительной численности населения.

Из пяти обследованных биотопов наиболее заселенным мелкими млекопитающими оказался топкий ольшаник на болоте Самара. Здесь встречались все виды зверьков и в большем количестве, чем в других местах.

Наименьшей изменчивости подвержена относительная численность рыжей лесной полёвки. За ней, по мере нарастания изменчивости, следуют обыкновенная бурозубка, желтогорлая, лесная и полевая мыши. Наибольшая изменчивость относительной численности наблюдалась у малой бурозубки.

Изменения численности разных видов мелких млекопитающих происходят независимым образом друг от друга и изменения численности отдельных видов зверьков в разных биотопах также происходят независимо от соседних биотопов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабаш-Никифоров И. И. Сравнительное изучение микротериофауны лесов Воронежской области // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1945. Т. 13. С. 37 – 38.

Барабаш-Никифоров И. И. Массовое размножение мышевидных грызунов в Воронежской области в 1945 г. // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1949. Т. 18. С. 77 – 83.

Барабаш-Никифоров И. И. Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж: Воронеж. кн. изд-во, 1957. 370 с.

Барабаш-Никифоров И. И., Павловский Н. К. Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 1948. Вып. 2. 28 с.

Дмитриева Т. В., Обтемперанский С. И., Овчинникова С. Л. О некоторых особенностях распределения и колебаний численности мышевидных грызунов в Усманском лесу / Воронеж. гос. ун-т. Воронеж, 1979. 13 с. Деп. в ВИНТИ 05.12.1979, № 4420-79.

УДК 591.5:591.526:598.241.3 (470.55/58)

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СТРЕПЕТА НА СЕВЕРЕ СТЕПНОГО ЗАУРАЛЬЯ

В. А. Коровин

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б. Н. Ельцина

Россия, 620083, Екатеринбург, просп. Ленина, 51

E-mail: vadim_korovin@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.11 г.

Восстановление популяции стрепета на севере степного Зауралья. – Коровин В. А. – Рассматривается динамика популяции стрепета на севере степного Зауралья. После периода почти полного отсутствия в 70 – 80-е гг. XX в. с начала 90-х гг. вновь наблюдается заселение временно пустующих участков ареала и рост численности популяции. К началу XXI в. стрепет практически восстановил свой былой ареал в регионе. Плотность населения в среднем по степному агроландшафту к концу 90-х гг. достигла 1 особи/км², к концу первого десятилетия 2000-х гг. превысила 2 особи/км². В последние годы стрепет редко регистрируется по степным пастбищам, чаще встречается на посевах многолетних трав и убранных полях зерновых, а основная часть популяции – до 70 – 80% всех пар – поселяется на залежных землях, появление и сохранение которых связано с устойчивым сокращением сельскохозяйственного производства в последние два десятилетия.

Ключевые слова: *Tetrax tetrax*, численность, плотность населения, биотопическое распределение, степное Зауралье.

Little Bustard population restoration in the northern steppe Trans-Urals. – Korovin V. A. – The dynamics of a little bustard population in the northern steppe Trans-Urals is considered. After some period of its almost complete absence in the 1970s and 1980s, since the early 1990s, temporarily empty parts of the habitat have been inhabited again and an increase in the population is observed. By the beginning of the 21st century, the Little Bustard almost restored its previous habitat in the region. By the end of the 1990s, the average population density over the agro-landscape reached 1 ind/km². By the end of the first decade of the 2000s it exceeded 2 ind/km². In recent years, the Little Bustard is rarely observed in steppe pastures but can more often be met on long-term grass crops and reaped grain fields, and the most part of its population (up to 70 – 80% of all couples) inhabits fallow lands whose appearance and preservation are due to the steady reduction of the agricultural industry over the last two decades.

Key words: *Tetrax tetrax*, number, population density, biotopic distribution, steppe Trans-Urals.

ВВЕДЕНИЕ

Стрепет (*Tetrax tetrax* Linnaeus, 1758) принадлежит к числу коренных обитателей степных ландшафтов. Проявляя консерватизм в выборе гнездовых местобитаний, этот вид длительное время избегал распаханых земель. В результате тотального сельскохозяйственного освоения степной зоны большинство его популяций к середине XX в. подверглось деградации – значительному сокращению численности, отступлению к югу северной границы ареала, его фрагментации на отдельные изолированные участки (Исаков, 1982; Исаков, Флинт, 1987; Белик, 2001).

Основной причиной этих негативных процессов явилось разрушение исходной среды обитания – распашка еще сохранившихся целинных и залежных земель, значительное увеличение пастбищной нагрузки на оставшиеся степные участки, в результате которой усилились процессы дигрессии степной растительности и опустынивания. К отрицательным для вида последствиям могло привести и широкое применение в этот период высокотоксичных препаратов для борьбы с грызунами, в частности, фосфида цинка (Белик, 1997, 1998), а также ряд суровых зим, вызвавших массовую гибель птиц на прикаспийских зимовках (Гаврин, 1962; Белик, 2001 и др.).

На фоне глубокой депрессии популяций усилилась тенденция к заселению стрепетом сельскохозяйственных полей – прежде всего, посевов многолетних трав. В последние десятилетия наблюдается постепенное восстановление его популяций. Этот процесс удалось проследить и на севере степного Зауралья. В настоящей работе рассматривается динамика популяции стрепета в регионе. Показаны этапы восстановления бывшего ареала, сопряженные изменения численности и биотопического распределения вида на фоне смены экологической обстановки в степном агроландшафте в результате значительного сокращения сельскохозяйственного производства в последние два десятилетия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 1988 – 2008 гг. на многолетнем ключевом участке на севере степного Зауралья – в Брединском районе Челябинской области (52°12' с.ш., 60°21' в.д.). Эту территорию занимает типичный степной агроландшафт, включающий возделываемые земли, а по малопригодным для земледелия участкам – целинные степные пастбища, составляющие около 30% всей площади сельскохозяйственных угодий.

Сведения по численности и биотопическому распределению стрепета получены в ходе маршрутных учетов, охватывающих все основные типы местообитаний птиц степного агроландшафта. Основным методом служил учет без ограничения полосы обнаружения птиц с последующим расчетом показателей обилия по средним гармоническим расстояниям обнаружения (Челинцев, 1985; Равкин, Челинцев, 1990). Население стрепета в репродуктивный период характеризуется по результатам учетов в мае. На основе данных о плотности населения в отдельных биотопах и занимаемой ими площади рассчитаны средневзвешенные показатели для агроландшафта ключевого участка в целом. Суммарная протяженность маршрутов в мае составила 1255 км. Дополнительно приведены сведения о динамике населения стрепета, полученные в мае 1993 и 1996 гг. на территории музея-заповедника «Аркам», лежащей в 80 км к северо-западу от ключевого участка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение вида в регионе. В первой половине XX в. ареал стрепета охватывал степное Зауралье, местами заходя в лесостепь – несколько севернее 54-й широты (Ольшванг, 1938; Шварц и др., 1951; Залесский И. М., Залесский П. М., 1931). В середине этого столетия численность восточно-европейских популяций

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СТРЕПЕТА

существенно сократилась, а северная граница ареала отступила к югу (Белик, 2001). Та же участь постигла популяции стрепета в степях Зауралья и Западной Сибири. К концу 1970-х гг. вид практически уже не встречался на территории Башкирии, Челябинской, Тюменской, Курганской, Омской и Новосибирской областей (Кандауров, 1986). Аналогичная ситуация в этот период наблюдалась и на сопредельных территориях Северного Казахстана (Брагин, 1991, 1999). Все перенаселенные регионы находятся на северной периферии видового ареала, где депрессия популяции, очевидно, была наиболее глубокой, зачастую приводя к полному исчезновению птиц. В центральных районах ареала на фоне выраженной депрессии популяций стрепета в середине XX в. все же сохранились отдельные его поселения (Исаков, 1982; Львов, 1983; Белик, 1986, 2001; Мосейкин, 1986 и др.). Подобная картина наблюдалась и в Южном Приуралье, где в 1970-е гг. сохранилась одна из наиболее крупных популяций стрепета на территории бывшего СССР (Исаков, Флинт, 1987), демонстрируя в отдельных районах не только стабилизацию, но и рост численности (Чибилев, 1995 *а, б*). По-видимому, именно из этих очагов распространения происходило расселение стрепета в период восстановления его популяций в последние десятилетия XX в. Этот процесс был прослежен и в степном Зауралье – на южной оконечности Челябинской области. В 1970 – 1980-е гг. стрепет здесь практически отсутствовал, достоверно зарегистрирована лишь единственная встреча в 1986 г. (Захаров, 1989). На многолетнем ключевом участке в Брединском районе Челябинской области, при проведении учетов на протяжении всего бесснежного периода, в 1988 – 1990 гг. стрепет не обнаружен. Впервые он появился здесь в 1991 г. (Коровин, 1995 *а, б*), после чего регистрировался уже ежегодно. В конце 1990-х – начале 2000-х гг. стрепет отмечен и севернее – в Карталинском, Варненском и Уйском районах Челябинской области (Морозов, 1999; Гордиенко, 2002; Брусянин и др., 2010), а также в Башкирском Зауралье (Валуев и др., 2006). Таким образом, к началу XXI в. в степном Зауралье стрепет вновь расселился несколько севернее 54-й широты, что соответствует положению северной границы его ареала в середине XX в.

В Северном Казахстане постепенное восстановление популяции стрепета после глубокой депрессии также началось в середине 1980-х (Брагин, 1991, 1999) – 1990-е гг. (Березовиков, Коваленко, 2001; Ерохов, Березовиков, 2001; Тарасов, Давыдов, 2008). К концу столетия вид продвинулся до северной границы Костанайской области. С конца 1990-х – начала 2000-х гг. вновь регистрируется его гнездование на юге Курганской (Наумов, 2001; Рябицев и др., 2002; Тарасов, 2002) и Омской (Якименко, 2003) областей. Приведенные данные позволяют констатировать, что к началу XXI в. стрепет практически восстановил свой былой ареал в Зауралье.

Динамика населения стрепета на севере степного Зауралья. Детальные представления об этом процессе дают результаты стационарных наблюдений в наиболее южном – Брединском районе Челябинской области. На многолетнем ключевом участке в 1988 – 1990 гг. стрепет не обнаружен (таблица). Впервые он зарегистрирован здесь в 1991 г., когда несколько особей встречено среди целинного пастбища, а 29 мая на участке типчаково-ковыльной степи с преобладанием ковыля Лес-

синга (*Stipa lessingiana*) найдено гнездо (Коровин, 1997, 2004). Все встречи ограничивались территорией площадью около 5 км², на других массивах целинных пастбищ со сходными условиями стрепет не отмечен. На том же участке целины стрепеты поселились и в следующем году, кроме того, обнаружены на прилегающем к нему поле многолетних трав – костреца безостого *Bromopsis inermis* (Leys) Holub. В несколько последующих сезонов учеты на ключевом участке не проводились, однако при его посещении стрепеты регулярно регистрировались в тех же биотопах – на целинных степных пастбищах и посевах многолетних трав. Таким образом, с начала 1990-х гг. стрепет вновь вошел в постоянный состав орнитокомплекса ключевого участка.

Плотность населения стрепета на ключевом участке в степном Зауралье (май), особей/км²

Год	Целинные пастбища	Залежи	Посевы многолетних трав	Стерня	Пашня	В целом по степному агроландшафту
1988–1990	0	–	0	0	0	0
1991	0.2	–	0	0	0	0.06
1992	0.2	–	0.2	0	0	0.08
2000	1.3	1.2	1.6	0.4	0	1.1
2001	1.3	1.6	1.5	0	0	1.1
2003	1.2	3.3	1.0	0.6	0	1.2
2004	0	3.3	2.9	1.5	0	1.4
2005	0	2.4	1.3	2.0	3.5*	1.3
2006	0.6	4.5	2.9	3.2	0	2.6
2007	0	6.1	1.4	1.9	0	2.6
2008	0.3	4.8	0.3	2.9	0	2.1

Примечание. *Вспаханное весной жнивье (длина маршрута 3 км); прочерк означает отсутствие биотопа.

К концу 1990-х гг. обилие стрепета в среднем по агроландшафту ключевого участка достигало 1.1 особи/км² (от 0.4 до 1.6 в отдельных биотопах, см. таблицу), что соответствует уровню численности этого вида в прилегающих к Зауралью кустанайских степях накануне их крупномасштабного освоения. Так, в предпочитаемых биотопах Наурзумского заповедника в конце 1930-х гг. она составляла от 0.5 до 1.4 особи/км² (Рябов, 1949). К концу первого десятилетия 2000-х гг. зафиксировано дальнейшее заметное увеличение плотности населения стрепета: по сравнению с 2000 г. в среднем по агроландшафту ключевого участка она возросла вдвое (см. таблицу).

Очевидно, процесс восстановления популяции стрепета не был узко локальным, а одновременно охватывал значительные территории степного Зауралья. В тот же период – первой половине 1990-х гг. – удалось проследить его начальные этапы на территории музея-заповедника «Аркаим», расположенного на северо-западе Брединского района, в 80 км от ключевого участка. При интенсивном обследовании этой территории в мае 1993 г. зарегистрирована единственная встреча стрепета – в степи по гребню увала среди сельскохозяйственных угодий (Коровин, 1995 б). На единичные встречи его в этот период указывали и сотрудники заповедника. Однако уже через 3 года стрепета нашли в заповеднике достаточно обыч-

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СТРЕПЕТА

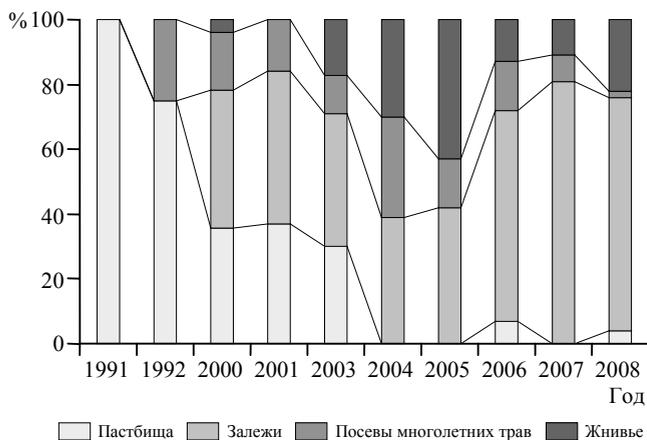
ным (Коровин, 2004). Наибольшее число птиц отмечено среди посевов многолетних трав – костреца безостого и люцерны *Medicago sativa* L., где по картированию стационарных самцов учтено около десятка пар (5 особей/км²). Местами они формировали компактные групповые поселения: на участке посева костреца площадью около 50 га 5 самцов держались в 150 – 200 м друг от друга. Несколько реже стрепет встречался в целинной степи (3 особи/км²). Близкий уровень его численности зафиксирован в районе заповедника и в последующие годы (Гашек, 1998, 2006).

Биотопическое распределение. По сравнению с дрофой, стрепет длительное время оставался более консервативным обитателем целинных степей, избегающим распаханых земель (Кириков, 1966; Голованова, 1985; Исаков, Флинт, 1987; Линдеман, Лопушков, 2004; Шляхтин и др., 2004 и др.). Строгая приуроченность к исходным степным ландшафтам, очевидно, послужила одной из основных причин глубокой депрессии популяций стрепета при крупномасштабном сельскохозяйственном освоении степной зоны. В начале второй половины XX в. распашка степей достигла максимальных значений. На оставшихся целинных участках в результате повсеместного перевыпаса усилились процессы дигрессии растительности и опустынивания. На фоне резкого сокращения площади пригодных для гнездования степных местообитаний более отчетливо проявилась тенденция к заселению стрепетом возделываемых земель – прежде всего посевов многолетних трав (Львов, 1983; Белик, 1986, 2001; Мосейкин, 1986; Чернобай, 2003 и др.). Освоение этой новой гнездовой ниши сыграло, по-видимому, ключевую роль в восстановлении численности его популяций (Белик, 2001).

Появившись на севере степного Зауралья после длительного периода отсутствия, стрепет с первых лет стал заселять как участки типчаково-ковыльных степей по целинным пастбищам, так и посевы многолетних трав. Возможно, расселение происходило главным образом за счет птиц, уже освоивших эту гнездовую нишу. В последующий период восстановление популяции стрепета протекало на фоне углубляющегося экономического кризиса и упадка сельского хозяйства. К концу 1990-х гг. произошли заметные изменения экологического облика степного агроландшафта. Сокращение площади возделываемых земель привело к появлению залежей, на ключевой территории составивших к концу этого десятилетия 38% всей площади пахотных угодий. Одновременно происходило снижение поголовья скота. К началу 2000-х гг. по отношению к уровню конца 1980-х численность крупного рогатого скота сократилась вдвое, овец – в 4 раза, лошадей – почти в 10 раз (Коровин, 2004). Снижение пастбищной нагрузки стимулировало развитие демутационной сукцессии степной растительности, следствием которой явилось значительное увеличение высоты и сомкнутости травостоя целинных пастбищ, особенно заметное во влажные годы. Полное прекращение орошения полей в этот период привело к деградации посевов люцерны и костреца, которые были заменены более засухоустойчивой культурой – житняком *Agropyron* sp.

На фоне охарактеризованной динамики экологической обстановки произошли заметные изменения в распределении стрепета по гнездовым местообитаниям. Уже к концу 1990-х гг. отмечена их значительная диверсификация – наряду с це-

линными пастбищами и многолетними травами они включали залежи и убранные поля зерновых (рисунок). Последующая динамика биотопического распределения отражает направленность и масштабы изменений экологических условий в отдельных биотопах. К



Динамика биотопической приуроченности стрепета (% от всего населения ключевого участка)

с целью сжигания накопившейся растительной ветоши, а на эксплуатируемых пастбищах – и высокий уровень фактора беспокойства. Следует подчеркнуть, что в силу естественной мозаичности условий степные участки с невысоким травостоем, подходящие для поселения стрепета, в виде вкраплений и пятен разной величины сохраняются и поныне. Однако складывается впечатление, что при выборе биотопа птицы реагируют на средние, генерализованные ландшафтные характеристики, не пытаясь удержаться на оставшихся островках еще пригодных местообитаний.

На посевах многолетних трав плотность населения стрепета испытывает заметные колебания в зависимости от складывающихся условий. Как правило, стрепеты поселяются на скошенных в предыдущем году посевах, травостой которых весной не превышает 15 – 20 см. Однако в последние годы заготовка сена проводится выборочно, лишь по участкам с относительно высоким запасом фитомассы, в то время как деградированные старые посевы зачастую целиком остаются не скошенными. Сухой травостой таких участков весной следующего года напоминает злаковую степь, достигая в высоту 30 – 40 см. Подобных участков стрепеты, как правило, избегают.

Залежные земли заселялись стрепетами практически со времени их появления. На бурьянистых залежах они выбирают участки с наиболее разреженной и невысокой растительностью. На фоне преобладающих на этой стадии сукцессии мощных высокорослых травостоев подобные участки встречаются в качестве эдафически обусловленных модификаций растительности. По мере развития восстановительной сукцессии, в процессе которой происходит снижение средней высоты и сомкнутости растительного покрова, а также заметное повышение его простран-

дельных биотопах. К концу первого десятилетия 2000-х гг. практически прекратилось поселение стрепета на массивах целинных степей. Основной причиной избегания этого биотопа, по-видимому, явилось изменение растительного покрова в ходе продолжающейся демутационной сукцессии. Сильное негативное влияние могли оказывать также весенние палы, ежегодно проводимые на большей части целинных пастбищ

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СТРЕПЕТА

ственной неоднородности, привлекательность залежей для стрепета повышается. Средняя плотность населения вида в сукцессионном ряду от молодых (2 – 3 года) к средневозрастным (4 – 7 лет) и многолетним залежам (8 – 10 лет и старше) изменялась соответственно от 1.7 до 3.2 и 4 – 5 особей/км². На отдельных участках старых залежей локальное обилие стрепета достигало максимальных значений – 20 – 30 особей/км². В последние годы именно на залежных землях сосредоточена основная часть – до 70 – 80% – гнездового населения стрепета в районе исследований (см. рисунок). Следует отметить, что залежи, особенно многолетние, служили для стрепета одним из основных гнездовых местообитаний и в прошлом (Рябов, 1949; Кириков, 1966; Костин, 1978 и др.).

В последнее десятилетие происходит освоение стрепетом и убранных полей зерновых культур, весной представленных стерней культурных злаков. В последние годы он поселяется на таких полях регулярно, а плотность населения достигает здесь 2 – 3 особей/км², уступая таковой лишь на залежах (см. таблицу). Осенняя вспашка зяби в настоящее время проводится в ограниченных масштабах, и собственно пашня появляется в основном непосредственно в период предпосевной обработки. Интересно в этой связи упомянуть факт регистрации токующих самцов стрепета на свежей крупнобугристой пашне (см. таблицу). Очевидно, птицы поселились среди высокой пшеничной стерни и не покинули поле после глубокой вспашки отвальным плугом, после которой поверхность его была покрыта крупными комьями и грядами земли с клочками торчащей стерни и зеленых всходов. Этот пример свидетельствует о формировании у стрепета достаточно прочных экологических связей с полевыми агроценозами.

Поселяющиеся на убранных полях птицы нередко попадают в ситуацию «экологической ловушки», когда в процессе предпосевной обработки почвы все гнезда гибнут. Благоприятные условия гнездования могут складываться лишь на полях, оставленных под паром.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На севере степного Зауралья после многолетней глубокой депрессии во второй половине XX в., когда на протяжении 2 – 3 десятилетий стрепет практически отсутствовал, с начала 1990-х гг. началось восстановление его популяции в регионе. На первых этапах этот процесс, по всей видимости, протекал за счет расселения на север и северо-восток птиц из центральных районов ареала, в частности Южного Приуралья. Важной предпосылкой восстановления популяций послужила реализация потенциала экологической пластичности вида – переход к гнездованию в агроценозах, прежде всего на посевах многолетних трав и залежах. При сохранении малоблагоприятной обстановки на большей части исходных для вида степных ландшафтов (ограниченная площадь, перевыпас и вызванная им дигрессия растительности, а в период резкого сокращения пастбищной нагрузки – развитие продуктивных высокотравных фитоценозов), расширение спектра гнездовых стадий за счет сельскохозяйственных полей могло иметь решающее значение. Расселение птиц, уже освоивших эту новую гнездовую нишу, способно обеспечить

быстрый, скачкообразный рост численности вида на временно пустующих участках ареала. При этом основная часть пар нередко сразу поселялась на полях многолетних трав. Изменение экологической обстановки в степном агроландшафте на фоне значительного сокращения сельскохозяйственного производства в 1990-е – начале 2000-х гг. стимулировало углубление процессов адаптации стрепета к условиям агроценозов. На ключевом участке в степном Зауралье в течение сравнительно короткого периода – за несколько лет – произошел переход значительной части птиц к гнездованию на залежах и убранных полях зерновых. Наблюдаемые изменения, очевидно, несут адаптивный характер, поскольку при ухудшении условий в исходных и ранее освоенных биотопах – целинной степи и посевах многолетних трав – обеспечили виду не только сохранение, но и заметный дальнейший рост численности популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белик В. П. Распространение, численность и некоторые черты экологии стрепета на юго-востоке Европейской части СССР // Дрофы и пути их сохранения / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 66 – 70.

Белик В. П. Некоторые последствия использования пестицидов для степных птиц Восточной Европы // Беркут. 1997. Т. 6, вып. 1 – 2. С. 70 – 82.

Белик В. П. Почему в России исчезли дрофы? // Природа. 1998. № 1. С. 58 – 62.

Белик В. П. История и современное состояние восточноевропейских популяций стрепета // Орнитология. 2001. Вып. 29. С. 212 – 222.

Березовиков Н. Н., Коваленко А. В. Птицы степных и сельскохозяйственных ландшафтов окрестностей поселка Шортанды (Северный Казахстан) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 20 – 40.

Брагин Е. А. Состояние некоторых редких видов птиц на юго-востоке Кустанайской области // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. : в 2 ч. Минск : Наука и техника, 1991. Ч. 2, кн. 1. С. 75 – 76.

Брагин Е. А. К распространению и численности некоторых редких видов птиц в Кустанайской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 1999. С. 61 – 64.

Брусянин П. Е., Гашек В. А., Захаров В. Д. Предварительные итоги полевого сезона 2010 г. в Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. ун-та, 2010. Вып. 15. С. 31 – 33.

Валуев В. А., Артемьев А. И., Валуев Д. В. К редким видам птиц Башкортостана // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2006. С. 42 – 44.

Гаврин В. Ф. Отряд Дрофы – Otides // Птицы Казахстана. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1962. С. 5–39.

Гашек В. А. Заметки к фауне птиц юга Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 1998. С. 35 – 38.

Гашек В. А. Редкие птицы южных районов Челябинской области // Степи и лесостепи Зауралья : материалы к исследованиям. Челябинск : Крокус, 2006. С. 65 – 81.

Голованова Э. Птицы в антропогенном ландшафте // Охота и охотничье хозяйство. 1985. № 6. С. 6 – 8.

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ СТРЕПЕТА

Гордиенко Е. С. Новые материалы по фауне и распространению птиц в Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Академкнига», 2002. С. 104 – 108.

Ерохов С. Н., Березовиков Н. Н. Летняя орнитофауна озер Кургальджинского заповедника // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 70 – 84.

Залесский И. М., Залесский П. М. Птицы Юго-Западной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1931. Т. 11, вып. 3 – 4. С. 147 – 206.

Захаров В. Д. Птицы Челябинской области. Свердловск : Изд-во УрО АН СССР, 1989. 72 с.

Исаков Ю. А. Состояние популяций дрофы и стрепета в СССР и перспективы их сохранения // 18-й Междунар. орнитол. конгресс : тез докл. и стенд. сообщ. М. : Наука, 1982. С. 263 – 264.

Исаков Ю. А., Флинт В. Е. Семейство Дрофиные – Otidae // Птицы СССР : Курообразные, журавлеобразные. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. С. 465 – 502.

Кандауров Е. К. Всероссийский учет дрофы и стрепета // Дрофы и пути их сохранения / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 58 – 61.

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

Коровин В. А. К распространению птиц в Южном Зауралье // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 1995 а. С. 38 – 39.

Коровин В. А. Птицы как компонент природной среды заповедника Аркаим // Россия и Восток : проблемы взаимодействия : материалы 3-й Междунар. науч. конф. : в 5 ч. Челябинск : Изд-во Челябин. гос. ун-та, 1995 б. Ч. 5, кн. 2. С. 162 – 165.

Коровин В. А. Птицы южной оконечности Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 1997. С. 74 – 97.

Коровин В. А. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. 504 с.

Костин Ю. В. Обречен ли стрепет? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 3. С. 67 – 71.

Линдеман Г. В., Лопушков В. А. Стрепет в полупустынном Заволжье // Орнитология. 2004. Вып. 31. С. 108 – 113.

Львов И. А. Некоторые особенности экологии и поведения стрепета в антропогенном ландшафте // Экология и рациональное использование охотничьих птиц в РСФСР / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1983. С. 145 – 154.

Морозов В. В. К орнитофауне степей Предуралья и Зауралья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 1999. С. 155 – 156.

Мосейкин В. Н. Экология и охрана стрепета в Саратовской области // Дрофы и пути их сохранения / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 71 – 86.

Наумов В. Д. К орнитофауне Целинного района Курганской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 127 – 128.

Ольшванг Н. А. Обзор орнитофауны Троицкого лесостепного заповедника // Изв. науч.-исслед. биол. ин-та при Пермском ун-те. 1938. Т. 11, вып. 7 – 8. С. 57 – 86.

Равкин Е. С., Челинцев Н. Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела. М., 1990. 33 с.

Рябицев В. К., Тарасов В. В., Примак И. В., Поляков В. Е., Грехов Р. Г., Бологов И. О. К фауне птиц Юга Курганской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири.* Екатеринбург : Изд-во «Академкнига», 2002. С. 211 – 228.

Рябов В. Ф. К экологии некоторых степных птиц Северного Казахстана по наблюдениям в Наурзумском заповеднике // *Тр. Наурзумского гос. заповедника.* М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. Вып. 2. С. 153 – 232.

Тарасов В. В. Стрепет // *Красная книга Курганской области.* Курган : Изд-во «Зауралье», 2002. С. 75 – 77.

Тарасов В. В., Давыдов А. Ю. К фауне птиц лесостепной части Северного Казахстана // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири.* Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2008. С. 108 – 149.

Челинцев Н. Г. Методы учета животных на маршрутах // *Экологические особенности охраны животного мира / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела МСХ СССР.* М., 1985. С. 74 – 81.

Чернобай В. Ф. Дрофа и стрепет в Волгоградской области // *Дрофиные птицы России и сопредельных стран.* Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2003. Вып. 2. С. 108 – 118.

Чибилев А. А. Результаты наблюдений, расширяющие современные сведения о распространении некоторых редких видов птиц в степной зоне Урала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири.* Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 1995 а. С. 73 – 75.

Чибилев А. А. Птицы Оренбургской области и их охрана: материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург : УИФ «Наука», 1995 б. 62 с.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Животный мир Урала (Наземные позвоночные). Свердловск : Свердл. обл. изд-во, 1951. 174 с.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Хрустов А. В., Завьялов Е. В. Экологическая сегрегация дрофиных птиц в условиях севера Нижнего Поволжья : эволюционные и адаптивные аспекты // *Экология.* 2004. № 4. С. 284 – 291.

Якименко В. В. К орнитофауне Омской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири.* Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2003. С. 247 – 252.

УДК 574.583(285.2):591+551.577

**ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНЫХ ОСАДКОВ
И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ
НА ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ
МАЛОГО ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА**

А. В. Крылов, Д. В. Кулаков, А. И. Цветков, В. Г. Папченков

*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 19.11.10 г.

Влияние атмосферных осадков и численности колонии околководных птиц на зоопланктон литоральной зоны малого высокотрофного озера. – Крылов А. В., Кулаков Д. В., Цветков А. И., Папченков В. Г. – Выявлено, что при увеличении количества атмосферных осадков изменения показателей зоопланктона фонового участка литоральной зоны высокотрофного озера были сходны с таковыми при возрастании органической и биогенной нагрузки в ходе антропогенного эвтрофирования: повышалось разнообразие и обилие коловраток, снижались показатели развития веслоногих ракообразных. В зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц при увеличении численности их колонии и поверхностного стока сокращались число видов (за счет разнообразия коловраток и ветвистоусых ракообразных), численность и биомасса зоопланктона, доля Rotifera и Cladocera в общей численности и биомассе сообщества, индекс Шеннона, возрастали показатели развития Copepoda. В условиях снижения количества осадков на обоих участках мелководья уменьшалось обилие Copepoda на фоне увеличения количества Rotifera и/или Cladocera. При этом в районе гнездовья цапель зоопланктон по-прежнему отличался наибольшим развитием веслоногих ракообразных и наименьшим – коловраток и ветвистоусых.

Ключевые слова: зоопланктон, таксономические группы, атмосферные осадки, околководные птицы, продукты жизнедеятельности.

Effect of atmospheric precipitations and the abundance of a semi-aquatic bird colony on zooplankton in the littoral of a small high-trophic lake. – Krylov A. V., Kulakov D. V., Tsvetkov A. I., and Papchenkov V. G. – It was found that when the atmospheric precipitation amount increased the changes in zooplankton indices in the background area in the littoral zone of a small high-trophic lake were similar to those observed under an increased organic and biogenic load in the course of anthropogenic eutrophication: the diversity and abundance of rotifers increased and the indices of copepods' development decreased. In the area subjected to the effect of bird vital activity products an increase in the colony abundance and surface flow reduced the number of species (due to the diversity of rotifers and copepods), the numbers and biomass of zooplankton, the fraction of Rotifera and Cladocera in the total numbers and biomass of the community, and Shannon's index – but increased Copepoda development indices. Atmospheric precipitation reduction at both sites of the littoral zone led to a decreased Copepoda abundance and increases numbers of Rotefera and/or Cladocera. However, in the heron breeding colony area the zooplankton was characterized by the highest development of copepods and the lowest one of rotatoria and cladocera.

Key words: zooplankton, taxonomic groups, atmospheric precipitation, semi-aquatic birds, vital activity products.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ данных, полученных в литоральной зоне Рыбинского водохранилища, позволил выявить межгодовые изменения зоопланктона, развивающегося в условиях влияния продуктов жизнедеятельности водных птиц, которые определяются численностью колонии и уровнем воды (Кулаков и др., 2012). Однако кроме водных птиц на химический и биологический режим водоёмов оказывают влияние колонии околородных птиц, поступление продуктов жизнедеятельности которых в водоём происходит с побережья и в основном при выпадении атмосферных осадков (Кулаков и др., 2010). Полагаем, что степень воздействия продуктов их метаболизма может определяться количеством атмосферных осадков и численностью колонии.

Цель работы – изучение влияния количества атмосферных осадков и численности колонии околородных птиц на развитие зоопланктона литоральной зоны малого высокотрофного озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в периоды гнездования серой цапли (*Ardea cinerea* L.) (июнь – август) 2008 и 2009 гг. в литоральной зоне малого гипертрофного озера Чистое (Ярославская обл., Некрасовский р-н, бассейн Горьковского водохранилища). Площадь озера составляет 4.5 км², средняя глубина – 1.0 м, максимальная глубина – 1.8 м. Первый ряд гнезд колонии птиц находился на вершинах высоких (15–20 м) сосен на расстоянии ~ 30 м от уреза воды. Сборы первичных материалов проводили на фоновом мелководье (57°42'295" с.ш., 40°33'376" в.д.) и на участке литорали, куда приходился основной приток продуктов жизнедеятельности птиц (57°43'330" с.ш., 40°33'722" в.д.). В воду озера они поступали по руслу ручья, формирующегося во время дождей и имеющего площадь водосбора, совпадающую с границами колонии. Глубина на станциях отбора проб составляла 0.4 м.

В каждую дату наблюдений на обоих участках мелководья собирали по 6 – 12 проб зоопланктона, процеживая через газ с размером ячеек 64 мкм 25 – 50 л воды; пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). Зоопланктон оценивали по показателям, используемым для характеристики сообществ в водоёмах разного трофического типа (Андроникова, 1996): видовому богатству, числу видов в одной пробе, численности, биомассе, соотношению таксономических групп по численности и биомассе, величинам индекса Шеннона – Уивера. Для статистического анализа материалов использовали программу STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро зарастает примерно на 10%. По преобладающим видам его можно назвать кубышково-тростниковым водоёмом с большим участием камыша озёрного. Наиболее разнообразной растительностью отличается зарастающий на 80 – 90, а выше – почти на 100%, приустьевой участок впадающей в озеро р. Черной. Здесь сосредоточены обширные поля кубышки жёлтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) с рдестом плавающим (*Potamogeton natans* L.), погруженными рдестами блестящим и

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНЫХ ОСАДКОВ

пронзеннолистным (*P. perfoliatus* L.), урутью мутовчатой (*Myriophyllum verticillatum* L.), пятнами кувшинок чисто-белой и северной, а также куртинами камыша озёрного, ежеголовника прямого (*Sparganium erectum* L.), ежеголовника всплывшего, полосами хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), стрелолиста и другими видами. Небольшой залив при выходе р. Черной из озера, где расположена колония серой цапли, также зарастает в пределах 10%. В самой ее вершине небольшие пятна кубышки жёлтой и кувшинки чисто белой, несколько ниже – довольно обширная заросль манника большого, у правого берега – заросли манника, камыша укореняющегося, осоки острой и рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.).

Исследованные вегетационные периоды различались по количеству осадков. Так, их сумма с начала мая до даты сборов в июне и августе в 2008 г. была меньше, чем в 2009 г., а в июле – больше (табл. 1).

Таблица 1

Количество осадков в исследованные периоды (по данным ГМО г. Рыбинска), мм

Год	С начала мая до момента сборов в июне	От момента сборов в июне до момента сборов в июле	От момента сборов в июле до момента сборов в августе
2008	56.8	135.7	91.1
2009	91.4	42.0	114.7

В 2008 г. в колонии серой цапли было обнаружено ~ 50 жилых гнезд, численность взрослых птиц составляла > 100 особей, в 2009 г. – ~ 75 жилых гнезд и > 150 особей. В июне и июле цапли активно выкармливали птенцов, в августе взрослые и молодые птицы большую часть дневного времени проводили вне территории колонии, возвращаясь туда лишь на ночевку.

В июне масса экскрементов, накапливающаяся под гнездами в течение суток, в среднем за два года изучения составляла 9.4 (7 – 11), в июле – 8.7 (2 – 10), в августе – 6.4 (6 – 7) г/м².

В составе зоопланктона в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель в исследованный период 2008 г. отмечено 30 видов беспозвоночных (12 коловраток, 3 веслоногих и 15 ветвистоусых ракообразных), на фоновом мелководье – 26 видов (9 Rotifera, 4 Copepoda и 13 Cladocera). В 2009 г. видовое богатство зоопланктона рядом с колонией составляло 44 вида (18 коловраток, 5 веслоногих и 21 ветвистоусых ракообразных), на контрольном участке – 32 (17 Rotifera, 1 Copepoda и 14 Cladocera).

Число видов зоопланктёров в одной пробе в 2008 г. на участке, испытывающем влияние продуктов метаболизма птиц, было достоверно больше в июне, в июле это сохранялось на уровне тенденции, а в августе отмечена тенденция увеличения их количества на фоновом мелководье (табл. 2).

В июне 2009 г., напротив, в зоне воздействия продуктов жизнедеятельности птиц число видов в одной пробе было достоверно ниже, чем на фоновом участке, в июле это сохранялось на уровне тенденции, а в августе максимальное число видов регистрировалось в районе гнездовья цапель (см. табл. 2).

Наибольшие численность и биомасса зоопланктона в июне 2008 г. отмечены на участке, прилегающем к колонии птиц, причем по численности различия были достоверными (табл. 3, 4).

Таблица 2

Число видов зоопланктеров в одной пробе ($M \pm m$) на фоновом участке (I)
и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II)

Месяц	Таксон	2008				2009			
		I		II		I		II	
		<i>M</i>							
VI	Rotifera	2.4	1.7	6.3	1.3	8.4	0.9	3.6	1.3
	Copepoda	1.3	0.5	1.4	0.5	0.4	0.5	0.0	0.0
	Cladocera	5.3	1.6	7.0	1.6	5.8	1.5	3.4	1.7
	Общее	8.9	2.4	14.6	1.9	14.6	1.3	7.0	2.9
VII	Rotifera	1.4	0.9	2.2	1.1	8.0	0.7	5.0	1.2
	Copepoda	1.0	0.0	0.8	0.4	0.8	0.4	1.0	0.0
	Cladocera	5.0	1.2	5.8	2.3	4.6	0.5	6.0	1.6
	Общее	7.4	1.5	8.8	2.3	13.4	0.9	12.0	2.0
VIII	Rotifera	0.6	0.9	0.4	0.5	4.2	0.8	5.6	1.8
	Copepoda	1.0	0.7	0.4	0.5	0.0	0.0	0.2	0.4
	Cladocera	6.0	1.2	6.0	1.2	5.0	2.1	5.8	1.3
	Общее	7.6	2.1	6.8	1.8	9.2	2.7	11.6	1.5

В июне 2009 г. по численности также первенствовал зоопланктон в зоне влияния птиц, но по биомассе – фоновой станции, хотя различия были недостоверны. Значимых различий величин индексов Шеннона между зоопланктоном изученных участков в 2008 г. не обнаружено, а в 2009 г. величины индексов в районе гнездовья птиц были достоверно меньше (см. табл. 3, 4).

Таблица 3

Численность (N , тыс. экз./м³), доля (%) таксономических групп зоопланктёров в общей численности и индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) ($M \pm m$; $p \leq 0.05$) на фоновом участке (I) и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II)

Месяц	Показатель		2008				2009			
			I		II		I		II	
			<i>M</i>							
1	2		3	4	5	6	7	8	9	10
VI	Rotifera	<i>N</i>	4.4	3.9	4.0	2.0	56.1	11.4	3.7	1.8
		%	9.9	7.2	2.4	0.9	26.2	3.2	1.5	0.9
	Copepoda	<i>N</i>	30.3	5.8	79.3	23.8	90.2	19.0	250.1	73.6
		%	76.5	9.5	52.5	20.8	42.3	2.8	93.1	4.3
	Cladocera	<i>N</i>	5.6	2.8	84.2	61.9	66.7	7.1	17.7	18.5
		%	13.6	4.8	45.1	21.2	31.3	4.9	5.4	4.7
	Общая	<i>N</i>	40.3	10.1	167.5	57.1	213.0	25.4	271.6	90.6
H_N	бит/экз.	1.9	0.4	2.0	0.4	2.6	0.1	1.1	0.2	
VII	Rotifera	<i>N</i>	0.4	0.3	1.0	0.5	234.2	52.7	2.5	1.2
		%	0.1	0.0	0.3	0.2	61.9	7.8	6.9	2.4
	Copepoda	<i>N</i>	444.0	131.4	361.0	39.3	124.3	7.0	26.1	5.4
		%	96.3	1.5	97.6	1.0	33.7	5.0	76.3	5.6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
VII	Cladocera	<i>N</i>	15.9	7.2	8.0	3.9	15.6	8.3	5.5	1.7
		%	3.6	1.5	2.1	1.0	4.4	3.1	16.8	6.1
	Общая	<i>N</i>	460.3	134.1	370.0	40.5	374.1	45.4	34.1	6.0
	<i>H_N</i>	бит/экз.	1.0	0.3	1.1	0.1	2.0	0.3	2.3	0.2
VIII	Rotifera	<i>N</i>	0.2	0.3	0.1	0.2	63.9	16.6	104.0	36.4
		%	0.1	0.1	0.4	0.5	19.0	3.2	21.6	1.7
	Copepoda	<i>N</i>	79.5	31.1	34.2	12.5	57.6	9.4	298.0	103.8
		%	41.4	16.4	84.3	5.4	17.8	5.0	61.4	2.4
	Cladocera	<i>N</i>	112.9	32.1	6.2	3.0	221.7	83.8	83.2	32.5
		%	58.5	16.3	15.3	5.1	63.2	6.5	17.0	1.2
	Общая	<i>N</i>	192.5	8.7	40.5	14.3	343.1	100.9	485.3	170.6
	<i>H_N</i>	бит/экз.	1.9	0.2	1.8	0.2	1.8	0.2	2.1	0.1

Основу численности в июне 2008 г. на обеих станциях составляли Copepoda, однако на фоновом участке доля Cladocera была значительно меньше (см. табл. 3). Доминировали здесь науплиусы и копепоиды циклопов, а также *Brachionus angularis* Gosse, а на прилегающем к колонии участке – ювенильные особи веслоногих рачков, *Ceriodaphnia pulchella* Sars и *Bosmina longirostris* (O. F. Müller). В 2009 г. по численности преобладали веслоногие ракообразные, однако в зоне влияния гнездовья птиц их доля была значительно больше, а коловраток – меньше (см. табл. 3). На фоновом участке среди доминантов зарегистрированы науплиусы и копепоиды Cyclopoidea, *Brachionus angularis*, *Bosmina longirostris*, а вблизи колонии цапель – ювенильные особи веслоногих ракообразных и *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller).

По биомассе в июне 2008 г. первенствовали Cladocera при доминировании на фоновом участке *Leptodora kindtii* (Focke), *Limnospira frontosa* Sars и копепоидов циклопов, на участке в зоне воздействия птиц — *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata* Sars, а также копепоидов и взрослых особей *Cyclops vicinus* Uljanin, *Acanthocyclops vernalis* (Fischer) (см. табл. 4). В 2009 г. на контрольной станции доля обеих групп ракообразных была примерно одинаковой, а на участке влияния цапель господствовали веслоногие, доля которых была достоверно выше, чем на фоновом мелководье. Среди доминантов по биомассе на контрольном участке отмечены копепоиды циклопов, *Leptodora kindtii*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *Brachionus angularis*, в районе гнездовья цапель – науплиусы и копепоиды Cyclopoidea, *Cyclops vicinus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina* (O. F. Müller).

В июле 2008 г. достоверной разницы численности зоопланктона на изученных участках не выявлено, однако наблюдалась тенденция ее снижения в условиях влияния цапель, где была достоверно меньше биомасса (см. табл. 3, 4). В 2009 г. в зоне воздействия птиц и численность и биомасса зоопланктона были достоверно меньше, чем на фоновом участке. Величины индекса Шеннона, рассчитанного по численности и биомассе, в 2008 г. значимых различий не имели, в 2009 г. были меньше в районе гнездовья (см. табл. 3, 4).

Таблица 4

Биомасса (B , г/м³), доля (%) таксономических групп зоопланктёров в общей биомассе и индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе (H_B) ($M \pm m$; $p \leq 0.05$) на фоновом участке (I) и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности цапель (II)

Месяц	Показатель		2008				2009			
			I		II		I		II	
			M	m	M	m	M	m	M	m
VI	Rotifera	B	0.002	0.002	0.009	0.013	0.201	0.398	0.002	0.001
		%	0.6	0.9	0.8	1.2	12.3	22.4	0.3	0.3
	Copepoda	B	0.073	0.019	0.383	0.353	0.277	0.077	0.597	0.177
		%	19.4	24.8	28.6	21.5	21.9	19.0	81.2	14.6
	Cladocera	B	0.568	0.299	1.068	0.756	0.785	0.358	0.189	0.214
		%	80.1	25.6	70.6	21.3	62.2	23.7	18.5	14.8
Общая	B	0.643	0.304	1.460	0.819	1.262	0.459	0.788	0.370	
H_B	бит/г	1.49	0.45	2.16	0.46	2.23	0.37	1.37	0.41	
VII	Rotifera	B	0.0001	0.0001	0.001	0.001	0.100	0.022	0.005	0.002
		%	0.005	0.002	0.09	0.07	9.7	5.0	1.7	0.5
	Copepoda	B	1.435	0.822	1.118	0.111	0.614	0.130	0.148	0.057
		%	54.2	29.7	83.4	14.3	55.5	10.8	51.9	11.1
	Cladocera	B	1.136	0.624	0.269	0.303	0.424	0.233	0.135	0.054
		%	45.8	29.7	16.5	14.3	34.8	14.5	46.5	10.8
Общая	B	2.570	0.431	1.388	0.357	1.138	0.279	0.288	0.098	
H_B	бит/г	1.80	0.42	1.43	0.43	2.16	0.12	2.65	0.45	
VIII	Rotifera	B	0.0002	0.0004	0.0002	0.0002	0.018	0.008	0.025	0.013
		%	0.004	0.007	0.02	0.04	0.8	0.3	1.6	0.8
	Copepoda	B	0.586	0.306	0.232	0.108	0.114	0.025	0.517	0.179
		%	10.5	6.4	28.1	13.5	5.4	1.3	33.0	4.7
	Cladocera	B	5.240	1.191	0.994	1.010	2.082	0.754	1.101	0.512
		%	89.5	6.4	71.9	13.5	93.7	1.2	65.5	4.9
Общая	B	5.827	1.179	1.227	1.075	2.214	0.777	1.643	0.694	
H_B	бит/г	1.09	0.39	1.57	0.43	0.85	0.29	2.45	0.15	

Основу численности в июле 2008 г. составляли Copepoda за счет доминирования ювенильных особей (см. табл. 3). Ведущей таксономической группой по биомассе также были представители веслоногих, однако наблюдалась тенденция увеличения их относительного обилия в зоне воздействия колонии при сокращении доли Cladocera (см. табл. 4). По биомассе на фоновом участке доминировали науплиусы и копепоиды циклопов, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum* Lievin, *Limnoscira frontosa*, в районе стока продуктов жизнедеятельности птиц – ювенильные особи циклопов, *L. frontosa* и *Diaphanosoma brachyurum*. В 2009 г. на фоновой станции по численности господствовали коловратки, а в зоне гнездовья была достоверно выше доля веслоногих и ветвистоусых ракообразных, здесь же зарегистрирована значимо меньшая доля коловраток в общей биомассе зоопланктона (см. табл. 3, 4). Среди доминантов по численности на контрольном участке отмечены *Brachionus angularis*, науплиусы и копепоиды циклопов, в районе гнездовья – ювенильные Copepoda и *Ceriodaphnia pulchella*, по биомассе соответственно cope-

poditae Cyclopoida, *Daphnia cucullata*, *Brachionus angularis*, *Cyclops vicinus* и копепоидиты веслоногих ракообразных, *Daphnia cucullata*, *Cyclops vicinus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Alona rectangularis* Sars.

В августе 2008 г. по численности и биомассе достоверно преобладал зоопланктон фонового участка (см. табл. 3, 4). При этом доля веслоногих рачков в общей численности здесь была значимо меньше, а ветвистоусых рачков – больше, чем в районе гнездовья (см. табл. 3). По биомассе наблюдалась аналогичная тенденция изменений (см. табл. 4). По численности на обеих станциях доминировали *Limnospida frontosa*, ювенильные особи циклопов, *Daphnia cucullata*, по биомассе на фоновом мелководье господствовали *D. cucullata*, *Limnospida frontosa*, копепоидиты циклопов, а на участке, расположенном в зоне влияния колонии птиц, – *L. frontosa*, *Leptodora kindtii* и копепоидиты циклопов. В 2009 г. достоверных различий численности и биомассы животных планктона на фоновом и находящемся под влиянием птиц участках не обнаружено. Однако в районе гнездовья цапель доля веслоногих была значимо больше, а ветвистоусых и коловраток – меньше, чем на контрольной станции (см. табл. 3, 4). По численности на фоновом участке доминировали *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller), науплиусы веслоногих ракообразных и *Brachionus diversicornis diversicornis* (Daday), в зоне воздействия птиц – науплиусы и копепоидиты Copepoda, *Brachionus diversicornis*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*; по биомассе соответственно *Chydorus sphaericus* и *Daphnia cucullata*, ювенильные веслоногие, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что возможными причинами межгодовых различий показателей зоопланктона и его реакции на продукты жизнедеятельности колонии околородных птиц могут быть количество атмосферных осадков и численность птиц.

В период с начала мая до даты сборов во второй декаде июня 2009 г. наблюдалось увеличение количества атмосферных осадков в 1.6 раза по сравнению с аналогичным периодом в 2008 г., а также возрастание численности птиц в колонии в 1.5 раза. По всей видимости, именно этими обстоятельствами было вызвано повышение числа видов Rotifera, численности зоопланктеров за счет коловраток и ветвистоусых ракообразных и их доли в общей численности сообщества на фоновом участке водоёма. В зоне влияния птиц, напротив, достоверных изменений количества зоопланктона не наблюдалось, значимо повышалась доля Copepoda в общей численности и биомассе сообщества, сокращалось число видов за счет коловраток и ветвистоусых рачков, одновременно наблюдалось снижение величин информационного индекса видового разнообразия. Необходимо также отметить, что в июне 2009 г. количественные показатели зоопланктона в районе гнездовья были ниже, чем на фоновой станции, а в 2008 г. такая картина наблюдалась с июля – времени наибольшей нагрузки в период выкармливания взрослеющих птенцов и максимального количества атмосферных осадков. То есть увеличение поверхностного стока и соответственно возрастание количества продуктов жизнедеятельности птиц, поступающих в литоральную зону озера, ускоряло ход сезонных изменений количественных показателей зоопланктона гипертрофного озера, развивающегося в условиях влияния продуктов метаболизма птиц.

Помимо этого наблюдалось более раннее сокращение числа видов, обнаруженных в одной пробе, в зоне влияния колонии цапель. Указывалось, что в высокопродуктивных системах сообщества, обитающие в измененных в результате жизнедеятельности ключевых видов пятнах, характеризуются меньшим видовым богатством по сравнению с сообществами неизмененных биотопов и, наоборот, в низкопродуктивных системах – большим разнообразием видов (Wright, Jones, 2004). Нужно сказать, что в нашем случае в оба периода исследований это правило было справедливо лишь относительно среднего числа видов в одной пробе в периоды максимальной нагрузки на мелководье со стороны колонии цапель. В 2008 г. он пришелся на июль – время активного выкармливания птенцов и их вылета, а также большего количества атмосферных осадков, в 2009 г. – на июнь – период, характеризующийся более высоким количеством осадков и увеличением населения птиц в полтора раза. Но в целом в зоне влияния птиц количество видов зоопланктона, отмеченных в течение времени изучения и в 2008 и в 2009 гг., было больше, чем на фоновой станции.

Изменения количества осадков и структуры сообществ зоопланктона с начала вегетационного периода в 2009 г. определяли и дальнейшее развитие беспозвоночных. В июле 2009 г., несмотря на снижение количества осадков в 3.2 раза относительно аналогичного периода в 2008 г., на фоновом участке возросло разнообразие коловраток, их численность, биомасса и доля в общей численности и биомассе сообщества. В зоне гнездовья цапель, несмотря на то, что доля *Copepoda*, как и в 2008 г. была больше, чем на контрольной станции, а доля *Rotifera* – меньше, наблюдались такие же межгодовые изменения показателей зоопланктона, как и на фоновом участке. То есть при снижении поверхностного стока и, следовательно, поступления продуктов метаболизма, основные закономерности структурной организации зоопланктона, развивающегося в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц, сохранялись, но межгодовые изменения показателей сообщества в этой зоне свидетельствовали о более высокой степени органической и биогенной нагрузки, не связанной с жизнедеятельностью птиц.

При увеличении количества осадков в августе 2009 г. в 1.3 раза по сравнению с аналогичным периодом в 2008 г. изменение практически всех показателей зоопланктона фоновой участка соответствовали наблюдаемому в условиях увеличения органической и биогенной нагрузки при антропогенном эвтрофировании (Андроникова, 1996). В зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц наблюдались разнонаправленные процессы: изменения одних показателей были характерны для эвтрофируемых вод (повышение числа видов, численности и биомассы коловраток), что могло быть связано с дополнительной нагрузкой с водосбора веществами, не связанными с жизнедеятельностью птиц; другие свидетельствовали о снижении трофности (повышались численность, биомасса и доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе сообщества, величина индекса Шеннона – Уивера), что могло быть связано с увеличением поступлений продуктов жизнедеятельности птиц в июле – августе.

Следовательно, при увеличении поверхностного стока в начале вегетационного периода 2009 г. структура зоопланктона фоновой участка гипертрофного

оз. Чистое в течение всего последующего периода исследований характеризовала условия высокой органической и биогенной нагрузки: возрастало число видов коловраток, их численность, биомасса и относительное обилие, сокращалась представленность веслоногих ракообразных, в отдельные периоды снижалась выравненность. Гораздо более сложные изменения происходили в зоопланктоне, развивающемся в зоне поступления продуктов жизнедеятельности птиц. В первую очередь, необходимо отметить, что относительно фоновых показателей зоопланктона независимо от количества атмосферных осадков, сообщества зоопланктона в зоне гнездовья характеризовались большей долей *Soropoda* в общей численности и биомассе, меньшей долей *Rotifera*. Увеличение поверхностного стока способствовало более раннему снижению численности, биомассы зоопланктона и индексов Шеннона до меньших, чем в контроле, величин. Кроме этого, относительно аналогичных периодов, характеризующихся меньшим количеством атмосферных осадков, в зоопланктоне района влияния птиц сокращалась представленность коловраток и/или ветвистоусых ракообразных в общей численности и биомассе, повышалась доля веслоногих.

Отличительная черта сообществ зоопланктона, обитающих в районе гнездовья, – преобладание веслоногих ракообразных при сокращении количества и доли коловраток и ветвистоусых ракообразных. Причем увеличение количества поступающих с поверхностным стоком продуктов жизнедеятельности птиц напрямую способствует повышению численности и биомассы *Soropoda* (соответственно $r = 0.86$ и 0.81 при $p \leq 0.05$). Это может объясняться поступлением азота с экскрементами и погадками птиц (Hahn et al., 2007, 2008), что увеличивает стехиометрические соотношения содержания азота и фосфора до величин, опосредованно благоприятных для развития веслоногих ракообразных (Толмеев, 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение количества атмосферных осадков в начале вегетационного периода вызывало такие изменения показателей зоопланктона литоральной зоны высокотрофного озера, которые обычно наблюдаются при возрастании степени органической и биогенной нагрузки в ходе антропогенного эвтрофирования. В зоне влияния продуктов метаболизма птиц по сравнению с фоновым участком независимо от количества осадков зоопланктон характеризовался большим видовым богатством, долей веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе сообщества, сокращением представленности коловраток. При увеличении поверхностного стока и численности колонии околородных птиц в зоопланктоне зоны их влияния уменьшалось число видов, зарегистрированных в пробе, численность и биомасса сообщества, возрастала доля *Soropoda* и сокращалась доля *Rotifera* и *Cladocera* в общей численности и биомассе сообщества. При последующем снижении количества осадков в зоопланктоне обеих станций сокращалось обилие веслоногих ракообразных, возрастало количество коловраток и/или ветвистоусых ракообразных, хотя на участке, приуроченном к гнездовью цапель, зоопланктон по-прежнему отличался наибольшим развитием *Soropoda* и наименьшим – *Rotifera* и *Cladocera*. Получена достоверная корреляционная связь между количеством атмо-

сферных осадков и численностью и биомассой *Soropoda* в зоопланктоне, развивающемся в условиях влияния продуктов жизнедеятельности околородных птиц. Это может быть связано с увеличением стехиметрического соотношения содержания азота и фосфора до величин, благоприятных для их массового развития.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Кулаков Д. В., Косолапов Д. Б., Крылов А. В., Корнева Л. Г., Малин М. И., Павлов Д. Д. Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) // Поволж. экол. журн. 2010. № 3. С. 274 – 282.

Кулаков Д. В., Крылов А. В., Папченков В. Г., Цветков А. И. Влияние уровня режима и численности колонии водных птиц на зоопланктон литоральной зоны Рыбинского водохранилища // Поволж. экол. журн. 2012. № 3. С. 252 – 261.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / отв. ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. М. : Наука, 1975. 240 с.

Толмеев А. П. Концепция «экологической стехиометрии» в водных экосистемах: литературный обзор // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 13 – 19.

Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // *Freshwater Biology*. 2007. Vol. 52. P. 2421 – 2433.

Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53. P. 181 – 193.

Wright J. P., Jones C. G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity // *Ecology*. 2004. Vol. 85, № 8. P. 2071 – 2081.

УДК 574.583(285.2):591

**ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНЫ В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ:
МНОГОЛЕТНЯЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ,
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ**

В. Н. Столбунова

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

Поступила в редакцию 30.05.11 г.

Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение. – Столбунова В. Н. – Представлены сезонные и многолетние данные по динамике численности личинок дрейссены в Иваньковском, Угличском и Рыбинском водохранилищах. Велигеры появляются в июне при температуре воды $\geq 15^{\circ}\text{C}$, в отдельные годы с теплой и ранней весной – в мае. В пелагиали и прибрежной зоне водохранилищ наблюдаются два пика численности личинок: в начале июля и максимальный в конце июля – начале августа, в устьях заливов – наибольший в конце июля, второй – в начале сентября. Личинки распределяются в толще воды неравномерно и тяготеют к поверхностным слоям с максимумом в ночное время. В межгодовом аспекте в летний период с 90-х гг. XX в. заметно увеличилась численность личинок дрейссены в Иваньковском и Угличском водохранилищах.

Ключевые слова: водохранилища, личинки дрейссены, распределение, сезонная динамика численности.

Dreissena veligers in the upper Volga reservoirs: long-term and seasonal abundance dynamics and distribution. – Stolbunova V. N. – Long-term and seasonal data on the abundance dynamics of *Dreissena* larvae in the Ivankovo, Uglich and Rybinsk reservoirs are presented. Veligers emerge in June at water temperatures not lower than 15°C or, in some years with a warm and early spring, they appear in May. Two peaks of the larvae abundance are observed in the pelagial and littoral parts of the reservoirs: at the beginning of July and (the highest peak) at the beginning of September. In the bay mouths the highest abundance peak occurs at the end of July, and the next peak is at the beginning of September. The larvae are distributed nonuniformly and prefer surface layers with a maximum at the night time. Since the 1990s, the numbers of *Dreissena* larvae have increased notably in the Ivankovo and Uglich reservoirs.

Keywords: reservoirs, *Dreissena* larvae, distribution, seasonal abundance dynamics.

ВВЕДЕНИЕ

Широко известный представитель древней каспийской фауны моллюск *Dreissena* успешно заселил почти все пресноводные водоёмы Европы, исключая северные районы. Еще в 60-е гг. XX в. Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1965) предсказал возможное появление дрейссены в водоемах западного полушария путем случайного заноса. Как известно, в конце 1980-х – начале 90-х гг. *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) заселили Великие озера Северной Америки (Dittman, 2001). Можно с уверенностью утверждать, что их популяции появились благодаря сливу балластных вод из океанских судов в Великие озера. Образую мощный пояс биофильтра, деятельность дрейссены ведет к значительному уменьшению количе-

ства взвешенных веществ и осветлению воды. Известно, что 1 экз. взрослой особи за сутки процеживает > 1 л воды. По данным А. А. Львовой (1977), в Учинском водохранилище дрейссены за год осаждают до 5 тыс. т взвесей. Моллюск является кормовым объектом рыб-бентофагов, особенно плотвы (Щербина, 2008). Его дру-зья используются многими беспозвоночными как убежища от бентосоядных рыб. Но как массовый обрастатель дрейссена приносит вред гидротехническим соору-жениям и водному транспорту. Вселение дрейссены может снижать биомассу зоо-планктона, как это наблюдалось в оз. Лукомльское (Ляхнович и др., 1983). В обобщающей монографии по дрейссене (Дрейссена..., 1994) представлены резуль-таты исследований большого коллектива авторов по распространению, системати-ке, размножению, росту, питанию, продукции дрейссены.

До зарегулирования Волги распространенная *Dreissena polymorpha* была ма-лочисленна, так как в условиях реки она испытывала определенное угнетение. По-сле создания водохранилищ этот моллюск расселился во всем каскаде. В Ивань-ковском и Угличском водохранилищах полиморфная дрейссена впервые встречена в 1953 г. (Фенюк, 1959), в Рыбинском – в 1954 г. (Рыбинское водохранилище..., 1972). В 1997 г. в Рыбинском водохранилище появилась *D. bugensis* (Orlova et al., 2000), в 2000 и 2003 гг. этот моллюск найден в Угличском и Иваньковском водо-хранилищах (Щербина, 2008).

Свободно плавающие личинки дрейссены – велигеры – стали важной состав-ной частью планктона. От них зависит численность популяций моллюска и заселе-ние нового пространства. Велигеры служат кормом для хищных планктонных бес-позвоночных и молоди рыб, участвуют в процессах самоочистения, являются по-казателем санитарного состояния водоёмов. В водохранилищах Верхней Волги личинки дрейссены изучены недостаточно, поэтому исследование их экологии представляет несомненный интерес.

Цель работы – изучение сезонной, а также многолетней динамики численно-сти велигеров дрейссены в период максимальных температур воды и распределе-ния личинок в Верхневолжских водохранилищах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использован накопленный по зоопланктону большой массив дан-ных автора в системе экологического мониторинга верхневолжских водохранилищ за 70 – 90-е гг. XX в. В Иваньковском и Угличском водохранилищах отбор проб проводили ежемесячно с мая по октябрь в 1973 – 1975, 1978 и 1984 гг., в 1976–1982, 1986 – 1995 гг. – весной, летом в период максимальных температур воды и осенью, в 2003 – 2004 гг. – летом. Сборы выполняли на восьми стандартных стан-циях в открытой части водоёмов на глубинах 8 – 15 м и в прибрежной зоне. В от-дельные годы сетка станций расширялась (≤ 52). В Рыбинском водохранилище пробы отбирали с мая по октябрь в 1971 – 1974 и 1997 гг., в 1989 – 1991, 1993 – 1994, 2007 гг. – в летний период. Количество станций изменялось в пределах 7 – 42. Исследовали как глубоководную зону плёсов, так и разные биотопы прибреж-ных мелководий. В работах (Столбунова, 1976, 1981, 1984, 1999, 2003) подробно изложена методика сбора зоопланктона. Всего обработано > 1500 проб. Одновре-

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНЫ В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

менно измеряли температуру и прозрачность воды. Для сравнения наших материалов привлечены архивные данные лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН по велигерам *Dreissena* 1950-х гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Велигеры дрейссены встречались как в пелагиали, так и в прибрежной зоне водоёмов. В 1950-е гг. в летний период в Верхневолжских водохранилищах велигеров было мало, наблюдалось лишь некоторое нарастание их количества в Рыбинском в результате выноса личинок из вышележащих водохранилищ (рис. 1).

В начале 1970-х гг. личинки дрейссены в Ивановском водохранилище заселяли в основном область распространения теплых вод Конаковской ГРЭС в Ивановском плёсе. Велигеры появлялись чаще всего в июне, когда устанавливалась благоприятная для их развития температура воды (15°C). В 1974 г. в пелагиали водохранилища при температуре воды 23°C наибольшая численность (2,5 тыс. экз./м³)

личинок прослеживалась в конце июля – начале августа. В устьях заливов Большой Корчевской и Бабня (глубина 5 м), расположенных на правом и левом берегах Ивановского плёса, температура воды была выше (24,2°C), количество велигеров возрастало в 5 раз. В 1975 г., когда весна была ранней и теплой, температура воды в первой половине мая достигла 15°C, отрождение личинок началось раньше (рис. 2).

В начале июня их было уже 10 тыс. экз./м³, массовое развитие (54 тыс. экз./м³) наблюдалось в конце июля. В начале сентября отмечался второй небольшой подъем числен-

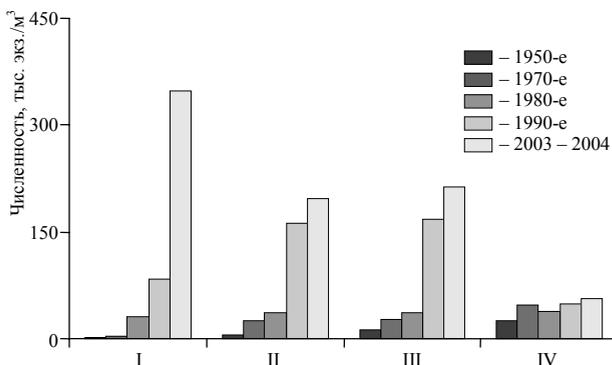


Рис. 1. Многолетние изменения численности личинок дрейссены в пелагиали верхневолжских водохранилищ в летний период максимальных температур воды в среднем за годы: I, II – Шошинский, Ивановский плёсы Ивановского водохранилища; III – Угличское водохранилище; IV – Рыбинское водохранилище

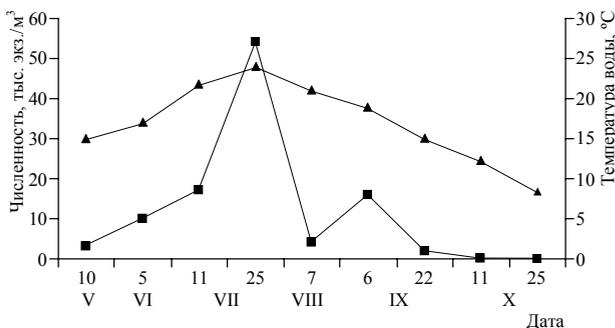


Рис. 2. Сезонная динамика численности велигеров дрейссены в устье Большого Корчевского залива в 1975 г.: ■ – численность, ▲ – температура воды

ности (16 тыс. экз./м³), в дальнейшем величины снизились и в октябре велигеры не встречались. В Угличском водохранилище в верхнем, близком к речному участку личинок было заметно меньше, чем в нижних участках. Однако в среднем количественные показатели велигеров в летний период были близки с таковыми Ивановского плёса (см. рис. 1). Численность велигеров *Dreissena* в Рыбинском водохранилище по сравнению с Ивановским и Угличским в 1970-е гг. была в 2 раза больше (см. рис. 1).

В 1980-е гг. увеличилась встречаемость личинок дрейссены в Шошинском плёсе Ивановского водохранилища. В среднем численность велигеров во всех водохранилищах в период максимальных температур летом была сходной (см. рис. 1). По данным И. А. Скальской (2000), в 1990-е гг. встречаемость дрейссены в Ивановском водохранилище возросла. В это же время отмечалось значительное повышение численности их личиночных стадий как в Ивановском, так и в Угличском водохранилищах. Максимальная плотность личинок в летний период в 1990-е гг. достигала 1.5 млн экз./м³. На разных глубоководных станциях в обоих водохранилищах планктонные личинки дрейссены в период максимума составляли ≤ 78% от общей численности зоопланктона. Массовое развитие велигеров (до 1069 тыс. экз./м³ и 81.5% общей) в открытых плёсах прослеживалось летом в 2003 – 2004 гг. В устьях рек Шоши, Нерль и Медведицы плотность личинок дрейссены также была высокой (до 693, 731 и 634 тыс. экз./м³ соответственно). В Рыбинском водохранилище средние величины численности личинок в летний период 1980 – 1990-х гг. были сходны с 1970-ми гг. (см. рис. 1). В июле 1982 г. в пелагиали Моложского плёса максимальная концентрация велигеров составляла ≤ 82 тыс. экз./м³ (Лазарева, Жданова, 2008). Высокая плотность (360 тыс. экз./м³) личинок прослеживалась здесь в начале августа 2007 г., в прибрежье плёса их было меньше – 48 тыс. экз./м³.

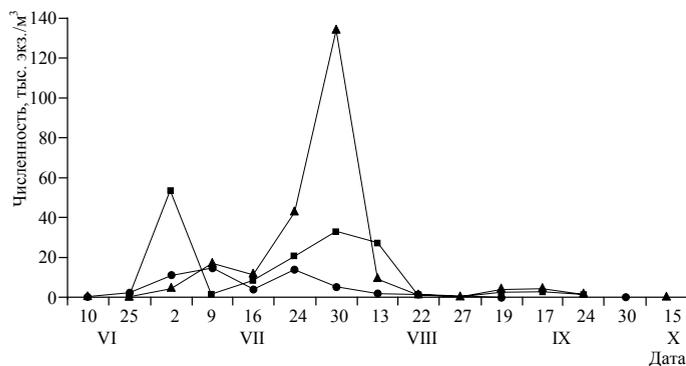


Рис. 3. Сезонная динамика численности велигеров на мелководье и в глубоководной зоне Волжского плёса Рыбинского водохранилища в 1997 г.: ▲ – глубоководная зона; ■ – открытое мелководье; ● – полузащищенное мелководье

живалась здесь в начале августа 2007 г., в прибрежье плёса их было меньше – 48 тыс. экз./м³.

В 1997 г. с июня по октябрь проводили регулярные еженедельные исследования сезонной динамики численности планктона в прибрежной и глубоководной зоне Волжского плёса Рыбинского водохранилища (рис. 3).

На открытых мелководьях и в глубоководном плёсе мелкие личинки дрейссены (до 100 мкм) в количестве 0.7 – 1.0 тыс. экз./м³ появились в середине июня при температуре воды 16.2°C. На полузащищенном мелководье у Красного ручья при

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНЫ В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

более высокой температуре воды (19°C) численность велигеров была выше (3.0 тыс. экз./м³). Максимальная численность велигеров дрейссены на полузащищенных (35 тыс. экз./м³) и открытых (96 тыс. экз./м³) мелководьях наблюдалась в начале и в конце июля, в глубоководной зоне величина численности была наибольшей в конце июля – 134 тыс. экз./м³ (см. рис. 3). Небольшой подъем (до 34 тыс. экз./м³) прослеживался на открытых мелководьях в первой половине августа. В сентябре при снижении температуры воды ≤ 15°C личинки дрейссены постепенно исчезали из планктона. В середине октября в открытой части плёса присутствовали единичные экземпляры велигеров с длиной раковины 235 – 250 мкм, возможно, готовые к оседанию, на других станциях личинки отсутствовали.

По стандартным сборам зоопланктона в 1997 г. в глубоководном Главном плёсе Рыбинского водохранилища, как и в Волжском, максимальная численность личинок дрейссены прослеживалась в конце июля – начале августа. На станциях Брейтово и Наволок отмечалась их наибольшая плотность (386 и 241 тыс. экз./м³ соответственно).

Таблица 1

В прибрежных мелководьях водохранилищ средняя численность велигеров в разные годы в летний период была меньше, чем в пелагиали (табл. 1, рис. 1).

Численность личинок дрейссены в прибрежной зоне
верхневолжских водохранилищ в летний период
в среднем за разные годы, тыс. экз./м³

Водохранилище	Мелководье			
	Заросшее макрофитами		Открытое без зарослей	
	1970-е гг.	1990-е гг.	1970-е гг.	1990-е гг.
Иваньковское	14	93	25	98
Угличское	20	31	26	42
Рыбинское	32	29	35	33

В Иваньковском

водохранилище в верхних участках Волжского плёса прослеживалось отрицательное воздействие сточных вод промышленных предприятий г. Твери, велигеров дрейссены здесь было чрезвычайно мало. В районе устья ручья Перемежка, куда поступали стоки, личинки отсутствовали. В Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища в зоне промышленных стоков г. Череповца велигеры также испытывали угнетение.

В августе 2007 г. изучали распределение численности личинок дрейссены в поверхностном слое воды (0 – 1 м) в пелагиали Рыбинского водохранилища, имеющего проточные речные верховья и обширный Главный плёс. Температура воды в плёсах в среднем была сходной, максимальная прозрачность наблюдалась в Главном плёсе, минимальная – в Шекснинском. Наибольшая численность велигеров дрейссены (355 тыс. экз./м³) зарегистрирована в зоне контакта речного Моложского плёса с Главным (табл. 2).

Вертикальное распределение личинок в планктоне, как и горизонтальное, неравномерно, велигеры тяготеют к поверхностным слоям. В Иваньковском плёсе на станции Корчева 17 июля 1984 г. личинки дрейссены распределялись по вертикали следующим образом:

слой, м	1	2	4	6	8	10	12	14	16
температура воды, °C	20.6	20.5	20.3	20.0	19.8	19.6	19.3	18.8	18.6
численность, тыс. экз./м ³	10.0	12.5	13.8	0.0	0.0	2.5	3.7	0.0	0.0

Таблица 2

Распределение численности велигеров дрейссены в поверхностном слое воды
Рыбинского водохранилища 13 – 16 августа 2007 г., тыс. экз./м³

Станция	Глубина, м	Прозрачность, см	Температура, °С	N_{vel}	$N_{vel}/N_{общ}$, %
Коприно	11	155	24.1	33	11
Молога	13	160	23.2	7	8
Первомайские острова	12	140	23.5	162	30
Брейтово	13	150	23.8	8	4
Измайлово	7	190	23.0	50	22
Мякса	14	150	22.3	4	3
Средний Двор	10	175	22.7	12	10
Наволоч	10	200	22.7	4	1
Противье	12	130	24.1	355	57
Любец	12	120	22.2	43	31
Торово	11	100	22.7	104	45
Кабачино	9	100	23.5	39	18

Примечание. N_{vel} – численность велигеров, $N_{общ}$ – общая численность зоопланктона.

При суточном перемещении личинок дрейссены по вертикали наибольшая численность наблюдалась в верхнем 2-метровом слое с максимумом в ночное время, когда все велигеры поднялись к поверхности. Утром они рассеялись во всю толщу воды (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Появление личинок дрейссены приурочено к теплому времени года и зависит, главным образом, от температуры воды. По данным М. Я. Кирпиченко (1971), личинки не всегда появляются сразу после созревания половых продуктов у дрейссены, а чаще всего позже, когда устанавливается благоприятная для их развития

Таблица 3

Численность личинок дрейссены
в течение суток 28 – 29 июля 1986 г.
в Ивановском плёсе на ст. Корчева, тыс. экз./м³

Слой, м	Время, час			
	13:00	21:00	1:00	8:00
Верхний (0+2)	13.3	16.7	36.3	5.0
Нижний (7+8)	1.5	4.2	0.0	5.8

температура воды. В разных частях ареала в большинстве водоёмов появление личинок дрейссены наступает при температуре воды 12 – 17°C (Гальперина, Львова-Качанова, 1972; Каратаев, 1983; Качанова, 1961; Косова, 1965; Morton, 1969; Lewandowski, Ejsmont-Karabin, 1983 и др.).

В рассматриваемых верхневолжских водохранилищах велигеры появлялись в июне, в отдельные годы – в мае при температуре воды $\geq 15^\circ\text{C}$. В Куйбышевском водохранилище календарные сроки ежегодного появления велигеров колебались в пределах трех недель. В холодную весну они отмечались в конце июня (Кирпиченко, 1964, 1965). В Учинском водохранилище при прогреве воды до 15°C личинки дрейссены регистрировались в первой декаде или в конце июня (Качанова, 1961; Львова, 1977). В более южном Днепровском водохранилище размножение дрейссены и появление первых велигеров начиналось раньше, в мае при температуре воды 14 – 16°C (Дыга, 1965).

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНЫ В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Развитие личинок дрейссены от стадии велигера до готовой к оседанию великонхи в Куйбышевском водохранилище продолжается 6 – 8 дней, в Цимлянском – 5 – 6 дней, в Учинском водохранилище – 6 – 10 суток (Кирпиченко, 1963, 1971; Львова, 1977). Установлено, что интервал между максимальным и минимальным значением средней длины личинки равен времени развития личинки от велигера до великонхи (Львова, 1980). Можно с уверенностью предположить, что пребывание в летний период личинок дрейссены в планктоне водохранилищ Верхней Волги не превышает 10 дней. Самые мелкие личинки дрейссены (до 100 мкм) встречались в водохранилищах с конца мая – июня до конца августа – начала сентября, что свидетельствует о растянутости нереста дрейссены. Во время пиков личинки были представлены многими размерными группами, самые крупные достигали 235, в отдельных случаях – 250 мкм.

В различные годы в пелагиали и прибрежье верхневолжских водохранилищ наблюдали до двух пиков численности личинок дрейссены: первый – в начале июля и второй максимальный в конце июля – начале августа. В устьях заливов после максимума в конце июля отмечали небольшой подъем в начале сентября. По литературным данным, два пика численности велигеров наблюдали в Куйбышевском водохранилище (середина июня, июль – август), в Учинском и Днепровском (июль и август) (Дыга, 1965; Качанова, 1965; Кирпиченко, 1964). В Цимлянском водохранилище регистрировали три подъема численности личинок – в июле, августе и начале сентября (Кирпиченко, 1971).

Горизонтальное и вертикальное распределение личинок дрейссены в водохранилищах Верхней Волги неравномерно и приурочено к верхним слоям, как наиболее прогреваемым и богатым кислородом. Это отмечено и для других водоёмов (Каратаев, 1981; Львова, 1977). Неравномерность распределения может определяться и другими факторами. Преобладающие ветровые течения в открытой части Рыбинского водохранилища могут приводить к образованию в течение некоторого времени локальных скоплений планктона (Буторин, Литвинов, 1963). Так, в июне–июле 1981 г. в Рыбинском водохранилище прослеживалась колоссальная (> 3 млн экз./м³) численность велигеров (Волков, Латыш, 1982). При анализе суточных миграций личинок максимальная плотность наблюдалась в поверхностных слоях воды в ночное время, что совпадает с данными, полученными для Лукомльского и Боденского озер (Каратаев, 1981; Walz, 1973).

В межгодовом аспекте в Ивановковском и Угличском водохранилищах с относительно постоянным уровнем воды летом и богатством зон обитания моллюска с 1990-х гг. численность личинок в планктоне в летний период увеличилась. В Рыбинском водохранилище заметное возрастание плотности велигеров прослеживалось в 1970-е гг., когда появились массовые скопления дрейссены на биотопах затопленных отмерших лесов и кустарников (Луферов, 1963). В последующие годы исследования увеличения численности велигеров в летний период не наблюдалось. Неустойчивый характер интенсивности воспроизводства популяций дрейссены связан с уровенным режимом водоёма, периодическим затоплением и обнажением прибрежной зоны летом, а также, возможно, с процессами грунтообразования (Скальская, 2000).

В современный период (конец июля 2006 г.) при массовом отрождении личинок дрейссены их численность в пелагиали Рыбинского водохранилища достигала 397 тыс. экз./м³, в среднем для шести стандартных станций – 159 тыс. экз./м³ (Соколова, 2008). По данным В. И. Лазаревой и С. М. Ждановой (2008), в конце июля 2006 – 2008 гг. наибольшая плотность личинок в Рыбинском водохранилище обнаружена в Моложском и Шекснинском плёсах (123 – 213 тыс. экз./м³), а также на руслах затопленных рек Мологи и Суды (> 100 тыс. экз./м³).

ВЫВОДЫ

Личинки дрейссены в рассматриваемых водохранилищах Верхней Волги появляются в планктоне в июне. При раннем прогревании воды до $\geq 15^{\circ}\text{C}$ они встречаются в мае. В первые дни велигеры немногочисленны. Их плотность увеличивается с начала июля, максимальная численность наблюдается в конце июля–начале августа, в отдельных случаях прослеживается небольшой подъем в начале сентября. В остальное время личинки дрейссены заселяют толщу воды в меньшем количестве, в октябре встречаются единичные экземпляры или совсем отсутствуют. Горизонтальное распределение велигеров дрейссены неравномерно. В Рыбинском водохранилище наибольшая их численность в поверхностном слое воды отмечалась в зоне контакта речного Моложского плёса с Главным. Неравномерно распределялись личинки и в толще воды по вертикали, тяготея к поверхностным слоям (2 – 4 м). При суточном перемещении наибольшая их плотность наблюдалась в ночное время. С 1990-х гг. в Ивановском и Угличском водохранилищах численность личинок дрейссены в летний период максимальных температур воды значительно увеличилась. В летнее время велигеры могут выступать как доминирующий элемент в зоопланктонном сообществе, образуя в отдельные годы до 70 – 80% общей численности зоопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буторин Н. В., Литвинов А. С. О течениях Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 270 – 302.
- Волков А. Ф., Латыш Л. В. Структура планктонного сообщества Рыбинского водохранилища летом (июнь – июль) 1981 г. / ИБВВ АН СССР. Борок, 1982. 27 с. Деп. в ВИНТИ 24.08.82, № 4665-82.
- Гальперина Г. Б., Львова–Качанова А. А. Некоторые особенности размножения *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.) и *D. polymorpha andrusovi* (Andr.) // Комплексные исследования Каспийского моря. М. : Изд-во МГУ, 1972. Вып. 3. С. 61 – 73.
- Дрейссена : Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 240 с.
- Дыга А. К. К вопросу о биологии *Dreissena polymorpha* Днепровского водохранилища // Гидробиол. журн. 1965. № 2. С. 56 – 58.
- Каратаев А. Ю. Личиночная стадия развития *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Лукомльском водоеме-охладителе ТЭС // Вестн. Белорусского ун-та. Сер. 2. Химия, биология, география. 1981. № 3. С. 54–59.
- Каратаев А. Ю. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема-охладителя тепловой электростанции : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНЫ В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Качанова А. А. Некоторые данные о размножении *Dreissena polymorpha* Pallas в Учинском водохранилище // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. Т. 11. С. 117 – 121.

Качанова А. А. Дрейссена Учинского водохранилища и водоемов Восточной очистной станции Мосводопровода // Совещание по биологии дрейссены и защите гидротехнических сооружений от ее обрастаний : тез. докл. Тольятти, 1965. С. 16 – 17.

Кирпиченко М. Я. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулированной реки // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 153 – 158.

Кирпиченко М.Я. Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище // Тр. Ин-та биол. внутренних вод. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. Вып. 7(10). С. 19 – 30.

Кирпиченко М. Я. Экология ранних стадий онтогенеза *Dreissena polymorpha* Pallas в связи с обрастанием гидротехнических сооружений : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1965. 20 с.

Кирпиченко М. Я. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas в Цимлянском водохранилище // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 142 – 154.

Косова А. А. Зоопланктон западной части низовьев дельты Волги в период регулирования стока // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М. : Наука, 1965. С. 98 – 137.

Лазарева В. И., Жданова С. М. Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология» : лекции и материалы докл. 1-й Междунар. шк.-конф. / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 86 – 90.

Луферов В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 123 – 129.

Львова А. А. Экология *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 22 с.

Львова А. А. Экология дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall)) // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1980. Т. 23. С. 101 – 119.

Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю., Мухомович П. А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биология внутренних вод : информ. бюл. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. № 60. С. 25 – 28.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Происхождение и распространение полиморфной дрейссены // Совещание по биологии дрейссены и защите гидротехнических сооружений от ее обрастаний : тез. докл. Тольятти, 1965. С. 3 – 4.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.

Скальская И. А. Дрейссена (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) Верхней Волги : расселение, структура популяций и современные темпы воспроизводства численности // Биол. внутренних вод. 2000. № 3. С. 68 – 78.

Соколова Е. А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : материалы докл. 1-й Междунар. шк.-конф. Борок : Ярославский печатный двор, 2008. С. 136 – 139.

Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971 – 1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. политехн. ин-та, 1976. С. 170 – 212.

Столбунова В. Н. О зоопланктоне открытых плесов Угличского и Иваньковского водохранилищ в 1977 – 1978 гг. // Биол. внутренних вод : информ. бюл. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. № 52. С. 10 – 16.

Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Угличского водохранилища // Биология внутр. вод : информ. бюл. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. № 62. С. 19 – 22.

Столбунова В. Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Иваньковском и Угличском водохранилищах // Биол. внутренних вод. 1999. № 1 – 3. С. 92 – 100.

Столбунова В. Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биол. внутренних вод. 2003. № 2. С. 80 – 85.

Фенюк В. Ф. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 139 – 160.

Щербина Г. X. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : материалы докл. 1-й Международн. шк.-конф. Борок : Ярославский печатный двор, 2008. С. 23 – 43.

Dittman D. E. Ecological impacts of dreissenid populations in the lower Great Lakes // United States – Russia Invasive Species Workshop : Book of Abstracts. Yaroslavl, 2001. P. 41.

Lewandowski K., Ejsmont-Karabin J. Ecology of planktonic larval of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes with different degree of heating // Polish Archives of Hydrobiology. 1983. Vol. 30, № 2. P. 89 – 101.

Morton B. Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* (Pall.). 3. Population dynamics // Proceedings of the Malacological Society of London. 1969. Vol. 38. P. 471 – 482.

Orlova M. I., Starobogatov Ya. I., Biochino G. I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea : further invasion perspectives for the Baltic Sea region // Reserch across boundaries. Copenhagen, 2000. 194 p.

Walz N. Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* Pallas in Bodensee // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd. 42, № 3/4. Suppl. S. 452 – 482.

УДК 574:598.2(045)

**ВЛИЯНИЕ ОБИЛИЯ КОРМА
НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОЛЁТНЫХ КУЛИКОВ
НА ОЧИСТНЫХ СООРУЖЕНИЯХ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ**

Е. А. Сухарев¹, С. Н. Спиридонов^{1,2}, А. Ю. Околелов³

¹ *Московский педагогический государственный университет
Россия, 129278, Москва, Кибальчича, 6*

² *Мордовский государственный педагогический институт
Россия, 430007, Саранск, Студенческая, 11а*

³ *Мичуринский государственный педагогический институт
Россия, 393760, Мичуринск, Советская, 274
E-mail: alcedo@rambler.ru*

Поступила в редакцию 08.11.11 г.

Влияние обилия корма на распределение пролётных куликов на очистных сооружениях в лесостепной зоне. – Сухарев Е. А., Спиридонов С. Н., Околелов А. Ю. – Изучена зависимость распределения пролётных куликов на очистных сооружениях в Европейской России с характером их кормовой базы. Приводятся данные о динамике распределения куликов и их пищевых ресурсов, кормовое поведение птиц, содержимое желудков и пищеводов куликов.

Ключевые слова: кулики, корм, техногенные водоёмы, лесостепная зона.

Food abundance influence on the distribution of flying waders on water treatment facilities in a forest-steppe zone. – Sucharev E. A., Spiridonov S. N., and Okolelov A. Yu. – The dependence of the distribution of flying waders on water treatment facilities in European Russia on the character of their food reserve was studied. Data about the distribution dynamics of waders and their food resources, the nutrition behavior of these birds, the contents of their stomachs and gullets are provided.

Key words: waders, food, industrial wetlands, forest-steppe zones.

ВВЕДЕНИЕ

Очистные сооружения предприятий и населенных пунктов в условиях малочисленности естественных водно-болотных местообитаний имеют важнейшее значение для гнездования и сезонных миграций птиц (Зиновьев, 1990; Сухарев, Околелов, 2010; Спиридонов и др., 2010 и др.). Этому способствует высокая концентрация разлагающейся органики и биогенных элементов, что обуславливает высокое обилие и специфический состав кормовых объектов (в первую очередь личинок и куколок двукрылых Diptera), привлекающих сюда большое количество куликов.

Обилие корма – важный фактор, регулирующий численность и распределение птиц (Лэк, 1957), в том числе куликов в местах их миграционных остановок на естественных водоёмах в южных регионах России (Шубин, 1998, 1999; Околелов, Шубин, 2003; Шубин, Иванов, 2005; Околелов и др., 2008).

Целью настоящей работы послужило выяснение зависимости распределения пролётных куликов на очистных сооружениях в Европейской России с характером их кормовой базы. Для этого изучали динамику распределения куликов и их пищевых ресурсов, биометрические параметры кормовых объектов, кормовое поведение птиц, содержимое желудков и пищеводов куликов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на очистных сооружениях в Тамбовской области (ОАО «Крахмалопродукт», Первомайский район) и Республике Мордовия (г. Саранск) в весенний и осенний период в 2005 – 2009 гг. В местах кормовых скоплений куликов (отстойник, поля фильтрации и карта доочистки) проводили абсолютный учет птиц ($n = 80$). Суммарную численность учтенных куликов использовали для оценки видовых предпочтений в выборе мест кормёжки.

Для детального изучения распределения куликов на очистных сооружениях, выбраны 7 наиболее массовых, пролётных видов, численность которых в период работы оставалась высокой или стабильной: чибис (*Vanellus vanellus* Linnaeus, 1758), круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* Linnaeus, 1758), кулик-воробей (*Calidris minuta* Leisler, 1812), турухтан (*Philomachus pugnax* Linnaeus, 1758), фифи (*Tringa glareola* Linnaeus, 1758), бекас (*Golinago golinago* Linnaeus, 1758) и большой веретенник (*Limosa limosa* Linnaeus, 1758).

Обилие пищевых ресурсов оценивали по данным бентосных проб ($n=158$), взятых из слоя ила глубиной 5 – 10 см с помощью мерного цилиндра диаметром 66 мм и дночерпателя Экмана – Берджа площадью захвата $1/25 \text{ м}^2$. Содержимое проб промывали в полевых условиях через сита с ячейками 1, 0,5 и 0,25 мм. Фиксация и обработка полученного материала осуществлялась по общепринятым методикам (Жадин, 1960; Определитель..., 1977, 2000). Пробы фиксировали этиловым спиртом (70%) и просматривали под биноклем МБС-10 и микроскопом МБР-1 при увеличении 8 – 20 \times .

Для изучения содержимого желудков и пищеводов куликов ($n = 97$) производился отстрел в местах их кормёжки, где брали бентосные пробы. Из тела птицы сразу же извлекали желудок и пищевод, а их содержимое фиксировали в 70%-ном спирте. Дальнейшую обработку материала проводили в лаборатории.

Влияние кормовых ресурсов на распределение куликов оценивали путем расчета коэффициентов корреляции между суммарным числом учтенных птиц и соответствующими параметрами. При этом данные численности птиц за каждый день сопоставляли с различными показателями потенциальных кормовых объектов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пищевые ресурсы. Пищевые ресурсы куликов на рассматриваемых техногенных водоёмах характеризуются небольшим видовым разнообразием, но высоким обилием отдельных видов насекомых. На обследованных участках отмечено 19 видов беспозвоночных, являющихся потенциальными кормовыми объектами для птиц. В бентосных пробах во всех местообитаниях существенно преобладали личинки и куколки двукрылых насекомых Diptera, среди которых доминировали:

ВЛИЯНИЕ ОБИЛИЯ КОРМА НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОЛЕТНЫХ КУЛИКОВ

личинки бабочниц (сем. Psychodidae), комаров-болотниц (сем. Limoniidae), комаров-звонцов (сем. Chironomidae). Наибольшая численность была отмечена у крыски – личинки мухи-пчеловидки *Eristalis* (сем. Syrphidae) – до 70% в пробах. Также в большом количестве встречались их куколки и пупарии.

Другие пищевые объекты были редки (менее 5 – 10% в пробах), чтобы играть существенную роль в рационе куликов. В единичных пробах отмечались личинки жука-плавунца (*Dutiscus lapponicus*), вертячки (*Gyrinus marinus*), водолюба (сем. Hydrophilidae), личинки мух-львинок (Stratiomyidae), мошек (Simuliidae), береговушек (сем. Ephydridae). Отмечали имаго жужелиц (Carabidae), щелкунов (Elaterridae), долгоносиков (Curculionidae), перепончатокрылых (Hemiptera), клопов (Hemiptera), прямокрылых (Orthoptera), мелких пауков (Arachnidae), уховертков (*Forficula auricularia*). В последние годы из-за смены гидрологического режима в сторону осушения на картах доочистки в Тамбовской области в большом количестве появились личинки комара-звонца и клопы-гребляки (Corixidae), ранее там не отмеченные.

Численность макробентоса зависела от типа микробиотопов. Наибольшая численность отмечена на участках с подсохшим иловым осадком и растительностью – 3120 экз/м², наименьшая – на участках с сырым иловым осадком – 25 экз/м². Самым обильным кормом были личинки мухи-крыски, которые встречались повсеместно (кроме водоёма доочистки ОАО «Крахмалопродукт» в Тамбовской области).

Для питания птиц наиболее важными параметрами являются не таксономическая принадлежность, а ее размерные параметры и встречаемость (Goss-Custard, 1984). Размеры фоновых видов были от 5 до 20 мм, максимальные размеры были у крыски – до 50 мм. Крыски с наибольшей средней длиной тела встречались на площадках с подсохшим иловым осадком. Меньше ($P < 0.001$) размеры были у крысок, обитающих на площадках с сырым иловым осадком.

Связь распределения куликов со свойствами кормовых объектов и площадью местообитаний. Взаимосвязь между численностью изучаемых куликов и площадью местообитаний была обнаружена только у турухтана и фифи (коэффициенты корреляции с отрицательным значением).

Распределение куликов в большинстве случаев оказалось детерминированным показателями биомассы и численности личинок мух-крысок и мотыля разного размерного класса (таблица):

- бекас – распределение детерминировано численностью крупных крысок и их биомассой на м²;
- фифи – распределение детерминировано численностью мелкого и крупного мотыля, суммарной биомассой на м² всех линейных размеров этого же кормового объекта, биомассой на м² крупных крысок (отрицательная корреляция);
- большой веретенник – распределение детерминировано плотностью и биомассой на м² крупного мотыля, суммарной биомассой на м² мотыля;
- кулик-воробей – распределение детерминировано суммарной биомассой кормовых объектов в местообитаниях (отрицательная корреляция);
- круглоносый плавунчик – распределение детерминировано численностью крупных личинок бабочниц и суммарной численностью личинок мух бабочниц;

- чибис – распределение детерминировано обилием крупных крысок и суммарным обилием крысок;
- турухтан – распределение детерминировано биомассой на м² крупного мотыля, суммарной биомассой всех мотылей на м², отрицательной взаимосвязью с биомассой на м² крупных крысок, суммарной биомассой кормовых объектов на м².

Коэффициенты корреляции между численностью куликов, параметрами корма и площадью местообитаний на очистных сооружениях (указаны $r > 0.3$ и $p < 0.05$)

Вид	Фактор	r
Бекас	Обилие крупных крысок	0.83
	Биомасса крупных крысок/м ²	0.42
Большой веретенник	Обилие крупных мотылей	0.46
	Мотыль крупный биомасса/м ²	0.41
	Мотыль суммарная биомасса в биотопе/м ²	0.41
Кулик-воробей	Суммарная биомасса кормовых объектов в биотопе	-0.52
Круглоносый плавунчик	Обилие крупных личинок бабочниц	0.51
	Суммарная доля личинок бабочниц	0.35
Чибис	Обилие крупных крысок	0.52
	Суммарная доля крысок	0.52
Турухтан	Мотыль крупный биомасса/м ²	0.39
	Суммарная биомасса/м ² мотыля	0.39
	Крыска крупная биомасса/м ²	0.37
	Площадь биотопа	-0.38
	Суммарная биомасса кормовых объектов/м ²	0.42
Фифи	Обилие мелкого мотыля	0.65
	Обилие крупного мотыля	0.64
	Мотыль мелкий биомасса/м ²	0.61
	Мотыль крупный биомасса/м ²	0.61
	Мотыль суммарная биомасса/м ²	0.61
	Крыска средняя биомасса/м ²	-0.57
	Площадь биотопа	-0.38
	Суммарная биомасса кормовых объектов/м ²	0.59

Пробы, взятые в месте кормёжки турухтана и чибиса на участке подсохшего илового осадка, выявили высокую численность крысок (1050 экз./м²). Вероятно, что основным кормом для куликов будут именно они, так как другие пищевые объекты были редки, либо имели чрезвычайно малые размеры, чтобы играть важную роль в рационе птиц (Goss-Custard, 1984).

Содержимое желудков и пищевого тракта куликов. В желудках добытых куликов содержалось от нескольких десятков до нескольких сотен кормовых объектов, иногда желудки были пустыми. Основу рациона птиц, кормящихся на очистных сооружениях, составляли крыски, кроме кулика-воробья и круглоносого плавунчика, для которых в большей степени было характерно потребление более мелких личинок бабочниц. Кулики, кормившиеся на карте доочистки, поедали преимущественно мотыля. Доля личинок бабочниц у кулика воробья и круглоносого плавунчика составляла 75 и 97% соответственно, остальными кормовыми объектами

ВЛИЯНИЕ ОБИЛИЯ КОРМА НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОЛЕТНЫХ КУЛИКОВ

были крыски. Рацион бекаса на 100%, фифи и чибиса более чем на 90% состоял из крысок. У турухтана доля крысок составляла 57%, мотыля 32%. Содержимое желудков больших веретенников на 100% состояло из мотыля.

Также в желудках изучаемых куликов в небольшом количестве были обнаружены объекты, не отмеченные в бентосных пробах – личинки, куколки и имаго различных насекомых (не комаров и мух), пауки, личинки клопов-гребляков, семена растений. Эти объекты кулики добывали из толщи и поверхности воды или ила.

Наибольшим видовым разнообразием состава потребляемых кормов характеризовались турухтан (9 видов), фифи (6 видов) и кулик-воробей (5 видов), в желудках этих видов больше всего обнаружено имаго насекомых и семян. Остальные кулики потребляли не более двух видов кормов, за исключением круглоногого плавунчика (4 вида).

Потребление куликами кормовых объектов разного размера. На очистных сооружениях у разных видов куликов, кормящихся в одной кормовой ситуации (в одних и тех же кормовых местах), наблюдалась кормовая избирательность. Сравнение обилия кормов в желудках и бентосных пробах позволяет проследить предпочтения птиц по отношению к более крупным или мелким кормовым объектам.

В желудках турухтана на отстойнике преобладали кормовые объекты более крупных размерных классов с общей долей у турухтана 98%, также обнаружены пупарии крысок крупного размера, которые турухтаны потребляли, скорее всего, избирательно, так как в бентосных пробах эти кормовые объекты не отмечались.

Кулик-воробей и круглоносый плавунчик потребляли кормовые объекты более мелких линейных размеров. У этих видов основу рациона составляли личинки бабочниц, которые имели значительные доли – 50 и 83%, доли более крупных личинок бабочниц были в разы меньше. По показателям обилия бентосных проб у кулика-воробья прослеживается избирательность в сторону мелких личинок, так как обилие крупных в пробах было гораздо выше. Чибис потреблял кормовые объекты большего размера, доля крупных крысок составляла более 90%. Такая избирательность оправдана кормовым поведением этих птиц, так как виды отыскивающие добычу с помощью зрения предпочитают более крупную добычу.

Птицы, кормившиеся на полях фильтрации, характеризовались потреблением крупных кормовых объектов. Турухтан, бекас и фифи потребляли личинок-крысок большего размера, их доля в желудках составляла по 100% каждого вида. Взятые с места кормёжки этих птиц пробы согласуются с содержимым их желудков, кроме фифи, которые потребляли крупных крысок, несмотря на большее обилие мелких крысок в месте кормежки.

На водоёме доочистки сточных вод ОАО «Крахмалопродукт» турухтаны и большие веретенники потребляли исключительно крупного мотыля. В этих условиях кормовая избирательность, скорее всего, не проявлялась, а потребление больших личинок связано с их общим обилием в данном биотопе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что обилие корма (и биомасса кормовых объектов как функция их обилия) детерминирует распределение большинства куликов на техногенных водоёмах в условиях лесостепной зоны Европейской России.

Кулики потребляют достаточно широкий спектр кормов, включающий в себя животные и растительные корма разных таксономических и размерных групп, но основу рациона составляют наиболее обильные корма – крыска, мотыль, личинки бабочниц и комаров-болотниц.

Обилие крысок в значительной мере определяло распределение сравнительно крупных и (или) специализированных к визуальному обнаружению корма куликов – чибиса и фифи. Потребление крупных кормов на очистных сооружениях турхтаном, бекасом и большим веретенником связано с обилием этих кормов в кормовых местообитаниях. Роль мелких кормовых объектов в меньшей степени оказывает влияние на их выбор крупными птицами (Goss-Custard, 1984; Zwarts, Esselink, 1989; Zwarts et al., 1996).

Такие виды, как кулик-воробей и круглоносый плавунчик, предпочитали потреблять более мелких личинок мух. Возможно, это связано с размерами самих птиц. Мелкие птицы, чтобы пополнить жировые запасы, должны питаться более регулярно, чем крупные птицы, или высококалорийным кормом. Поэтому роль мелких объектов как универсального источника пополнения жировых запасов для этих птиц может быть очень велика (Goudie, Piatt, 1991).

Привлекательность для большинства куликов на очистных сооружениях крысок и мотыля понятна: средняя масса этих личинок в несколько раз больше, чем таковая любого другого кормового объекта, что позволяет во время миграционных остановок быстро пополнить жировые запасы.

Помощь в выборе методики сбора кормовых объектов птиц и их определении была оказана кандидатом биологических наук, профессором А. Г. Каменевым (Мордовский государственный университет).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жадин В. И.* Методы гидробиологического исследования. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 191 с.
- Зиновьев В. И.* Кулики на полях фильтрации г. Калинина // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1990. Вып. 24. С. 150.
- Лэк Д.* Численность животных и ее регуляция в природе. М. : Мир, 1957. 404 с.
- Околелов А. Ю., Шубин А. О.* Влияние факторов среды на численность и распределение куликов (*Charadriiformes, Charadrii*) в антропогенных ландшафтах Окско-Донской равнины // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 3. С. 388 – 401.
- Околелов А. Ю., Шубин А. О., Иванов А. П., Митина Г. Н., Сухарев Е. А., Кузнецова Е. М., Черев С. М.* Влияние обилия корма на распределение пролетных куликов на озере Эльтон // Достижения в изучении куликов Северной Евразии. Мичуринск : Изд-во Мичурин. гос. пед. ин-та, 2008. С. 108 – 122.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Планктон и бентос. Л. : Гидрометеиздат. 1977. 478 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые насекомые. СПб. : Наука. С.-Петерб. отд-ние, 2000. 998 с.
- Спиридонов С. Н.* Значение кормовых ресурсов техногенных водоемов для куликов // Кулики Северной Евразии : экология, миграция и охрана. Ростов н/Д : Изд-во Южного науч. центра РАН, 2009. С. 137 – 139.

ВЛИЯНИЕ ОБИЛИЯ КОРМА НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОЛЕТНЫХ КУЛИКОВ

Спиридонов С. Н., Сарычев В. С., Константинов В. М., Околелов А. Ю., Исаков Г. Н., Сухарев Е. А. Техногенные водоемы как резерваты по сохранению биологического разнообразия птиц в лесостепной зоне // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С. 319 – 326.

Сухарев Е. А., Околелов А. Ю. Фауна и экология птиц антропогенных водоемов в Тамбовской области на примере Хоботовского крахмалопаточного завода // Проблемы изучения и сохранения позвоночных животных антропогенных водоемов. Саранск : Прогресс, 2010. С. 166 – 170.

Шубин А. О. Микробиотопическое распределение куликов (Charadriiformes, Charadrii) в местах кормовых скоплений на юго-западном побережье Каспийского моря // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 3. С. 325 – 336.

Шубин А. О. Кормовое и агрессивное поведение куликов (Charadriiformes, Charadrii) как свидетельство их конкуренции в местах скоплений на юго-западном побережье Каспийского моря // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 3. С. 382 – 397.

Шубин А. О., Иванов А. П. Экологическая сегрегация пролетных куликов на степных водоемах Европейской России // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 6. С. 707 – 718.

Goss-Custard J. D. Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds // Behaviour of Marine Animals. New York : Plenum Press, 1984. Vol. 6. P. 233 – 270.

Goudie R., Piatt J. F. Body size and foraging behaviour in birds // Acta XX Congr. Intern. Ornithol. Wellington, 1991. Vol. 2. P. 811 – 816.

Zwarts L., Wanink Jan H., Ens Bruno J. Predicting seasonal and annual fluctuations in the local exploitation of different prey by Oystercatchers *Haematopus ostralegus* : a ten-year study in the Wadden Sea // Ardea. 1996. Vol. 84 (A). P. 401 – 440.

Zwarts L., Esselink P. Versatility of male curlews, *Numenius arquata*, preying upon *Nereis diversicolor* : deploying contrasting capture modes dependent on prey availability // Marine Ecology Progress Series. 1989. Vol. 56. P. 255 – 269.

УДК 504.064.36:574+574.587(28)

АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ В ДОННЫХ РЕЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ

В. К. Шитиков, Л. В. Головатюк

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: stok1946@gmail.com*

Поступила в редакцию 28.12.11 г.

АВС-метод и специфика доминирования видов в донных речных сообществах. – Шитиков В. К., Головатюк Л. В. – Представлены результаты использования метода сравнения кумулятивных кривых «численность/биомасса» (Abundance/Biomass Comparisons или АВС) для тестирования экологического состояния донных сообществ, вероятности стрессового воздействия и количественной оценки соотношения видов с противоположными жизненными стратегиями. Показано, что для сообществ на относительно чистых участках рек кумуляты численности и биомассы близки друг к другу, а *W*-статистика достоверно не отличается от нуля. Признаком структурно-функциональных изменений в сообществах бентоса загрязненных водоёмов является доминирование видов с высокой индивидуальной массой, в частности, двустворчатых моллюсков, что принципиально противоречит теоретическим основам АВС-метода. Анализируются причины ошибочности оценки экологического состояния речных биоценозов по методу Уорвика, который не учитывает специфику механизмов доминирования в сообществах макрозообентоса логических систем. Показаны примеры отклонения гипотезы о том, что в чистых экосистемах основной характер биоценотических процессов определяется *K*-стратегиями, тогда как в загрязнённых экосистемах начинают превалировать виды с *r*-стратегией жизненных циклов.

Ключевые слова: речной зообентос, численность, биомасса, кривые доминирования, АВС-метод, структура сообществ.

ABC method and the domination specificity of species in bottom river communities. – Shitikov V. K. and Golovatyuk L. V. –The results of using cumulative curves of the Abundance/Biomass Comparison (ABC) method to test the ecological status of potamiums, to evaluate the probability of stressfull impacts, and to quantitative estimate the ratio of species with opposite vital strategies are given. The abundance and biomass curves are shown to be close to each other for the communities dwelling on rather clean river sites, and the *W*-statistics does not differ from zero reliably. The domination of species with a high individual weight, in particular, bivalved mollusks, is a sign of structurally functional changes in the benthos communities of polluted reservoirs, which essentially contradicts the theoretical bases of ABC. The causes of this incorrectness of our ecological status estimation of river biocenoses by Warwick's method are analyzed, this method not considering the specificity of domination mechanisms in the macrozoobenthos communities of river systems. Examples of rejecting the hypothesis of *k*-strategists determining the basic character of biocenotic processes in pure ecosystems are given, whereas in polluted ones the species with the *r*-strategy of their life cycles start to prevail.

Key words: river zoobenthos, abundance, biomass, dominance curves, ABC method, community structure.

ВВЕДЕНИЕ

Кривые доминирования – разнообразия и модели распределения обилия видов являются важным компонентом анализа экологической структуры сообществ (Баканов, 2005). Кумулятивные кривые доминирования (или кумуляты) представляют

собой графики, где по оси абсцисс откладываются в логарифмическом масштабе порядковые номера видов, ранжированные по обилию, а по оси ординат – накопленные относительные значения обилия видов в процентах. Чем больше отклонение эмпирической кривой от главной диагонали, которая совпадает с линией равного распределения долей (или максимальной «эквитабельности»), тем в большей степени виды в сообществе представлены неравномерно. Интерпретация кумулянт идентична кривым Лоренца или внутренним профилям стабильности-разнообразия (Rousseau et al., 1999).

Широко используемый при изучении морского бентоса ABC-метод основан на сравнении кумулятивных кривых численности и биомассы (Abundance/Biomass Comparisons) и предназначен для количественной оценки соотношения видов с противоположными жизненными стратегиями. Р. Уорвик (Warwick, 1986) исходил из эмпирически установленного явления, что в нормальных условиях обитания кумулянта биомассы располагается выше аналогичной кривой по численности, тогда как при наличии стресса в экосистеме доминирование по численности проявляется резче. Подтверждая этот вывод, В. Г. Аверинцев и Е. И. Жуков (1992) все многообразие функциональных состояний донных биоценозов сводят к трем этапам. На ранних стадиях сукцессии (стрессовое состояние сообществ или пограничные системы) кумулятивная кривая численности располагается выше кумуляты биомасс: сообщество более олигодоминантно по численности, нежели по биомассе. В состоянии неустойчивого равновесия кумулятивные кривые сближаются и пересекаются. На поздних стадиях сукцессии, когда достигается устойчивое состояние сообщества, кумулята биомасс превышает таковую для численности: сообщество более олигодоминантно по биомассе входящих в него видов.

В дальнейшем анализ был распространен на донные сообщества пресноводных экосистем: озёр (Кравцова и др., 2003; Лабай и др., 2004) и малых рек (Денисенко и др., 2013). Имеются публикации, когда ABC-метод успешно использовался для оценки стресса рыбных сообществ (Yemane et al., 2005), болотных птиц (Venassi et al., 2009) и т.д.

Феномену Р. Уорвика дается весьма простое и повсеместно распространенное обоснование: в сообществах, подверженных стрессу, преобладают мелкие многочисленные организмы с большой плодовитостью и малой продолжительностью жизни (*r*-стратегии), а в относительно благополучных сообществах – крупные немногочисленные организмы с малой плодовитостью и большой продолжительностью жизни (*K*-стратегии). Однако мы не встретили работ, где предпринят серьезный статистический анализ вклада в разность кумулянт конкретных видов с разными жизненными стратегиями.

Для количественной оценки величины и знака ABC-эффекта обычно подсчитывают площадь между двумя кривыми, приводя ее к тому или иному знаменателю (Лабай и др., 2004; Meire, Dereu, 1990). Наиболее широко употребляется *W*-статистика (Clarke, 1990; Warwick, Clarke, 1994):

$$W = \sum_{i=1}^S (Bc_i - Nc_i) / 50(S - 1),$$

где Bc_i и Nc_i – накопленные значения биомассы и численности для i -го по рангу вида, %; S – число видов. Если $W > 0$, то это признак устойчиво развивающегося сообщества, тогда как отрицательное значение может привести к предположению о наличии стрессового воздействия.

Другой количественный подход основан на сравнении индексов видовой выравненности Пиелу ($J = H / \log_2 S$, где H – энтропия Шеннона), рассчитанных по численности J_a и биомассе J_b :

– индекса пропорциональности выравненностей $SED = J_b / J_a = H_b / H_a$ (Shannon Evenness Proportion – McManus, Pauly, 1990);

– индекса разности выравненностей $D_e = J_b - J_a = (H_b - H_a) / \log_2 S$ (Денисенко и др., 2013).

Цель настоящей статьи – оценить достоверность связи между взаимным положением ABC-кривых, явлением доминирования видов и экологическим состоянием донных сообществ на примере малых и средних рек Нижнего Поволжья, а также выделить группы видов по их жизненной стратегии, в наибольшей мере определяющие эффект Уорвика.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для анализа явились результаты гидробиологической съемки макрозообентоса на реках бассейна Саратовского водохранилища: Сок (длина 375 км), Чапаевка (290 км), Байтуган (22 км), Камышла (20 км) и Сосновка (16 км), хорошо изученных в результате комплексных исследований (Биоиндикация..., 2007; Особенности пресноводных..., 2011). Дополнительно использованы данные обследования донных сообществ р. Колокша (146 км) – притока р. Клязьма.

Сообщества макрозообентоса верхнего участка р. Сок (Сок-1) и р. Байтуган являются типичными для ритрали чистых водотоков, где на щебенисто-гравийных грунтах преобладают литореофильные виды. В среднем участке р. Сок (Сок-2) на песчаных и заиленных грунтах потамали в условиях умеренной техногенной и сельскохозяйственной нагрузки доминируют псаммофильные и пелофильные виды макрозообентоса. Структура донных сообществ нижнего течения р. Сок (Сок-3) имеет специфические отличия, обусловленные влиянием подпорных вод Саратовского водохранилища и характеризуется преобладанием пелофильных видов. По содержанию фосфатов в воде р. Сок в среднем и нижнем течении относится к водотокам эвтрофного типа.

В реках Камышла и Сосновка антропогенное воздействие обусловлено поступлением биогенных веществ с сельскохозяйственными стоками.

Негативные последствия хозяйственного и рекреационного использования отмечаются на примере равнинной р. Колокша, что выразилось в эвтрофировании водотока, ухудшении качества вод и трансформации донных биоценозов.

В качестве объекта, испытывающего мощный техногенный пресс, был принят участок р. Чапаевка, расположенный в районе сброса сточных вод химических и нефтехимических предприятий городов Чапаевска и Новокуйбышевска. В воде и донных отложениях регистрируется повышенное содержание кадмия, фенолов, нефтепродуктов, хлорорганических соединений в количествах, значительно пре-

АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ

вышающих нормативные показатели, а в донных сообществах отмечены единичные особи крупных хирономид (р. *Chironomus*), олигохеты и моллюски.

Сбор и последующая обработка проб зообентоса проводились по стандартным методикам, после чего для каждого участка подсчитывались суммарные значения численности и биомассы обнаруженных там видов (табл. 1). Качество воды на участках оценивалось по системе индексов, отражающих различные стороны функционирования сообществ: доминирование и видовое богатство (индекс Шеннона); представленность различных групп организмов (индекс Вудивисса) и характерные отклонения обилия индикаторных таксонов (индексы Пареле и Балущкиной). Обобщенная оценка экологического состояния водотоков по гидробиологическим показателям выполнялась с использованием интегрального индекса ИИЭС (Зинченко и др., 2000).

Таблица 1

Оценка качества вод и экологического состояния сравниваемых участков рек по показателям макрозообентоса

Участки рек	Число проб	S	J_b / J_a	W	TBI	ИИЭС	Класс качества вод
Байтуган	55	182	0.570/0.616	0.03±0.014	7–9	3.2–3.5	II
Сок-1	50	173	0.636/0.638	-0.002±0.01	6–9	3.2–3.5	II–III
Сок-2	21	97	0.259/0.773	0.24±0.038	4–5	2.1–2.3	III–IV
Сок-3	25	108	0.230/0.657	0.13±0.027	5–6	3.1–3.2	III
Камышла	4	35	0.385/0.396	0.011±0.02	5–6	3.0–3.2	III
Сосновка	4	35	0.523/0.651	0.07±0.039	5–6	3.0–3.1	III
Колокша	12	94	0.548/0.754	0.12±0.029	4–5	2.4–2.6	III–IV
Чапаевка	81	67	0.212/0.622	0.126±0.04	1–3	1.0–1.5	V–VI

Примечание. S – число зарегистрированных видов; J_b и J_a – индексы выравненности Пиелу, рассчитанные по биомассе и численности соответственно; W – статистика Уорвика – Кларка; TBI – биотический индекс р. Трент; ИИЭС – интегральный индекс экологического состояния экосистемы.

Сравнение кумулятивных кривых численности и биомассы осуществлялось с использованием W -статистики, а также индексов пропорциональности SED и разности выравненностей D_e . Оценка стандартных ошибок и 95% доверительных интервалов проводилась bootstrap-методом. Для этого многократно (не менее 500 раз) случайным образом с возвращением формировались псевдовыборки из S видов, т.е. на каждой итерации некоторые виды могли отсутствовать, а другие – повторяться два или более раз. Для каждой случайной комбинации видов рассчитывалось значение тестируемого показателя и восстанавливалось неизвестное статистическое распределение значений H_b , H_a и W для каждого анализируемого участка водотоков.

Роль отдельных видов в выраженности АВС-эффекта оценивалась в режиме полной кросс-проверки («скользящего контроля»). Для этого из списка S видов поочередно удалялась одна строчка и по оставшимся ($S - 1$) видам оценивалось

значение W_j . Разность $\Delta = (W - W_{-1})$ с учетом знака показывала, в какой мере исключенный вид уменьшает или увеличивает «экологическое благополучие сообщества» по Уорвику.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты расчетов показывают (рисунок, см. табл. 1) статистически значимую взаимосвязь между экологическим состоянием водотока и разбросом кумулянт «численность – биомасса»: коэффициент ранговой корреляции Кендалла W -статистики с индексом Вудивисса $\tau = -0.57$, со значениями ИИЭС $\tau = -0.55$ ($p \cong 0.05$). Однако эта связь, если сравнить её с предположениями Р. Уорвика, имеет диаметрально противоположный характер.

Для сбалансированных донных речных сообществ в чистых водоемах выраженных видов-доминантов нет, кривые численности и биомассы близки друг к другу (см. рисунок, р. Байтуган и Сок-1), а W -статистика достоверно не отличается от нуля. При этом какая из этих кривых чуть выше или ниже другой – не имеет принципиального значения.

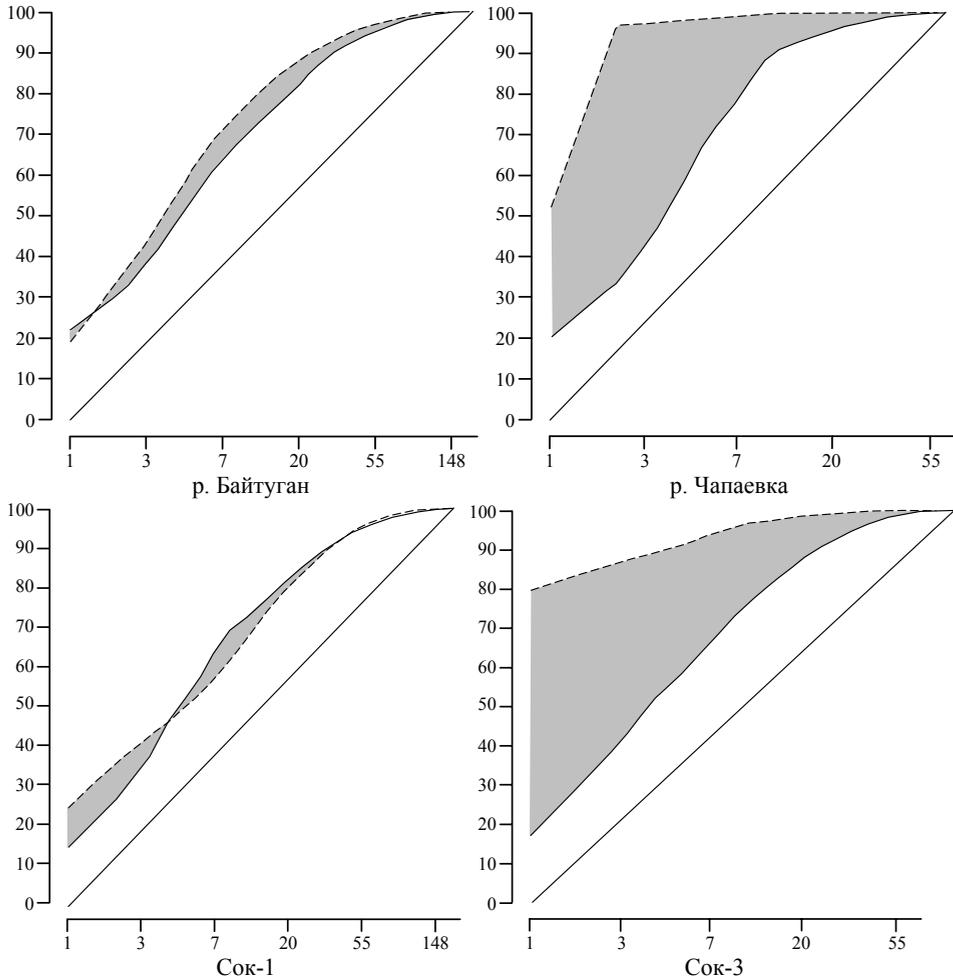
В результате эвтрофирования и токсификации водотоков в видовой структуре донных сообществ наблюдается концентрация доминирования, причем этот сдвиг прежде всего и в наибольшей мере затрагивает энергетическо-функциональную составляющую биотического баланса. Поэтому вероятность появления отчетливых доминантов характерна в первую очередь для биомассы и левый край соответствующей кривой начинает резко подниматься вверх (см. рисунок, р. Чапаевка и Сок-3), хотя это согласно представлениям Р. Уорвика является признаком экологического благополучия.

Для оценки структуры доминирующих комплексов рассмотрим подробно видовой состав, предполагаемую жизненную стратегию и вклад Δ каждого вида в величину W -статистики для каждого типа сообществ (табл. 2). Для условно-чистых ритральных сообществ выравненность высока как по численности, так и по биомассе, уровень доминирования не превышает 25% и важнейшую роль в развитии биоценологических процессов играют не менее 15 – 20 видов. Для потамали рек и загрязненных участков выравненность численности также достаточно высока, однако характерно появление нескольких видов с аномально высокой биомассой. Например, на участке Сок-3 80% всей биомассы составляют крупные моллюски перловицы *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), характерные для зоны смешения речных вод и Саратовского водохранилища.

Можно согласиться с Р. Уорвиком, что в целом наиболее обильными видами по численности являются r -стратеги, а по биомассе – K -стратеги. Правда это не всегда так, и имеются случаи, когда максимальную суммарную биомассу образуют небольшие многочисленные особи: например, на участке Сок-1 доминирующие по численности *Tanytarsus* sp. и *Paracladius conversus* (Walker, 1856) относятся к 3 – 4-му рангу и по биомассе. Однако контрпродуктивность АВС-метода применительно к речным сообществам заключается не только в ошибочном тестировании стрессовых ситуаций, но и прямолинейном детерминизме учёта роли жизненных

АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ

стратегий, не всегда учитывающем реальные условия обитания видов в типологически различных лотических системах.



Кумулятивные кривые численности (сплошная линия) и биомассы (пунктир) (по оси абсцисс – ранги видов в логарифмической шкале, по оси ординат – накопленные относительные значения обилия, %)

На различных участках рек высокий ранг доминирования могут иметь разные группы видов в соответствии со стратегией, являющейся оптимальной в конкретных биотических и абиотических условиях. В молодых или чистых речных биотопах (вопреки гипотезе Уорвика) преобладают виды-специалисты (стенобионты) с *r*-стратегией репродукции и высокой способностью к размножению и расселению.

При этом они образуют гармоничный и сбалансированный ценоз с включением немногочисленных *K*-стратегов, адаптировавшихся к иным размерностям многомерной экологической ниши.

Таблица 2

Доминирующие по численности и биомассе виды макрозообентоса на участках с различным качеством вод

Участок	Вид	Средний вес, мг	Численность		Биомасса		Вклад в АВС ($\Delta 10^3$)
			Ранг	Доля, %	Ранг	Доля, %	
Байтуган	<i>Eukiefferiella gr. graeci</i>	0.075	1	22.9	15	1.0	-27.3
	<i>Baetis gr. rhodani</i>	0.82	2	10.0	6	4.7	-5.5
	<i>Limnodrilus profundicola</i>	3.74	3	9.1	1	19.6	8.8
	<i>Halesus sp.</i>	122	39	0.23	2	16.5	5.9
	<i>Euglesa casertana</i>	15.7	14	1.2	3	10.7	9.3
Сок-1	<i>Tanytarsus sp.</i>	0.34	1	14.6	4	4.0	-13.3
	<i>Paracladius conversus</i>	0.56	2	13.3	3	6.1	-8.8
	<i>Cricotopus bicinctus</i>	0.30	3	9.7	11	2.2	-7.1
	<i>Procladius olivacea</i>	3.14	4	9.6	1	24.7	28.9
	<i>Herpobdella octoculata</i>	9.72	11	1.5	2	11.9	11.2
Сок-3	<i>Chironomus nudiventris</i>	6.19	1	17.0	3	2.8	-17.6
	<i>Lipiniella araenicola</i>	3.35	2	16.4	5	1.51	-16.2
	<i>Cladotanytarsus mancus</i>	0.21	3	10.3	33	0.06	-3.7
	<i>Unio pictorum</i>	18167	46	0.16	1	79.5	87.0
	<i>Colletopterum piscinale</i>	5600	77	0.03	2	5.1	-3.3
Чапаевка	<i>Limnodrilus sp.</i>	0.37	1	20.2	9	0.16	-9.1
	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	1.08	2	13.0	7	0.3	3.4
	<i>Limnodrilus claparedeanus</i>	1.39	3	12.5	5	0.38	3.9
	<i>Colletopterum piscinale</i>	42333	43	0.05	1	52.1	-10.4
	<i>Dreissena polymorpha</i>	481	9	4.2	2	44.6	-3.8

Однако, вопреки этому факту, присутствие в чистых экосистемах массовых видов с *r*-стратегией формально уменьшает выравненность численности, а следовательно, снижает значения *W*-статистики Кларка – Уорвика и оценку «экологического состояния» водотока АВС-методом. Если, например, мысленно удалить из сообщества р. Байтуган личинок двукрылых подсемейства Orthocladiinae *Eukiefferiella gr. graeci*, то величина *W* увеличится с 0.03 до 0.057 ($W_{-1} = W - \Delta = 0.03 + 0.027$). Иными словами, мы должны будем предположить, что наличие в сообществе этого реофильного вида-индикатора является признаком экологического неблагополучия, что не соответствует объективной реальности.

При эвтрофировании или токсическом загрязнении водотока доминирование постепенно переходит к более конкурентоспособным и лучше адаптированным видам-генералистам (эврибионтам), в том числе моллюскам, олигохетам или пелофильным хирономидам, которые являются типичными *K*-стратегиями. И тут мы опять сталкиваемся с неприятным парадоксом АВС-метода: появление животных с относительно большим индивидуальным весом, резко нарушающих полидоминантность сообщества по биомассе, «работает» на увеличение *W*-статистики и снижает оценку вероятности стрессовой ситуации. Если, например, исключить упомянутый выше доминант *U. pictorum*, имеющий высокое положительное зна-

АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ

чение Δ , то значение W уменьшится с 0.13 до 0.043, т.е. с точки зрения АВС-метода участок Сок-3 превращается из относительно «экологически благополучного биоценоза» в неустойчивое сообщество.

Из этого правила возможны исключения. Например, общее заключение, которое можно сделать по величине W -статистики для чрезвычайно загрязненного участка р. Чапаевка, говорит о низкой вероятности экологического стресса и очевидном благополучии донного сообщества. Здесь доминируют два вида моллюсков *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822) и *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (более 96% суммарной биомассы), но, исключив любой из них, можно еще более увеличить W , поскольку выравнивание по биомассе уменьшится.

Объяснение описанной специфики доминирования видов бентоса в лотических системах мы видим в проявлении механизмов речного континуума (Vannote et al., 1980), согласно которым структура сообществ в каждой точке водотока закономерно подчиняется общей цели – достичь совокупного минимума диссипации энергии. Например, на участках ритрала, где дно реки представлено каменистыми грунтами с небольшим количеством детрита, в условиях обеспеченности пищей, включающей преимущественно водорослевые обрастания, животные получают расширенные возможности для размножения, характерные для r -стратегов. Напротив, в потамали развитие получают крупные беспозвоночные-фильтраторы, что обеспечивает им высокий КПД аккумуляции накопленной детритной энергии. Важная роль пелофильных моллюсков и хирономид состоит в активной утилизации органического вещества (ОВ), в значительной концентрации распределенного в придонном слое. Это подтверждается биоэнергетическими расчетами: так, интенсивность средней ассимиляции ОВ с 1 м² дна на участке Сок-3 в 13 раз выше, чем на участке Сок-1.

Следует отметить, что АВС-метод математически очень неустойчив и зависит как от качества проведения гидробиологической съемки, так и от детальности представления таксономического списка. При любой попытке объединить в группу несколько функционально близких видов изменяется характер доминирования и получаются мало предсказуемые результаты. Это свидетельствует о том, что оценка экологического благополучия лотических систем с использованием АВС-метода основана на формальных манипуляциях с кумулятивными кривыми без учета реальных механизмов формирования донных сообществ и роли таксонов-биоиндикаторов.

Наряду с W -статистикой оценка выраженности феномена Уорвика проводилась также с использованием индексов пропорциональности SED и разности выравнивающих D_e , которые дали идентичную упорядоченность анализируемых водотоков. Все три метрики являются взаимно эквивалентными: коэффициент корреляции между W и SED равен 0.9, а между W и D_e – 0.948 ($p < 0.001$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Массовое увлечение экологов изобретательством все новых и новых индексов, характерное для второй половины XX в., постепенно сменилось пониманием того, что всю сложность взаимосвязей между процессами внутри экосистемы

нельзя представить «одним числом». Число публикаций об «открытии» новых индексов к настоящему времени значительно уменьшилось, уступив место современным многомерным методам обработки данных. Тем не менее, исследования количественных соотношений и феноменов видовой структуры сообществ, особенно если они основаны на репрезентативных данных мониторинга и тщательной статистической проверке, продолжают оставаться весьма актуальными и вызывают постоянный интерес исследователей.

Полученные нами негативные результаты использования АВС-метода в некоторой мере проясняют ситуацию, определяемую специалистами следующим образом: «Небольшой и противоречивый опыт использования этого метода не позволяет пока однозначно решить вопрос об условиях его применимости к пресноводному зообентосу» (Баканов, 2000). Одновременно в статье приводятся данные о характере доминирования видов макрозообентоса в малых и средних реках Нижнего Поволжья с различным уровнем антропогенной нагрузки.

На основе методов ресэмплинга была разработана методология оценки статистической ошибки и доверительных интервалов индексов типа энтропии Шеннона, основанных на обилии видов. Приведена схема оценки вклада Δ_i отдельных таксономических групп в общую величину этих индексов.

Авторы благодарят Rodrigo Aluizio, ученого-гидробиолога Университета Параны в Куритибе, Бразилия, за ценные консультации и доработку модуля **forams** для статистической среды R, с помощью которого были выполнены расчеты.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверинцев В. Г., Жуков Е. И. АВС-метод оценки функционального состояния донных биоценозов // Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики / КолНЦ АН СССР. Апатиты, 1992. С. 84 – 90.

Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биол. внутренних вод. 2000. № 1. С. 68 – 82.

Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии : сб. науч. тр., посвящ. памяти А. И. Баканова. Тольятти : Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2005. С. 37 – 67.

Биоиндикация экологического состояния равнинных рек / отв. ред. О. В. Бухарин, Г. С. Розенберг. М. : Наука, 2007. 404 с.

Выхристюк Л. А., Зинченко Т. Д. Комплексная оценка экологического статуса р. Сок и ее притоков // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Тольятти : Кассандра, 2011. С. 37 – 43.

Денисенко С. Г., Барбашова М. А., Скворцов В. В., Беляков В. П., Курашов Е. А. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу «разности выравненностей» (D_E) // Биол. внутренних вод. 2013. № 1. С. 46 – 55.

Зинченко Т. Д., Выхристюк Л. А., Шитиков В. К. Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2000. Т. 2, № 4. С. 233 – 243.

АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ

Кравцова Л. С., Карабанов Е. Б., Камалтынов Р. М., Механикова И. В., Ситникова Т. Я., Рожкова Н. А., Слугина З. В., Ижболдина Л. А., Вейнберг И. В., Акинишина Т. В., Кривоногов С. К., Щербаков Д. Ю. Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 2. Структура сообществ макробеспозвоночных животных // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 5. С. 547 – 557.

Лабай В. С., Роготнев М. Г., Шнилько Т. С. Вертикальное распределение и сезонная динамика макрозообентоса на полигоне озера Тунайча (Южный Сахалин) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2004. Вып. 7. С. 111 – 121.

Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Тольятти : Касандра, 2011. 322 с.

Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М. : Наука, 1982. 145 с.

Benassi G., Battisti C., Luiselli L. Applying Abundance/Biomass comparisons in breeding bird assemblages of a set of remnant wetlands in Central Italy // J. of Mediterranean Ecology. 2009. Vol. 10. P. 13 – 18.

Clarke K. R. Comparisons of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. Vol. 138. P. 143 – 157.

McManus J. W., Pauly D. Measuring ecological stress : variations on a theme by R. M. Warwick // Mar. Biol. 1990. Vol. 108, № 2. P. 305 – 308.

Meire P. M., Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // J. Appl. Ecol. 1990. Vol. 27, № 1. P. 210 – 223.

Rousseau R., van Hecke P., Nijssen D., Bogaert J. The relationship between diversity profiles, evenness and species richness based on partial ordering // Environmental and Ecological Statistics. 1999. Vol. 6, № 2. P. 211 – 223.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E. The river continuum concept // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. Vol. 37. P. 130 – 137.

Warwick R. M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. 1986. Vol. 92, № 4. P. 557 – 562.

Warwick R. M., Clarke K. R. Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities // Mar. Biol. 1994. Vol. 118, № 4. P. 739 – 744.

Yemane D., Field J., Leslie R. Exploring the effects of fishing on fish assemblages using Abundance Biomass Comparison (ABC) curves // J. of Marine Science. 2005. Vol. 62. P. 374 – 379.

РЕЦЕНЗИИ

Рецензия на книгу А. А. Протасова
 «Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии».
 Киев : Академперіодика, 2011. 704 с.

Занимаясь такой наукой, как гидробиология, испытываешь целую гамму чувств, задаешься огромным количеством вопросов. И всегда ощущаешь соприкосновение с чем-то бесконечно прекрасным и загадочным. Часто возникает проблема: как же при написании научного труда, излагая громадное количество сложных фактов, суметь одновременно рассказать о необыкновенной жизни в воде, об истории её познания, о людях, которые обогащают и развивают эту удивительную науку. И при этом сохранить весь научный смысл полученных результатов, показать значение и философию гидробиологии...

С этой трудной задачей сумел справиться автор книги «Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии» Александр Алексеевич Протасов.

Безусловно, анализ и глубокое обсуждение этого фундаментального труда впереди. Будем считать, что наша рецензия – лишь первое и теплое знакомство с интересным изданием. Просто у нас существуют опасения, что далеко не каждый, интересующийся гидробиологией, сможет познакомиться с этой книгой, поскольку не имеет информации о ней, а следовательно, не сможет предпринять попыток для её поиска.

В главе 1 «Гидробиология и связь ее с другими биологическими дисциплинами» автор с разных позиций представляет общебиологические и философские характеристики основных свойств живых организмов, характеризует важнейшие свойства живого – дискретность, ассоциированность и эмерджентность.

В этой же главе для многих читателей прозвучит напоминанием, а для некоторых станет новым познанием интересный взгляд Сергея Алексеевича Зернова (1949) на то, что следует различать только две основные среды обитания организмов – водную и воздушную, населенные соответственно атмо- и гидробионтами. Не будем вдаваться в долгий спор о справедливости такого разделения. Безусловно, окончательно принять его вряд ли возможно. Более логично деление биосферы на аэриобиосферу, геобиосферу и гидробиосферу. Если же говорить о среде обитания в узком смысле, то ключевой момент ее определения – это особенности влияния комплекса абиотических, биотических и антропогенных факторов, и в этом случае среда имеет еще более детальное деление. Однако гораздо важнее, что на



основании собственных рассуждений автор определяет гидробиологию как науку обо всех проявлениях жизни в обитаемой части гидросферы, о жизни гидробионтов, и рассматривает ее как научную дисциплину очень высокого уровня – следующего за биологией.

Важнейшие параграфы этой главы – «Гидробиология и биосферология», «Живое вещество в гидросфере» и «Неоднородность живого вещества в гидросфере», в которых освещаются вопросы о живом веществе и роли учения В. И. Вернадского для гидробиологии. На основании тщательного проведенного анализа А. А. Протасов делает вывод: «Гидробиология как наука о жизни в гидросфере не может не касаться вопросов целостного и разностороннего изучения биосферы. Изучение многообразия проявлений жизни в гидросфере, основанного на разнородном строении вещества биосферы является одной из задач гидробиологии» (с. 28).

В параграфе «Гидробиология и экология» проанализировано принципиальное сходство и различие между экологией и гидробиологией. Первое заключается в исследовании надорганизменных систем, второе – в основе изучаемых систем. В основе систем, изучаемых в экологии, лежит биологический вид, а в основе систем, изучаемых в гидробиологии, – жизненная форма и сходные с ней категории. Экологические надорганизменные системы начинаются с популяций, т.е. одновидовых группировок организмов, гидробиологические – с группировок конвергентных форм, близких, хотя и не одинаковых, экоморф, обитающих в сходных условиях (и, естественно, в водной среде). На основании собственных рассуждений и анализа работ многих ученых А. А. Протасов заключает: «Термин “гидроэкология” может рассматриваться как подчиненный по отношению к термину “гидробиология”. Исследование экологических объектов (популяций, сообществ и экосистем) в гидросфере является одним из разделов гидробиологии. Гидроэкология может рассматриваться как раздел гидробиологии и в то же время как составляющая общей экологии, поскольку имеет дело с вышеупомянутыми объектами и с точным указанием их местоположения – водная среда» (с. 33).

Всякий устный спор о терминах, как правило, не оставляет ощущения приближения к истине. В этом смысле гораздо важнее письменное выражение мыслей, при котором оппонентов захлестывает не эмоциональное восприятие (точнее, невосприятие) слов, а неспешное чтение того, что автор имеет в виду под тем или иным термином, заставляет понять автора и не оспаривать «правильность» использования самого термина. В параграфе «Некоторые замечания по терминологии» А. А. Протасов совершенно справедливо замечает, что термин «гидробиология» может и должен стать объединяющим изучение океанов и морей (океанологию, морскую биологию) и континентальных вод (для чего чаще всего используется как раз термин «гидробиология»). Не вызывает сомнения и справедливость мнения автора о беспочвенности попыток широкого использования термина «лимнология» и «биолимнология», которыми порой пытаются объединить исследования всех типов внутренних вод.

Весьма полезен параграф «Гидробиология с точки зрения деления наук на фундаментальные и прикладные», где автор четко определяет фундаментальные и прикладные задачи науки.

В заключительном параграфе главы 1 даны ключевые определения гидробиологии. Приведем их как можно более полно: «Гидробиология – это наука о специфически структурированном живом веществе гидросферы. Объектом ее исследования являются организмы-гидробионты и их ассоциации; предметом – взаимосвязь этих организмов со средой обитания и роль в биосферных процессах в масштабах от «организм как целое» до «гидробиосфера как целое». Гидробиология обладает своим арсеналом методов, связанных с характером среды обитания водных организмов, с одной стороны, и особенностями гидросферы как чуждой среды обитания для самого исследователя, с другой.

Гидробиология как биологическая наука о закономерностях жизни в гидросфере Земли рассматривает: закономерности адаптаций организмов-гидробионтов в их связи со средой обитания, обладающей, в свою очередь, собственными структурными и системными свойствами; закономерности структуры и функционирования ассоциаций гидробионтов; закономерности функционирования гидроэкосистем (водоема как целого) и биомов в гидросфере; общие закономерности жизни в гидросфере как части биосферы. Гидробиологию следует рассматривать как систему знаний об организмах-гидробионтах, экотопических группировках гидробионтов, гидробиомах и живом веществе гидробиосферы» (с. 40).

Глава 2 посвящена описанию истории гидросферы и жизни в ней. Значение познания истории лучше всего определено самим автором: «Чтобы раскрыть закономерности современной жизни и спрогнозировать пути ее развития, необходимо знать условия ее происхождения и становления. ... История биосферы в целом – это в значительной мере история гидросферы, поскольку существование жизни на суше исчисляется сотнями миллионов лет, а в водной среде – миллиардами» (с. 43). В главе 2 на основе тонкого анализа ведущих ученых прошлого и настоящего прекрасно представлены основные сведения о происхождении и эволюции гидросферы, палеогеографии мирового океана, условиях в гидросфере, которые благоприятствовали возникновению жизни, общий взгляд на развитие жизни в криптозое и фанерозое, обсуждается связь эволюционного процесса и экологических явлений в гидросфере. Все это позволило автору книги сделать важные выводы: «... история жизни – это постоянный процесс усложнения, проходящий за счет увеличения разнообразия живых существ, усложнения их организации и взаимосвязей; жизнь, первоначально зародившаяся в морской среде, затем распространилась по всей планете; в результате жизнедеятельности организмов происходило значительное преобразование неживой части биосферы; наряду с появлением и развитием одних форм организмов шло вымирание других, по разным причинам не способных продолжать эстафету жизни; развитие жизни было не только длительным, но и чрезвычайно неравномерным во времени; биосфера и жизнь в целом оказались исключительно устойчивыми, в истории планеты происходили очень серьезные перестройки и катаклизмы, которые, однако, не повлияли коренным образом на общий ход развития жизни. Такие особенности жизни, как разнообразие, «всюдность» и определенная периодичность подъёмов и спадов развития, огромный потенциал адаптаций к изменяющейся среде и разнообразным биотическим воздействиям, колоссальная средообразующая деятельность живых организ-

мов и обеспечили устойчивость жизни; в истории развития жизни на планете гидросфера сыграла чрезвычайно важную роль, жизнь зародилась, существовала и существует в гидросфере, а на суше – развивалась в постоянной и тесной связи с гидросферой» (с. 78).

Есть все основания полагать, что за всю ее историю современная биосфера (включая гидросферную ее часть) в настоящее время наиболее богата видами. Обзору населения современной гидросферы посвящена глава 3, которая занимает значительную часть книги. В ней описаны практически все крупные таксоны организмов: от вирусов, бактерий, водорослей и грибов до позвоночных. Однако важность этой части заключается не столько в обзоре современного биоразнообразия гидросферы (это область целого ряда биологических дисциплин – микробиологии, ботаники, зоологии и др.), сколько в представлении общих закономерностей формирования таксономического богатства жизни в гидросфере, закономерностей пространственного распределения организмов и биогеографии гидросферы. Обсуждается также влияние антропогенных факторов, которые в одних случаях могут способствовать снижению богатства видов в разнотипных водных объектах, в других случаях, наоборот, могут стимулировать процессы биологических инвазий, увеличивая видовое разнообразие. В параграфе, посвященном биогеографии гидросферы, большой интерес вызывает представленная автором оригинальная модель изменений видового богатства в областях границ ареалов.

В главе 4 рассматривается гидросфера как арена жизни, представлены ее физические, химические характеристики и свойства, а также экологические факторы. В этой обширной части книги затронуты разнообразные аспекты гидрологии и гидрохимии, которые в целом дают представление о гидросфере как среде обитания организмов и их сообществ. Ценность этой части не только в том, что в ней сведены многочисленные частные сведения, но более в том, что автором использован системный подход. Это позволило А. А. Протасову отойти от традиционной схемы перечисления и описания экологических факторов и рассмотреть Мировой океан как систему. Также системный подход присутствует и при анализе континентальных вод. В главе подчеркнуто существенное различие единого Мирового океана и в значительной мере фрагментарных разнообразных внутренних водоемов и водотоков. Следует также отметить структурную связь между главами книги: все характеристики среды, описанные в главе 4, в полной мере использованы в главе 8, в которой речь идет об экосистемах.

В главе 5, посвященной основным адаптациям гидробионтов, следует выделить параграфы, в которых развиты принципы экоморфологии, разработанные Ю. Г. Алеевым. Эта важная концепция успешно применена автором в главах 7 и 8 при рассмотрении близких по характеру конвергентно сходных сообществ и биомов. Эта часть книги невелика по объему, однако все основные адаптации – трофические и форические – обсуждены достаточно полно.

Важным разделом книги является глава 6, в которой рассмотрена одна из ключевых концепций гидробиологии – экотопической группировки гидробионтов. В основе этой концепции лежит классификация глобальных, как их называет автор, биотопов. Огромное их количество А. А. Протасов сводит к двум самым круп-

ным типам – контурным и внутренним, среди которых первые связаны с разделом сред. В силу обитания гидробионтов в существенно различающихся по условиям биотопах представители экотопических группировок имеют различные комплексы адаптаций, среди которых важными оказываются экоморфологические. Именно поэтому в планктоне, например, мы видим очень сходные приспособления к «парению» в толще воды у самых различных организмов – от водорослей до иглокожих и хордовых. Как отмечает автор, в различные экологические группировки могут входить и разные онтогенетические стадии одного и того же вида. Это привело автора к необходимости введения принципа адаптационного градиента.

В следующих двух параграфах рассмотрены общие для экологии и гидробиологии вопросы – особенности сообществ и экосистем в гидросфере. Автор представляет принцип биоценологического градиента, в который может быть включен весь спектр сообществ с самой разнообразной структурой.

Некоторые недостаточно разработанные в экологии вопросы рассмотрены в главе 7. В первую очередь – концепции консорции и консортивных отношений, жизненных форм и жизненных стратегий. Дополнительно к трем обычно выделяемым жизненным стратегиям (по Л. Г. Раменскому – виоленты, пациенты, эсплеленты) автор вводит четвертый – экстремалы. Это следует из квадриангулярной (а не ставшей уже классической триангулярной модели Дж. Грайма) модели жизненных стратегий.

Квинтэссенцией книги является глава 8 «Экосистема, биогидроценоз, гидробиом». Она одна из центральных и, пожалуй, самых сложных глав, так как едва ли не у каждого исследователя есть свои представления о том, что такое экосистема, биогидроценоз и гидробиом.

В первой части главы рассматривается концепция экосистемы, описываются ее структура и свойства. Вторая часть главы посвящена описанию биомов в гидросфере. В экологическом смысле биом – это система экосистем, один из уровней организации биосферы. Автором приводится формула гидробиома: термические условия + динамика водных масс (интенсивность водообмена, скорость и характер течений) + соотношение окислительных и восстановительных условий + субстрат + ключевые жизненные формы биоты (экоморфы, ценоэкоморфы) + трофическая структура (источники энергии, ключевые трофические связи) + хронология (границы, ярусность, стратификация, мозаичность). Выделено 7 гидробиомов: пелагический океанический, прибрежно-шельфовый, биогермовый, батинально-абиссальный, гидротермально-сиповый, лимнобиом и реобиом.

Представления о биоме могут быть весьма полезны для понимания распределения ландшафтов-экосистем с определенным усреднением их качеств и свойств. Хотя именно в этом «усреднении» может заключаться причина возможного недопонимания взглядов автора. Пристальное изучение какого-либо типа водных объектов (биома) раскрывает для исследователя очень важные тонкости, которые могут либо указывать на невозможность объединения всех категорий одного типа водных объектов в один тип биомов (например, озер и водохранилищ в тип лимнобиом), либо, напротив, могут указывать на множество самых универсальных признаков для всех типов водных объектов, например континентальных вод.

Невозможно, да и не имеет смысла пересказывать содержание параграфов, посвященных каждому из выделенных биомов. Однако остановимся на нескольких моментах.

Во-первых, хочется высказать слова восхищения широтой познания и глубиной анализа этих познаний, которые продемонстрировал автор в этой главе.

Во-вторых, необходимо указать на то, что А. А. Протасов, четко формулируя собственный взгляд, одновременно знакомит с самыми различными воззрениями на тот или иной вопрос, и это дает читателю пищу для размышлений. Так, например, он ставит вопрос о правомерности включения водохранилищ в общий с озерами биом – лимнобиом, представляя разносторонние взгляды, но однозначно указывает причины объединения.

В-третьих, к сожалению, за рамками анализа остался такой интересный тип водных объектов, как болота и/или водно-болотные угодья (ветланды).

Пристального внимания заслуживает весьма интересное и полезное описание концепции лимнического континуума и его сравнение с речным континуумом. На наш взгляд, с некоторыми положениями, представленными в обобщенной таблице сравнения лотических и лентических экосистем, вряд ли можно безоговорочно согласиться.

1. Автор утверждает, что для лотических систем характерна сглаженная метамерная пятнистость, а для лентических – выраженная. Однако существуют множество примеров водотоков с ярко выраженной пятнистостью и, напротив, множество примеров озёр со сглаженной пятнистостью. Впрочем, это как раз и есть неизбежные последствия «усреднения», о чем говорилось чуть выше.

2. Остается непонятной такая характеристика лотических и лентических экосистем, как экотоны. Для лотических систем они позиционируются как внешние для русла, а для лентических систем – как внутренние для водоёма. К сожалению, далее в тексте это не анализируется и остается только просить автора вернуться к этому вопросу в последующих публикациях.

3. Нельзя согласиться с мнением автора, согласно которому роль макрофитов как первичных продуцентов в водотоках незначительная, а в озёрах – существенная.

Информативен параграф «Мегабиология гидросферы». Среди всего комплекса представленных данных важно заключение о том, что продукция гидросферы практически равна продукции экосистем суши. При этом продукция внутренних водоёмов составляет небольшую долю, что объясняется их малыми объемом и площадью. Однако это не умаляет существенной роли континентальных вод для человека. Здесь же автор приводит важнейшие слова: «... накопление сведений о частных явлениях в гидросфере является очень важным звеном для глобальной оценки роли живого вещества гидросферы в биосферных процессах» (с. 616).

Заключает главу параграф «Сравнительная биогеоценология гидросферы и суши (сравнение характера экосистем)». Здесь автор анализирует вполне логично выделенные черты некоторых различий между наземными и водными экосистемами. Однако наиболее важно заключение об отсутствии коренных фундаментальных различий между экосистемами гидросферы и суши: «Единство биосферы поддерживается именно этой конвергентностью, обеспечивающей тесную связь

всех элементов ее живой системы. Фундаментальные свойства экосистем – способность получать и трансформировать поступающую извне энергию, создавать в циклических процессах взаимосвязей со средой органическое вещество, сложнейшим образом дифференцированное в отдельных организмах, всегда ассоциированных в различные биотические системы вплоть до живого вещества планеты, – являются основой функционирования биосферы. Условия в различных областях планеты разнообразны, различна история формирования жизни в этих областях, поэтому существует огромное число способов связей между биотическими системами и средой» (с. 619 – 620).

В главе 9 описана история гидробиологии. После рассмотрения основных положений и концепций гидробиологии читатель может познакомиться со многими их авторами (представлено более 30 портретов выдающихся ученых), а также с хронологической таблицей развития гидробиологии: датами проведения крупных научных экспедиций, создания гидробиологических станций и институтов, выхода в свет важных трудов, значительных открытий и т.д.

В заключении автор подводит читателя к краеугольному вопросу, который задаёт себе едва ли не каждый гидробиолог: не наметился ли спад в развитии гидробиологии? «Что это? Гидробиология – наука XIX и XX столетий? Гидробиология – наука несовременная? Это вопрос не только гидробиологии, но также других “макробиологических” наук, то есть использующих в изучении живой интегративный подход, в отличие от редукционизма, в рамках которого во всей полноте исследуются частные проявления жизни на уровне молекул, генов, клеток» (с. 658). Но, познакомившись с содержанием главы, читатель должен отбросить сомнения о перспективах гидробиологии как науки, которая имеет непреходящее значение – как для познания основополагающих законов жизни, так и для грамотной организации жизни человечества на Земле.

Даже самый подробный пересказ книги А. А. Протасова не способен передать всю глубину проведенной автором работы, поднять все поставленные вопросы, открыть арену для дискуссии... Необходимо не спеша и очень вдумчиво познакомиться с этим научным произведением, которое, с одной стороны, подводит некую черту под достижениями гидробиологии на современном этапе ее развития, а с другой – ставит новые задачи и рождает новые споры, которые смогут приблизить нас к истине.

При общей оценке всей книги следует подчеркнуть ее оригинальность. Она написана ученым, не просто собравшим множество фактов из различных источников (список цитированной литературы включает более 700 источников), а глубоко проанализировавшим их на основе своего собственного немалого опыта. Сложно точно обозначить жанр рецензируемого произведения. Это и глубокая по содержанию научная монография, и пособие для студентов и аспирантов, это и очерки для тех, кто интересуется наукой о жизни. Многие положения, высказанные автором, не являются в настоящее время общепринятыми. Автор достойно аргументирует свою точку зрения, но с ним можно при желании спорить, однако аргументы при этом должны быть очень весомы.

РЕЦЕНЗИИ

Хотелось бы также отметить прекрасное оформление книги. Киевское издательство «Академперіодика» выполнило свою работу не только на высоком профессиональном уровне, но и с большой любовью.

Можно выразить твердую уверенность, что книга «Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии» займет достойное место в ряду трудов по общей гидробиологии и станет источником знаний для многих поколений исследователей.

А. В. Крылов

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папаніна РАН

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

E-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru