



СОДЕРЖАНИЕ

Белик В. П., Гугуева Е. В. Новая экологическая адаптация клинтуха и её популяционное значение	123
Благовещенский И. В. Погодичная динамика растительных сообществ древесно-пушицево-сфагновых болот заказника «Сурский» (Ульяновская область)	132
Брагазин А. А., Радаев А. А., Нижегородцев А. А., Гелашвили Д. Б. Оценка внутри- и межпородных различий экстерьерных признаков рабочих особей медоносной пчелы для целей биомониторинга	139
Веселкин Д. В. Связь между размером корневой системы и интенсивностью микоризации у всходов <i>Pinus sylvestris</i> в разных условиях	148
Жигилева О. Н. Гельминтофауна мышей (<i>Apodemus agrarius</i> , <i>Mus musculus</i>) селитебных и межселенных территорий Западной Сибири	156
Курбанова З. С., Устарбеков А. К., Курбанов З. М. Питание молоди некоторых видов рыб в западной части Среднего Каспия	164
Михеев А. В. Аспекты опосредованного влияния лисицы (<i>Vulpes vulpes</i> Linnaeus, 1758) на пищедобывательное поведение мелких млекопитающих ...	175
Нестеркова Д. В. Фаунистические особенности населения кротовых ходов	182
Охалкин А. Г., Шарагина Е. М., Бондарев О. О. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования	190
Прокин А. А., Цветков А. И. Макрозообентос узлов слияния рек	200

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Васюков В. М., Полумордвинов О. А. <i>Cotoneaster integerrimus</i> Medik. (Rosaceae) в Пензенской области и сопредельных регионах	217
Ерохина О. В., Пустовалова Л. А. Синантропизация растительного покрова памятников природы р. Чусовая (Средний Урал)	222
Мальшина М. С., Глинская Е. В., Петерсон А. М. Микробоценоз яблонной тли (<i>Aphis pomi</i> Deg., 1773) в некоторых районах Саратовской области ..	226
Цветкова А. А., Опарин М. Л. Степная пеструшка (<i>Lagurus lagurus</i> Pallas, 1778) в степях Саратовской области	231



CONTENTS

Belik V. P. and Gugueva E. V. New ecological adaptation of the Stock Dove and its population value	123
Blagovetshenskiy I. V. Annual dynamics of the plant communities of trees and grass-sphagnum bogs of the Sursky nature reserve (Ulyanovsk region)	132
Bragazin A. A., Radaev A. A., Nizhegorodtsev A. A., and Gelashvili D. B. Evaluation of intra-breed and inter-breed differences in exterior signs of working honeybee individuals for biomonitoring purposes	139
Veselkin D. V. Relation between the root system size and the intensity of mycorrhization in <i>Pinus sylvestris</i> seedlings in different conditions	148
Zhigileva O. N. Helminthic fauna of mice (<i>Apodemus agrarius</i> , <i>Mus musculus</i>) in residential and inter-residential territories in Western Siberia	156
Kurbanova Z. S., Ustarbekov A. K., and Kurbanov Z. M. Nutrition of some fish species fry in the western part of the middle Caspian Sea	164
Mikheyev A. V. Some aspects of the indirect impact of red fox (<i>Vulpes vulpes</i> Linnaeus, 1758) on the feeding behavior of small mammals	175
Nesterkova D. V. Faunistic peculiarities of the animal associations in mole's burrows	182
Okhapkin A. G., Sharagina E. M., and Bondarev O. O. Phytoplankton of the Cheboksary Reservoir at the present state of its existence	190
Prokin A. A. and Tsvetkov A. I. Macrozoobenthos of the confluence areas of rivers	200

SHORT COMMUNICATIONS

Vasjukov V. M. and Polumordvinov O. A. <i>Cotoneaster integerrimus</i> Medik. (Rosaceae) in the Penza region and adjacent territories	217
Erokhina O. V. and Pustovalova L. A. Synanthropization of the vegetation cover of nature monuments along the Chusovaya River (Middle Urals)	222
Malyshina M. S., Glinskaya E. V., and Peterson A. M. <i>Aphis pomi</i> Deg., 1773 microbiocenosis in some districts of the Saratov region	226
Tsvetkova A. A. and Oparin M. L. <i>Lagurus lagurus</i> Pallas, 1778 in steppes of the Saratov region	231

УДК [598.265.1](470+477)

НОВАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ КЛИНТУХА И ЕЁ ПОПУЛЯЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В. П. Белик¹, Е. В. Гугуева²

¹ Южный федеральный университет

Россия, 344065, Ростов-на-Дону, переулок Днепровский, 116

E-mail: vpbelik@mail.ru

² Природный парк «Волго-Ахтубинская пойма»

Россия, 404143, Волгоградская обл., пос. Средняя Ахтуба, Набережная, 2-а

Поступила в редакцию 11.02.12 г.

Новая экологическая адаптация клинтуха и её популяционное значение. – Белик В. П., Гугуева Е. В. – Приведены новые данные о гнездовании клинтуха в полых бетонных опорах высоковольтных линий электропередачи, расположенных среди полей. Новая экологическая адаптация, которая впервые была обнаружена в 2007 – 2010 гг. в разных регионах России и Украины, обеспечила для клинтуха надежную защиту от хищничества куниц и ястребов. Благодаря этому клинтух начал быстро увеличивать численность и расселяться в Восточной Европе. Авторы обсуждают места формирования новой адаптации клинтуха и пути расселения его новой экологической расы.

Ключевые слова: клинтух, *Columba oenas*, экология, распространение, Россия, Украина.

New ecological adaptation of the Stock Dove and its population value. – Belik V. P. and Gugueva E. V. – In paper the new data on nesting of the Stock Dove in hollow concrete support of the high-voltage transmission lines located among fields are presented. New ecological adaptation, which has been found out for the first time per 2007 – 2010 in different regions of Russia and Ukraine, has provided for the Stock Dove a reliable protection against predatoriness of martens and hawks. Due to it the Stock Dove has started to increase quickly number and to be settled in the Eastern Europe. Authors discuss the places of creation of new adaptation of the Stock Dove and a way of moving of its new ecological race.

Key words: Stock Dove, *Columba oenas*, ecology, distribution, Russia, Ukraine.

ВВЕДЕНИЕ

В нашей предыдущей публикации (Белик и др., 2010) мы обратили внимание коллег на формирование у клинтуха (*Columba oenas*) новой гнездовой экологической адаптации, которая позволила этому виду выйти из-под давления хищников, прежде всего куниц (*Martes* sp.) и ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*), и начать восстановление популяций, еще совсем недавно катастрофически сокращавшихся по всей Восточной Европе (Белик и др., 1991, 2010; Белик, 2000).

Речь шла о переходе некоторых птиц, заселявших ранее, как правило, только дупла деревьев (Мекленбурцев, 1951; Котов, 1993), к гнездованию в опорах высоковольтных ЛЭП среди полей, которое было впервые отмечено в 2007 – 2010 гг. в Предкавказье, на Украине и в Предуралье (Бобенко и др., 2007, 2008; Гаврилюк, 2009; Белик и др., 2010). Гнёзда в полых бетонных опорах ЛЭП, размещающиеся сверху в глубокой вертикальной нише, стали совершенно недоступны для наземных хищников. Кроме того, голуби на ЛЭП среди открытых ландшафтов дистан-

цировались от гнездовых участков ястреба-тетеревятника в лесах и получили возможность своевременно замечать и адекватно реагировать на приближающихся пернатых хищников.

Материалы, полученные в 2011 г., показали, что наш прогноз о быстром распространении этой адаптации среди других популяций клинтуха (Белик и др., 2010) полностью подтвердился. Об этом свидетельствуют, в частности, последние публикации по Предкавказью (Друп А. И., Друп В. Д., 2010; Хохлов и др., 2010; Караваев, Хубиев, 2011) и Украине (Ветров, Олейник, 2011), статья А. Ю. Соколова (2011) о гнездовании клинтуха в Воронежской и Белгородской областях, ряд сообщений коллег, полученных из других регионов в ответ на наше обращение по каналам Союза охраны птиц России, а также новые оригинальные материалы, собранные нами в степном Придонуе на северо-западе Волгоградской области.

Целью настоящей публикации стали анализ и обобщение всех собранных к настоящему времени данных и оценка современной ситуации в восточноевропейских популяциях клинтуха в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспедиционные исследования в 2011 г. были проведены 15 – 22 апреля и 21 июня – 1 июля в северо-западных районах Волгоградской области (Урюпинском, Новониколаевском, Нехаевском, Алексеевском, Новоаннинском, Киквидзенском, Кумылженском, Серафимовичском и Михайловском). Кроме того, в апреле попутно был пройден автомаршрут через большую Калачскую излучину Дона по Калачевскому, Клетскому и Серафимовичскому районам.

Работы осуществляли на автомобиле УАЗ-694. Протяженность учётных автомаршрутов в апреле составила 192 км в Калачской излучине и 1271 км на северо-западе Волгоградской области, а в июне – июле – 1528 км только по северо-западу области (рис. 1). Для поисков и учётов птиц в местах остановок и стоянок проводили также пешеходные маршруты, составившие 25 км в апреле и 63 км в июне – июле.

Маршруты прокладывали в основном вдоль лесистых долин рек (Медведица, Хопёр, Бузулук, Кардаил, Косарка). Но в июне 2011 г. было пройдено также 217 км по распаханым водораздельным равнинам в междуречье Медведицы – Бузулука и Бузулука – Хопра и 123 км – на правобережье Хопра.

По маршруту экспедиций на трансектах дифференцированной для разных видов ширины постоянно вели учет всех редких птиц, а также картировали их встречи с помощью GPS-навигатора «Garmin-76Сх». На остановках по поведению птиц выявляли гнездовые участки, а затем, по возможности, проводили поиск их гнезд.

Плановые экспедиционные исследования по мониторингу редких видов животных, включенных в Красную книгу Волгоградской области (2004), осуществляли в 2011 г. на средства областного Комитета охраны природы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в апреле 2011 г. учтены 34 встречи клинтухов, общим числом около 150 особей, в том числе в Калачской излучине по лесополосам 15 апреля держалось

НОВАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ КЛИНТУХА

еще много пролетных птиц (8 стай, около 95 – 100 особей, на 192 км маршрута). В июне отмечено всего 9 встреч клинтухов, общим числом 25 особей. Меньшая численность клинтухов, учтённых летом, объясняется завершением их весеннего пролета, а также меньшей активностью и малозаметностью местных птиц в этот период. Кроме того, летом в лесах и лесополосах из-за листвы на деревьях заметно снижалась дистанция обнаружения (видимости) голубей. Наконец, значительная часть летних учётных маршрутов прошла по малоприспособленным для клинтуха водораздельным территориям.

Во второй половине апреля большинство местных клинтухов держалось парами ($n = 13$) или в одиночку ($n = 9$) в основном по высоковольтным ЛЭП с полами бетонными опорами, – вероятно, на гнездовых территориях. На них отмечено 20 встреч по 1 – 4 птицы (всего 35 особей). Кроме того, 6 раз мы регистрировали одиночек, пары и группы из 3 – 4 птиц, пролетавших над полями или над лесистыми поймами Хопра и Дона, где они могли гнездиться в дуплистых деревьях (пара – вечером 20 апреля и 1 особь – утром 21 апреля в окрестностях ст-цы Тишанской Нехаевского района; пара – утром 22 апреля в окрестностях ст-цы Усть-Хопёрской Серафимовичского района).

В долине р. Косарка (Урюпинский район) и близ р. Хопёр у хут. Солонцовского (Алексеевский район) 19 и 21 апреля клинтухи токовали на ЛЭП и осматривали их полые бетонные опоры, а в долине р. Куртлак у хут. Перелазовского (Клетский район) 15 апреля пара птиц, по-видимому, строила гнездо в торце опоры ЛЭП. Предположительно гнездовые клинтухи регистрировались также в Серафимовичском, Кумылженском и Новоаннинском районах, т.е. практически по всей обследованной территории. Местными птицами можно считать сейчас, вероятно, и

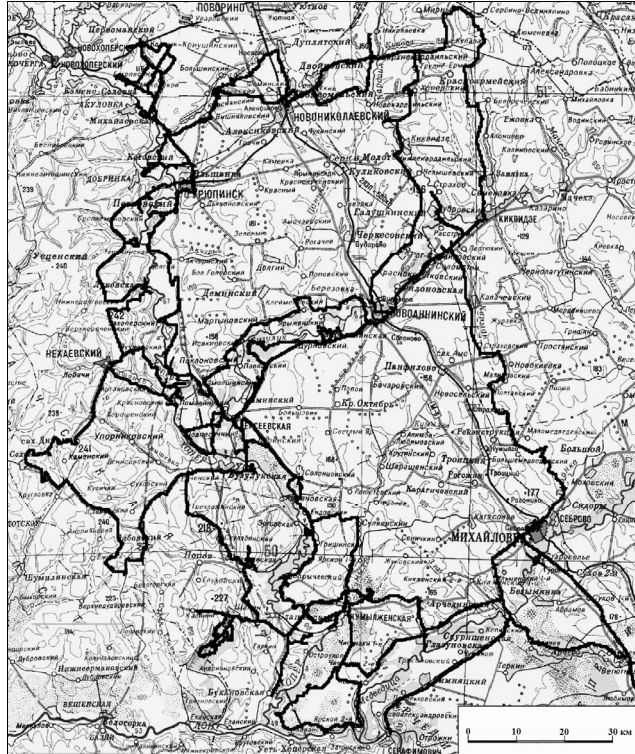


Рис. 1. Сеть учётных автомаршрутов в северо-западных районах Волгоградской области в 2011 г. Жирные линии – маршрутные треки GPS

клинтухов, встреченных 24.04.2008 г. на ЛЭП в долине р. Медведица между г. Михайловка и пос. Даниловка (Белик и др., 2010).

Обилие птиц в апреле 2011 г. составило до 25 пар на 1551 км маршрута при трансекте 0.5 км шириной, или, в среднем, около 3.2 пар/100 км². Общую же численность клинтухов на северо-западе Волгоградской области можно очень примерно оценить сейчас, исходя из этих показателей, в 500 – 1000 пар.

В июне 2011 г. клинтухи отмечены в Урюпинском, Алексеевском и Нехаевском районах, в том числе 5 раз наблюдались выводки из 3 – 4 птиц, сидевшие на ЛЭП или кормившиеся в полях и на обочинах автодорог (хут. Скабелинский и Моховской Урюпинского района; ст-ца Усть-Бузулукская, хут. Поклоновский и хут. Большой Бабинский Алексеевского района) (рис. 2).

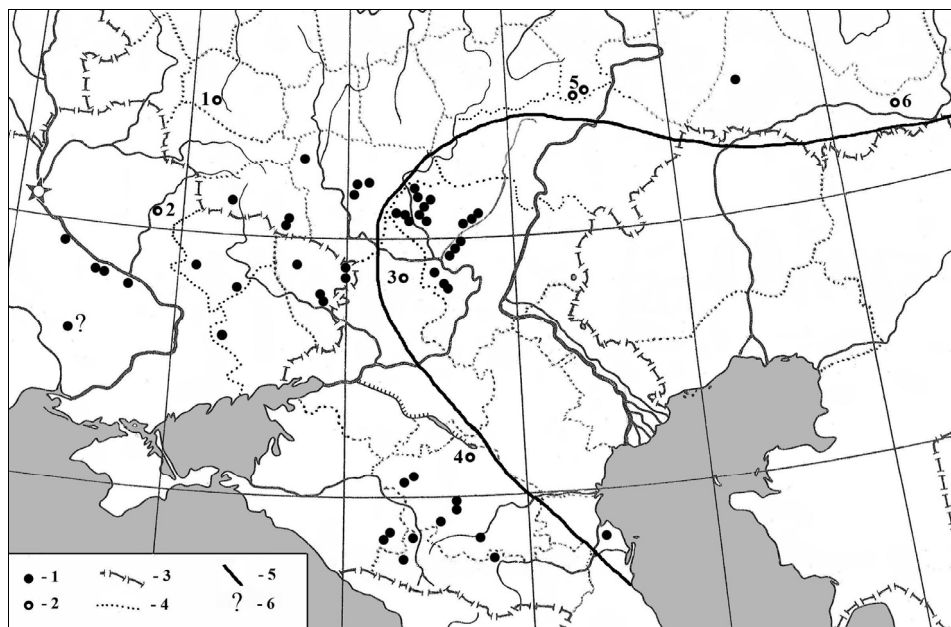


Рис. 2. Места находок клинтухов, связанных на гнездовании с полыми бетонными опорами высоковольтных линий электропередачи в России и Украине: 1 – встречи птиц на ЛЭП по литературным и оригинальным данным; 2 – места встреч по сообщениям Д. А. Свиридова (1), Н. П. Кныша (2), С. А. Ломакина (3), В. Н. Федосова (4), А. В. Салтыкова (5), С. В. Корнева (6); 3 – границы государств; 4 – границы областей; 5 – юго-восточная граница ареала клинтуха (по: Мекленбурцев, 1951; Котов, 1993); 6 – предположительные места гнездования клинтуха в опорах ЛЭП

Следует отметить, что еще совсем недавно клинтух в Волгоградской области считался очень редким видом с сокращающейся численностью, которая оценивалась всего в 50 – 80 гнездовых пар (Чернобай, 2004). Эти птицы спорадично встре-

НОВАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ КЛИНТУХА

чались только в старых лесах с дуплистыми деревьями на севере Волгоградской области, а также в пойме Дона в большой Калачской излучине (Чернобай, 2004).

ОБСУЖДЕНИЕ

Значительное расширение ареала популяций, освоивших гнездование в полых бетонных опорах ЛЭП, связано, отчасти, с активизацией полевых исследований и акцентированием внимания орнитологов на этой экологической особенности клинтуха. Но, несомненно, имеет место и реальный процесс расселения сформировавшейся недавно экологической расы, свидетельством чему являются новые находки птиц в районах, постоянно и тщательно контролируемых специалистами (например, в Луганской области; см.: Ветров, Олейник, 2011).

В Предкавказье несколько новых, предположительно гнездовых находок клинтуха на опорах ЛЭП сделано в 2008 – 2010 гг. в разных районах Ставропольского края (Изобильненском, Кочубеевском, Александровском, у с. Курсавки Андроповского района) (Друп А. И., Друп В. Д., 2010). Близ ст-цы Отважной Краснодарского края, всего в 5 – 10 км от места нашей встречи с клинтухами в июле 2004 г. (Белик, 2006; Белик и др., 2010), на опорах ЛЭП в полях 04.07.2010 г. отмечены 2 пары и группа из 3 особей с явными признаками гнездования (Хохлов и др., 2010). Несколько пар клинтухов найдено на опорах ЛЭП в Адыге-Хабльском районе Карачаево-Черкесии (Караваев, Хубиев, 2011). Наконец, 29.04. и 07.05.2011 г., возможно гнездовые, клинтухи замечены в окрестностях с. Апанасенковское и с. Дивное в долине Маныча на северо-востоке Ставропольского края, где раньше летом их никогда не встречали, хотя там всё последнее десятилетие велись активные, регулярные фаунистические исследования (В. Н. Федосов, личн. сообщ.).

В более северных регионах, кроме описанных выше находок в Волгоградской области, 2 пары и одиночный, явно местный клинтух встречены 24.04.2011 г. на ЛЭП в долине р. Чир у ст-цы Боковской на севере Ростовской области (С. А. Ломакин, личн. сообщ.). Гнездившиеся в опорах ЛЭП клинтухи найдены в 2011 г. также в ряде районов Белгородской и Воронежской областей, причем отмечено, что в последней из них птицы начали заселять ЛЭП значительно раньше, чем в Белгородской (Соколов, 2011). Несколько пар, гнездившихся в опорах ЛЭП, в 2011 г. обнаружено на Украине в Барвенковском и Кегичевском районах Харьковской области и в Великоновоселковском районе Донецкой области (Ветров, Олейник, 2011). Пару клинтухов наблюдали 03.05.2010 г. на окраине г. Лебедин Сумской области, где они гнездились, вероятно, в бетонных опорах ЛЭП (Н. П. Кныш, личн. сообщ.). В 2008 – 2009 гг. гнездовья клинтухов в опорах ЛЭП были обнаружены в Черкасской области (Гаврилюк, 2009). Судя же по встрече 3 птиц 21.06.2003 г. в Еланецком районе на севере Николаевской области (Редінов, Петрович, 2011), клинтухи осваивают сейчас, возможно, и другие регионы Украины (см. рис. 2).

Кроме того, в последнее время получены сообщения о находке 08.05.2011 г. пары клинтухов, гнездившихся в опоре ЛЭП в Кромском районе Орловской области (Д. А. Свиридов, личн. сообщ.), о трех парах, токовавших 03.07.2011 г. на опорах ЛЭП в окрестностях пос. Старая Кулатка и пос. Павловка на юго-западе Ульяновской области (А. В. Салтыков, О. В. Бородин, личн. сообщ.) и о неоднократных

встречах клинтуха, токовавшего в мае 2011 г. на опоре ЛЭП в Кувандыкском районе Оренбургской области в степных предгорьях Южного Урала, где были нередки также местные, «лесные» птицы, а в осиновых колках поблизости не было недостатка в подходящих дуплах (С. В. Корнев, личн. сообщ.).

Судя по представленным данным, в бассейне Верхнего и Среднего Дона клинтухи расселяются, по-видимому, из Воронежской области через Луганскую и Харьковскую область на Украину, а через Белгородскую область – на северо-запад, в сторону Полесских районов. Судя же по нашей находке клинтухов в 2010 г. на ЛЭП в Бузулукском бору по р. Самаре (Белик и др., 2010) и указанным выше встречам в Ульяновской и Оренбургской областях, новая экологическая раса постепенно расселяется из Придонья по лесостепной зоне, вероятно, и на северо-восток, достигнув уже предгорий Урала. В степях же на Правобережье Волги, работая в 2008 г. в Волгоградской области, клинтухов мы практически не видели. Там лишь в низовьях р. Медведицы в апреле встречены 1 пара и 2 одиночные птицы (Белик и др., 2010; см. выше), а в июне токовавший клинтух отмечен в старом бору на Арчединско-Донских песках во Фроловском районе.

Местом формирования новой экологической адаптации клинтуха в Придонье могли быть лесистые районы Воронежской области в окрестностях Хопёрского или Воронежского заповедников или Хреновского бора, где в крупных лесных массивах долгое время сохранялись небольшие реликтовые группировки этого вида (Золотарев, 1995; Соколов, 2005, 2007; Венгеров, Лихацкий, 2008), а возле промышленных центров была широко развита сеть высоковольтных ЛЭП среди полей. Очевидно, периодическая дисперсия молодых клинтухов из лесных массивов на заселенные галками (*Corvus monedula*) ЛЭП и позволила голубям освоить со временем новый тип гнездования.

В Предкавказье находился, по-видимому, самостоятельный центр формирования экологической расы, связанной с бетонными опорами ЛЭП. Он был приурочен, скорее всего, к равнинным низовьям Терека, где в старых пойменных лесах тоже длительное время сохранялись очаги гнездования клинтухов (Комаров, 1989; Белик и др., 1991; Джамирзоев и др., 2000; Комаров, Липкович, 2000; Гизатулин и др., 2001). Освоив там опоры многочисленных ЛЭП в окрестных полях и степях, птицы в последние десятилетия начали постепенное расселение по Предкавказью на запад, дойдя сейчас по предгорьям до Краснодарского края, а по долине Маныча – почти до Ростовской области.

Не исключено существование еще одного центра развития новой экологической адаптации клинтуха – в Приднепровье на Украине, но информации по этому региону пока крайне мало (Гаврилюк, 2009).

Как замечено нами ранее (Белик и др., 2010), большинство местонахождений клинтухов, гнездящихся в опорах ЛЭП, приурочено к долинам степных рек. Это достаточно отчетливо прослеживалось и в 2011 г. в Волгоградской области. На эту же особенность экологии клинтуха указывают также В. В. Ветров и Д. С. Олейник (2011) на Украине, а А. И. Друп и В. Д. Друп (2010) на Ставрополье специально отметили связь клинтуха с различными водными источниками, расположенными не далее 500 м от гнездовых и служащими голубям водопоями.

НОВАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ КЛИНТУХА

Еще одна экологическая особенность клинтуха, выявившаяся в 2011 г., – повышенная осторожность птиц к человеку и даже к его автотранспорту. На нее обратили внимание А. В. Салтыков (личн. сообщ.) в Поволжье и С. А. Ломакин (личн. сообщ.) на Среднем Дону. Это же неоднократно отмечали и мы в Волгоградской области. Благодаря данной особенности поведения, клинтухи стали менее уязвимы для охотников и браконьеров, что повысило выживаемость птиц и обусловило быстрый рост их численности. Так, в Станично-Луганском р-не Луганской области, где 2 пары клинтухов впервые были обнаружены лишь летом 2010 г., при проверке ЛЭП на 6 км маршрута 05.07.2011 были учтены уже 2 стаи из 16 и 28 особей, – по-видимому, объединившиеся местные выводки (Ветров, Олейник, 2011).

Наконец, следует отметить, что клинтухи, несмотря на свою осторожность, нередко гнездятся рядом с сёлами, а местами – и в самих сёлах. Так, 4 пары клинтухов, придерживавшихся железобетонных опор ЛЭП, в мае 2010 г. наблюдались в центре с. Александровское на Ставрополье (Друп А. И., Друп В. Д., 2010). В г. Мичуринске Тамбовской области в 2009 г. пара клинтухов гнездилась в старом дупле желны (*Dryocopus martius*) в небольшой кленово-дубовой роще в 300 м от крайних домов (Родимцев и др., 2011), а в пос. Кромы Орловской области еще одна пара загнездилась в 2011 г. в дупле желны среди небольшой тополевой рощи с довольно оживленным движением людей (Д. А. Свиридов, личн. сообщ.). Это, несомненно, тоже весьма важная адаптация, снижающая пресс хищничества тетеревиатника и других пернатых хищников, которая может дать клинтухам новые дополнительные возможности для освоения современных антропогенных ландшафтов в лесостепной и лесной зонах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Собранные нами материалы свидетельствуют о широком распространении новой экологической адаптации клинтуха к гнездованию в опорах ЛЭП в его популяциях в Предкавказье и в бассейне Дона, где эта адаптация сформировалась независимо, вероятно, в конце XX в. Клинтухи, связанные гнездованием с ЛЭП, распространяются, кроме того, по Приднепровью на Украине, а также в Поволжье и Приуралье. Появление новой адаптации позволяет клинтуху быстро восстанавливать свою численность и начать расширение ареала, в том числе за пределы области прежнего гнездования.

Столь высокий популяционный эффект новой экологической адаптации обусловлен, очевидно, достаточно надежной защитой птиц, гнездящихся в полых бетонных опорах высоковольтных ЛЭП среди открытых ландшафтов, от негативного воздействия наземных и пернатых хищников. Благодаря этой адаптации у клинтуха должна была повыситься выживаемость взрослых особей и молодняка, увеличились репродуктивные показатели, что и привело к постепенному восстановлению прежнего ареала и численности в степной и лесостепной зонах Восточной Европы. Этому способствовало также развитие в некоторых популяциях клинтуха повышенной осторожности птиц по отношению к человеку.

Таким образом, сейчас можно уверенно прогнозировать дальнейшее распространение ареала новой экологической расы клинтуха и полное восстановление восточноевропейских популяций данного вида уже в ближайшие десятилетия.

Мы искренне признательны всем коллегам, откликнувшимся на наше обращение по поводу гнездования клинтуха в опорах ЛЭП: А. Ю. Соколову, А. В. Салтыкову, О. В. Бородину, С. В. Корневу, Д. А. Свиридову, а также Н. П. Кнышу, С. А. Ломакину, В. Н. Федосову, В. В. Ветрову и другим орнитологам, приславшим нам свои наблюдения. Мы благодарим также Комитет охраны природы Волгоградской области за предоставленную нам возможность в проведении исследований в степном Придонье и Поволжье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белик В. П. О катастрофическом снижении численности восточноевропейской популяции клинтуха // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы России : сб. науч. ст. / Союз охраны птиц России. М., 2000. С. 85 – 90.

Белик В. П. Клинтух // Стрепет. 2006. Т. 5, вып. 2. С. 111 – 112.

Белик В. П., Ветров В. В., Милобог Ю. В. Ренессанс клинтуха в Восточной Европе : демографический потенциал новой адаптации // Стрепет. 2010. Т. 8, вып. 1. С. 70 – 74.

Белик В. П., Хохлов А. Н., Кукиш А. И., Тильба П. А., Комаров Ю. Е. Редкие и малочисленные птицы Северного Кавказа, нуждающиеся в особой охране // Изучение редких животных в РСФСР : материалы к Красной книге : сб. науч. тр. / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1991. С. 94 – 106.

Бобенко О. А., Ильюх М. П., Плеснявых А. С., Друп А. И., Друп В. Д., Хохлов А. Н. Клинтух – новый гнездящийся вид Ставропольского края // Птицы Кавказа : изучение, охрана и рациональное использование. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2007. С. 6 – 16.

Бобенко О. А., Ильюх М. П., Плеснявых А. С., Друп А. И., Друп В. Д., Хохлов А. Н. Клинтух *Columba oenas* – новый гнездящийся вид Ставропольского края // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17, экспресс-выпуск № 450. С. 1692 – 1697.

Венгеров П. Д., Лихацкий Ю. П. Птицы // Позвоночные животные Воронежского заповедника : аннотированный список. Воронеж : Изд-во Воронеж. пед. ун-та, 2008. Вып. 2. С. 19 – 61.

Ветров В. В., Олейник Д. С. Новые данные об особенностях гнездования клинтуха (*Columba oenas*) на Востоке Украины // Экология птиц : виды, сообщества, взаимосвязи : тр. науч. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения Н. Н. Сомова (1861 – 1923). Харьков : Изд-во Харьк. нац. ун-та, 2011. Кн. 2. С. 234 – 235.

Гаврилюк М. Н. Гнездование клинтуха в бетонных столбах в Черкасской области // Беркут. 2009. Т. 18, вып. 1 – 2. С. 209 – 210.

Гизатулин И. И., Хохлов А. Н., Ильюх М. П. Птицы Чечни и Ингушетии. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2001. 142 с.

Джамирзоев Г. С., Хохлов А. Н., Ильюх М. П. Редкие и исчезающие птицы Дагестана и их охрана. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2000. 145 с.

Друп А. И., Друп В. Д. К вопросу о гнездовании клинтуха на территории Ставропольского края // Кавказский орнитол. вестн. Ставрополь, 2010. Вып. 22. С. 26 – 29.

Золотарев А. А. Птицы // Позвоночные животные Хоперского заповедника : флора и фауна заповедников / Ин-т проблем экологии и эволюции РАН. М., 1995. Вып. 60. С. 13 – 31.

Караваев А. А., Хубиев А. Б. Список редких видов птиц Карачаево-Черкессии и необходимость его расширения в Красной книге Республики // Птицы Кавказа : современное состояние и проблемы охраны. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2011. С. 75 – 83.

НОВАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ КЛИНТУХА

Комаров Ю. Е. Голубеобразные трансформированных ландшафтов Северной Осетии // Синантропизация животных Северного Кавказа. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 1989. С. 46 – 49.

Комаров Ю. Е., Липкович А. Д. Класс Птицы – Aves // Природные ресурсы Республики Северная Осетия-Алания : животный мир Республики Северная Осетия-Алания. Владикавказ : Проект-Пресс, 2000. С. 62 – 198.

Котов А. А. Клинтух // Птицы России и сопредельных регионов : Рябкообразные. Голубеобразные. Кукушкообразные. Собообразные. М. : Наука, 1993. С. 65 – 79.

Красная книга Волгоградской области : в 2 т. Т. 1. Животные. Волгоград : Изд-во «Волгоград», 2004. 172 с.

Мекленбурцев П. Н. Отряд голуби // Птицы Советского Союза. М. : Сов. наука, 1951. Т. 2. С. 3 – 70.

Редінов К. О., Петрович З. О. Рідкісні види птахів у басейні р. Південний Буг у межах Миколаївської області // Рідкісні й зникаючі птахи Північно-Західного Причорномор'я / Укр. тов-во охорони птахів. Одеса, 2011. С. 54 – 64.

Родимцев А. С., Матвеев А. В., Чиркина О. О. Редкие виды позвоночных животных окрестностей г. Мичуринска (Тамбовская область) // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России : материалы 4-й Международ. науч.-практ. конф. М. : Изд-во РГАУ-МСХА, 2011. С. 82 – 84.

Соколов А. Ю. О тенденциях изменения численности некоторых видов птиц в фауне Бобровского Прибитюжья // Стрепет. 2005. Т. 3, вып. 1 – 2. С. 51 – 56.

Соколов А. Ю. Птицы Бобровского Прибитюжья // Тр. Воронежского заповедника. 2007. Т. 25. С. 133 – 193.

Соколов А. Ю. Гнездование клинтуха в бетонных опорах линий электропередачи на юге Центрального Черноземья // Стрепет. 2011. Т. 9, вып. 1 – 2. С. 97 – 101.

Хохлов А. Н., Илюх М. П., Ашибокоев У. М., Цапко Н. В. К летней орнитофауне северо-западной части Карачаево-Черкесии и сопредельных территорий // Кавказский орнитол. вестн. Ставрополь, 2010. Вып. 22. С. 146 – 151.

Чернобай В. Ф. Птицы Волгоградской области. Волгоград : Перемена, 2004. 287 с.

УДК 581.526.33(470.42)

**ПОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
ДРЕВЕСНО-ПУШИЦЕВО-СФАГНОВЫХ БОЛОТ
ЗАКАЗНИКА «СУРСКИЙ» (УЛЬЯНОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

И. В. Благовещенский

*Ульяновский государственный университет
Россия, 432000, Ульяновск, Льва Толстого, 42
E-mail: globularia@mail.ru*

Поступила в редакцию 12.01.12 г.

Погодичная динамика растительных сообществ древесно-пушицево-сфагновых болот заказника «Сурский» (Ульяновская область). – Благовещенский И. В. – Приведён анализ многолетних наблюдений за погодичной динамикой растительности древесно-пушицево-сфагновых болот заказника «Сурский» (Ульяновская область). Сделан вывод, что погодичная динамика этих болотных сообщества зависит от вариаций увлажнённости по годам и в основном проявляется в изменении покрытия видов травяно-кустарничкового и особенно мохового ярусов. Наиболее чутко на изменения увлажнённости в разные годы реагируют виды сфагновых мхов, характерные для невысоких повышений с ровной поверхностью – «ковров» (*Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*). Динамика покрытия видов средних и низких кочек (*S. fimbriatum*, *S. capillifolium*, *S. russowii*), более приспособленных к периодическим засухам, меньше зависит от колебаний уровня воды.

Ключевые слова: погодичная динамика растительности, древесно-сфагновые болота, сфагновые мхи, заказник «Сурский», Ульяновская область.

Annual dynamics of the plant communities of trees and grass-sphagnum bogs of the Sursky nature reserve (Ulyanovsk region). – Blagovetshenskiy I. V. – Our long-term observations of the annual dynamics of the vegetation, trees, and grass-sphagnum bogs of the Sursky nature reserve (Ulyanovsk region) were analyzed. A conclusion is made that the annual dynamics of this bog community depends on humidification variations over years and is mainly manifested in changes of the coverage of grass-shrub and, in particular, moss layers. The sphagnum moss species characteristic of low elevations with a flat surface (*Sphagnum fallax* and *S. flexuosum*) reacted most sensitive to humidification changes over years. The cover dynamics of the species of middle and low hummocks (*S. fimbriatum*, *S. capillifolium*, and *S. russowii*), more adapted to periodic drought, is less dependent on water level oscillations.

Key words: annual vegetation dynamics, trees and sphagnum bog, sphagnum moss, Sursky nature reserve, Ulyanovsk region.

ВВЕДЕНИЕ

Древесно-пушицево-сфагновые болотные сообщества довольно широко распространены в правобережье Ульяновской области и в центральной части Приволжской возвышенности. Они встречаются как на водоразделах, где имеются выходы песчаных пород палеогена, так и на высоких надпойменных террасах рек, сложенных песками. Такие болота интересны тем, что находятся здесь на южной границе распространения, включают редкие и исчезающие виды растений. Кроме того, древесно-пушицево-сфагновые болота имеют тенденцию к сокращению площади в результате хозяйственной деятельности человека. В связи с чем пред-

ставляют интерес всесторонние исследования данных растительных сообществ, в том числе и их погодичная динамика.

Как показали исследования автора, наибольшее развитие древесно-пушицево-сфагновые болота в пределах центральной части Приволжской возвышенности имеют в междуречье Суры и Барыша (заказник «Сурский»). Здесь они встречаются в большом количестве и занимают значительные (для лесостепи) площади. Именно поэтому болота этого района были выбраны для проведения наблюдений за погодичной динамикой растительности. Выводы, полученные для этого района, вполне могут быть экстраполированы на древесно-пушицево-сфагновые болота центральной части Приволжской возвышенности в целом. Аналогичные исследования для растительных сообществ болот Северо-Запада России были выполнены М. С. Боч и В. А. Смагиным (Боч, Смагин, 1993).

Синтаксономическая, пространственная и функциональная структура древесно-пушицево-сфагновых болот изучаемого региона подробно рассмотрена в других работах автора (Благовещенский, 2001, 2006 *а, б*, 2012).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Погодичная динамика болотной растительности изучалась на болоте Моховое-Долгое в сообществе субассоциации *menyanthetosum* Smagin 1988 ассоциации *Pino-Betulo pubescentis* – *Sphagnetum angustifolii* (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000 и на болоте Конское в субассоциации *eriophoreto-fruticuletosum* Smagin 1988 той же ассоциации. Указанные болота находятся на территории Лавинского лесничества (квартал: 25, 36, 37 и 17, 26, 27 соответственно) Сурского района Ульяновской области в пределах высокой среднеплейстоценовой надпойменной террасы р. Сура.

Погодичная динамика растительности изучалась по методике, предложенной М. С. Боч и В. А. Смагиным (Боч, Смагин, 1993) с небольшими изменениями. В изучаемых фитоценозах закладывались постоянные пробные площади размером 20 × 20 м. Изучение особенностей травяно-кустарничкового и мохового ярусов проводилось на 20 – 22 учётных площадках размером 0.5 × 0.5 м, которые закладывались в пределах пробной площади через случайные интервалы в направлении, имеющем форму «Z». На учётной площадке определялось покрытие каждого вида в процентах и отбирались образцы мхов для последующего определения. При этом для отбираемых мхов отмечалось положение на элементах микрорельефа. Покрытие каждого вида в процентах, оцененное на учётных площадках, указано как среднее из 20 – 22, здесь же приведена ошибка среднего. Для каждого года наблюдений даны значения уровня воды для кочек и межкочий на момент описания. Описания проводились во второй половине лета, когда растительность на болотах достигала полного развития. Древесный ярус картировался отдельно, однако в данной работе эти данные не приводятся, так как погодичные изменения в основном касались травяно-кустарничкового и мохового ярусов.

Латинские названия сосудистых растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995), мохообразных – по М. С. Игнатову, О. М. Афоной (1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ погодичной динамики сообщества ассоциации *Pino-Betulo pubescentis-Sphagnetum angustifolii* (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000, субассоциации *menyanthetosum* Smagin 1988 на болоте Моховое-Долгое. Наблюдения за динамикой растительности на болоте Моховое-Долгое проводились за период десять лет, с 1993 по 2002 г. Годы наблюдений: 1993, 1994, 1999, 2000, 2001, 2002. Средние значения покрытия видов по всем годам наблюдений приведены в табл. 1. Мощность торфяной залежи в пределах пробной площади 2.4 м.

Таблица 1

Состав и покрытие видов в пределах постоянной пробной площади на болоте Моховое-Долгое в сообществе ассоциации *Pino-Betulo pubescentis-Sphagnetum angustifolii* (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000, субассоциации *menyanthetosum* Smagin 1998, %

Вид	Дата описания					
	17.07.1993	26.07.1994	10.08.1999	4.08.2000	9.08.2001	19.08.2002
	Число учётных площадок					
1	2	21	20	20	20	20
	2	3	4	5	6	7
Деревья и кустарники						
<i>Betula pubescens</i> (подрост)	+	–	+	+	+	–
<i>Pinus sylvestris</i> (подрост)	+	–	+	+	+	–
Травы и кустарнички	25.6±2.9	22.2±4.7	24.0±5.2	32.8±6.1	43.4±7.3	27.8±4.2
<i>Calamagrostis canescens</i>	*	+	+	–	**	–
<i>Carex lasiocarpa</i>	15.1±2.2	4.1±0.9	1.5±0.5	1.7±0.6	2.3±1.5	1.1±0.3
<i>C. rostrata</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	*	–	**	**	**	+
<i>Epilobium palustre</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Eriophorum vaginatum</i>	11.6±4.0	18.6±5.3	23.1±5.3	31.8±6.3	41.5±7.7	27.4±4.3
<i>Lythrum salicaria</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	*	–	–	–	–	–
Мхи	26.0±5.5	37.3±7.0	47.6±7.2	51.2±8.6	45.5±7.6	28.9±6.3
<i>Aulacomnium palustre</i>	+	1.5±1.4	+	1.3±0.6	–	+
<i>Callicladium haldanianum</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Dicranum polysetum</i>	+	–	–	–	+	–
<i>Pleurozium schreberi</i>	–	–	–	–	+	–
<i>Pohlia nutans</i>	+	–	–	–	+	–
<i>Polytrichum longisetum</i>	3.4±1.1	1.6±1.2	4.5±1.8	1.0±0.4	+	2.8±1.7
<i>P. strictum</i>	2.4±2.3	–	+	1.8±1.5	+	–
<i>Sphagnum angustifolium</i>	–	–	+	–	2.8±2.5	1.3±1.0
<i>S. capillifolium</i>	+	–	2.5±1.7	3.5±2.2	–	+
<i>S. centrale</i>	–	+	4.0±4.0	3.0±3.0	2.4±1.6	–
<i>S. cuspidatum</i>	–	–	–	–	+	–
<i>S. fallax</i>	7.5±3.5	15.4±5.9	27.9±6.6	30.8±7.7	27.0±7.9	14.9±4.3
<i>S. fimbriatum</i>	5.7±3.2	13.9±5.5	3.3±2.1	4.7±2.7	3.7±2.4	3.6±2.1
<i>S. flexuosum</i>	–	–	–	+	+	4.4±3.1
<i>S. fuscum</i>	–	**	1.0±0.8	4.8±3.7	–	1.0±1.0
<i>S. girgensohnii</i>	+	–	–	–	–	–
<i>S. magellanicum</i>	2.1±1.5	+	+	–	–	–

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. papillosum</i>	+	–	–	–	–	–
<i>S. russowii</i>	1.8±1.3	–	–	+	7.8±4.2	–
<i>S. squarrosum</i>	+	+	1.5±1.5	–	–	+
<i>S. subsecundum</i>	–	3.8±2.6	2.0±2.0	–	+	–
Уровень воды: высокая кочка	~ -60-80	-30	~ -60-80	-35	-70	-90
Уровень воды: ковер	~ -30-50	от +2 до -5	~ -30-50	-10	-45	-70

Примечание. + – покрытие вида менее 1%; * вид встречается в пределах пробной площади, но не отмечен на учетных площадках; ** вид не отмечен в пределах пробной площади, но встречается в непосредственной близости от ее границ.

Анализ полученных данных выявил следующее.

Наблюдения над уровнем стояния воды показали, что наиболее влажным был вегетационный период 1994 г., в меньшей степени – 2000 г. Более засушливым было лето 1993, 1999, 2001 и особенно 2002 гг.

Общее покрытие сфагновых мхов возрастало при повышении уровня стояния воды. Это особенно заметно, если сравнивать данные по годам наблюдений, идущих подряд: 1993, 1994 и 1999, 2000, 2001, 2002. Несоответствие этой закономерности при сравнении данных 1994 и 1999 гг. можно объяснить тем, что за этот период в 4 года, когда не проводились наблюдения, условия увлажнения, видимо, были благоприятны для развития сфагновых мхов, и их покрытие значительно возросло. Снижение уровня воды в 1999 г. еще не было достаточным для значительного сокращения их покрытия.

Увеличение покрытия сфагновых мхов происходило в основном за счет «коврового» («ковры» – невысокие повышения с ровной поверхностью) вида – *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. Динамика покрытия этого вида в общем совпадает с колебаниями уровня воды на пробной площади. Вторым по значению вид мхов – *S. fimbriatum* Wils. in Wils. et Hook.f. На данной площади (и в целом на изучаемой территории) характерен для низких и средних по высоте кочек, реже для ковров. Поскольку этот вид «кочковый», более приспособленный к периодическим засухам, динамика его покрытия мало зависит от колебаний уровня воды. Покрытие *S. fimbriatum* стабильно, невелико, обычно находится в пределах 3.3 – 5.7%. Однако в отдельные годы (1993, 1994) его относительное участие в формировании мохового покрова значительно, и он содоминирует с *Sphagnum fallax*. Возрастание роли *S. fimbriatum* в 1993 г. можно объяснить засушливым летом, когда условия для развития более гидрофильного *S. fallax* были мало благоприятны (покрытие 7.5%) и соответственно возросла роль *S. fimbriatum* (5.7%), сохранившего свое «обычное» покрытие. Во влажный 1994 г. *S. fimbriatum* при общем возрастании покрытия сфагновых мхов продолжает оставаться содоминантом, однако в последующие годы его относительное участие в формировании мохового покрова вновь падает. Объяснить это можно следующим образом. Повышение уровня воды в 1994 г. благоприятно сказалось на развитии и *S. fallax* (15.4%) и *S. fimbriatum* (13.9%). Они активно занимали свободный субстрат. При этом *S. fimbriatum* развивался и в межкочковых пространствах вместе с *S. fallax*. Однако в последующие годы евтроф-

ный *S. fimbriatum* в условиях относительно бедного экотопа не выдерживал конкуренции с мезоолиготрофным *S. fallax* и был вытеснен на кочки, при этом его покрытие вновь упало до 3 – 5%.

Покрытие остальных видов мхов небольшое, и на протяжении всех лет наблюдений оставалось более или менее стабильным. Выпадение в отдельные годы некоторых видов из числа малообильных может быть объяснено тем, что они не попадали в учётные площадки. Примечательно, что в годы относительно хорошего развития *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., другой близкий по экологии вид невысоких кочек *S. russowii* Warnst. отсутствовал или был отмечен единично.

Погодичная динамика видов травяного яруса может зависеть не только от вариаций увлажнения. Так, максимальное покрытие *Carex lasiocarpa* Ehrh. наблюдалось в засушливый вегетационный период 1993 г. (15.1%). Возможно, это связано с тем, что в этом году был очень слабо развит моховой ярус из сфагновых мхов, которые угнетающе влияют на *C. lasiocarpa*. Во влажный сезон 1994 г. ее покрытие резко упало до 4.1%, по-видимому, продолжало снижаться в последующие годы и в 1999 г. составляло 1.4%. В течение 2000 – 2002 гг. оно оставалось низким и стабильным (1.1 – 2.3%). Покрытие *Eriophorum vaginatum* L. в целом возрастает с повышением уровня воды. Эта тенденция более отчетливо прослеживается при сравнении данных лет наблюдений, идущих подряд: 1993, 1994 и 1999 – 2002.

Погодичная динамика покрытия *Sphagnum fallax* и *S. fimbriatum*, когда доминирует либо *S. fallax*, либо оба эти вида вместе, наглядно показывает, что доминантный критерий следует очень осторожно использовать при классификации растительности. В данном случае доминирование *S. fimbriatum* в отдельные годы вовсе не означает изменение богатства (трофности) экотопа, а является лишь проявлением погодичной динамики растительности. При формальном применении доминантного метода классификации данный фитоценоз в разные годы мог бы быть отнесен к разным ассоциациям. Это указывает на необходимость использования всего флористического состава фитоценоза при классификации растительности.

Рассмотренные выше изменения растительности следует рассматривать как погодичные флуктуации, а не сукцессии. По мнению В. Д. Александровой (1964), сукцессии проявляются за период не менее 10 лет. И хотя в данном случае за десятилетний период евтрофные виды (прежде всего *Sphagnum fimbriatum*) замещаются мезоолиготрофными и олиготрофными (в основном *S. fallax*, отчасти *S. russowii*, *S. capillifolium*, *Sphagnum angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens.), что в общем совпадает с направлением сукцессии (от евтрофной растительности к мезоолиготрофной), эти изменения, как показано выше, обратимы, т. е. это флуктуации.

Анализ погодичной динамики сообщества ассоциации Pino-Betulo pubescentis – Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000, субассоциации eriophoreto-fruticuletosum Smagin 1988 на болоте Конское. Наблюдения за динамикой растительности на болоте Конское проводились за период четыре года: с 1999 по 2002 г. Годы наблюдений: 1999, 2001, 2002. Средние значения покрытия видов по всем годам наблюдений приведены в табл. 2. Мощность торфяной залежи в пределах пробной площади 0.1 – 0.5 м.

Анализ полученных данных выявил следующее.

ПОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Наблюдения над уровнем стояния воды показали, что несколько более влажным был 2001 г., более засушливым 1999 и особенно 2002 г. Общее покрытие сфагновых мхов возрастает при повышении уровня воды.

Таблица 2

Состав и покрытие видов в пределах постоянной пробной площади на болоте Конское в сообществе ассоциации *Pino-Betula pubescentis* – *Sphagnetum angustifolii* (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000, субассоциации *eriphoreto-fruticuletosum* Smagin 1998, %

Вид	Дата описания		
	14.08.1999	12.08.2001	22.08.2002
	Число учётных площадок		
	20	21	22
Деревья и кустарники			
<i>Betula pubescens</i> (подрост)	+	–	–
<i>Pinus sylvestris</i> (подрост)	+		
Травы и кустарнички	37.3±5.7	42.8±6.2	49.7±5.1
<i>Calamagrostis canescens</i>	+	+	+
<i>Carex lasiocarpa</i>	1.5±0.5	4.3±1.4	1.0±0.1
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	11.3±3.2	5.2±1.2	7.6±2.4
<i>Eriophorum vaginatum</i>	28.7±6.6	38.1±6.8	41.9±6.5
<i>Ledum palustre</i>	+	+	3.3±2.3
Мхи	56.9±7.1	66.4±5.6	44.7±8.0
<i>Aulacomnium palustre</i>	–	–	–
<i>Dicranum polysetum</i>	–	–	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	–	–	+
<i>Polytrichum strictum</i>	+	–	–
<i>Sphagnum angustifolium</i>	–	–	+
<i>S. fallax</i>	35.3±8.1	34.1±8.2	32.4±8.2
<i>S. fimbriatum</i>	1.5±1.1	4.1±2.4	3.0±1.5
<i>S. flexuosum</i>	18.9±8.1	28.1±7.8	8.6±5.0
<i>S. russowii</i>	+	–	–
Уровень воды: высокая кочка	~70	-40	~75
Уровень воды: ковер	~40	-30	~50

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Безусловными доминантами в моховом ярусе являются *S. fallax* и *S. flexuosum* Dozy et Molk. Характерно, что на данном участке сообщества встречаются как формы с типичными признаками *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*, так и формы с переходными признаками между этими двумя видами. Указанные виды и переходные формы имеют одинаковое положение на элементах микрорельефа, экологически очень сходны и поэтому рассматриваются совместно. Изменения покрытия мохового яруса связаны исключительно с динамикой этих видов. Роль *Sphagnum fimbriatum* в данном сообществе невелика, но его покрытие по годам довольно стабильно (1.5 – 4.1%). Встречается почти исключительно по кочкам.

Динамика видов травяно-кустарничкового яруса не обнаруживает однозначной связи с уровнем стояния воды. Покрытие *Eriophorum vaginatum* с каждым годом увеличивается, но зависимости этого от уровня воды не прослеживается. Покрытие *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench несколько уменьшается, а *Carex*

lasiocarpa несколько увеличивается при повышении уровня воды в 2001 г. Покрытие остальных видов незначительно и остается более или менее постоянным в течение всех лет наблюдений.

Рассмотренные выше изменения растительности, безусловно, являются погодичными флуктуациями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, погодичная динамика древесно-пушицево-сфагновых болотных сообществ зависит от вариаций увлажненности по годам и в основном проявляется в изменении покрытия видов травяно-кустарничкового и особенно мохового ярусов. Наиболее чутко на изменения увлажненности в разные годы реагируют «ковровые» виды сфагновых мхов (*Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*). Динамика покрытия видов средних и низких кочек (*Sphagnum fimbriatum*, *S. capillifolium*, *S. russowii*), более приспособленных к периодическим засухам, меньше зависит от колебаний уровня воды.

Погодичная динамика покрытия *Sphagnum fallax* и *S. fimbriatum*, когда доминирует либо *Sphagnum fallax*, либо оба эти вида вместе, наглядно показывает, что доминантный критерий следует очень осторожно использовать при классификации растительности сфагновых болот. Доминирование *S. fimbriatum* в отдельные годы вовсе не означает изменение богатства (трофности) экотопа, а является лишь проявлением погодичной динамики растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника : в 5 т. / под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. Т. 3. С. 300 – 447.

Благовещенский И. В. Растительность болот заказника «Сурский» (Ульяновская область) // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 3. С. 97 – 103.

Благовещенский И. В. Болотные березняки центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 2006 а. Т. 91, № 3. С. 425 – 445.

Благовещенский И. В. Болотные сосняки центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 2006 б. Т. 91, № 4. С. 556 – 565.

Благовещенский И. В. Пространственная и функциональная структура растительности древесно-пушицево-сфагновых болот центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 10. С. 1320 – 1340.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны / под ред. В. С. Ипагова. СПб. : Гидрометеоздат, 1993. 224 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Арктоа. 1992. Т. 1 – 2. С. 1 – 85.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.

ОЦЕНКА ВНУТРИ- И МЕЖПОРОДНЫХ РАЗЛИЧИЙ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ БИОМОНИТОРИНГА

А. А. Брагазин, А. А. Радаев, А. А. Нижегородцев, Д. Б. Гелашвили

Нижегородский госуниверситет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Н. Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: ecology@bio.unn.ru

Поступила в редакцию 29.10.12 г.

Оценка внутри- и межпородных различий экстерьерных признаков рабочих особей медоносной пчелы для целей биомониторинга. – Брагазин А. А., Радаев А. А., Нижегородцев А. А., Гелашвили Д. Б. – В работе проведена оценка дискриминирующей роли и вклада экстерьерных признаков рабочих особей медоносной пчелы, относящихся к породам *Apis mellifera carnica* Pollmann, 1879 и *Apis mellifera caucasica* Gorbatchev, 1916, во внутрипородные межсемейные различия, а также выявление характера различий пород по всему набору экстерьерных признаков с помощью дискриминантного анализа. В анализе были использованы шесть экстерьерных признаков: ширина 3-го тергита, длина 3-го тергита, длина правого переднего крыла, ширина правого переднего крыла, кубитальный индекс, дискоидальное смещение. Установление породной принадлежности является нетривиальной задачей. Полученные для каждой породы уравнения функции классификации позволили на основе совокупности анализируемых признаков экстерьера идентифицировать породу. Установлено, что признак «Длина крыла» статистически значимо разделяет, по крайней мере, половину семей в обеих породах.

Ключевые слова: *Apis mellifera carnica*, *Apis mellifera caucasica*, экстерьерные признаки, непараметрический дискриминантный анализ.

Evaluation of intra-breed and inter-breed differences in exterior signs of working honeybee individuals for biomonitoring purposes. – Bragazin A. A., Radaev A. A., Nizhegorodtsev A. A., and Gelashvili D. B. – The discriminating role and contribution of some exterior signs of working honeybee individuals (*Apis mellifera carnica* Pollmann, 1879 and *Apis mellifera caucasica* Gorbatchev, 1916) to intra-breed inter-family differences were evaluated. The nature of breed differences over the whole set of exterior signs was revealed. Six exterior signs were used for our analysis, namely, the width of the third tergite, the length of the third tergite, the length of the right-hand front fender, the width of the right-hand front wing, cubital index, and discoidal shift. Breed identification is not a trivial task. Equations for the classification function have been obtained for each breed, which enable one to identify the breed on the basis of total analyzable exterior characteristics. The «wing length» sign was found to significantly divide at least half of the families in both breeds.

Key words: *Apis mellifera carnica*, *Apis mellifera caucasica*, exterior signs, non-parametric discriminant analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Апимониторинг является существенной и перспективной составной частью комплексного биомониторинга загрязнения окружающей среды (Радаев, 2001; Ломаев, Бондарева, 2007; Билалов и др., 2010; Celli, Maccagnani, 2003; Ponikvar et al., 2005; Bogdanov, 2006; Johnson et al., 2010; Lazor et al., 2012). Применение для целей апимониторинга экстерьерных признаков рабочих пчел с учетом их модифика-

ционной изменчивости должно быть основано на корректной процедуре статистического анализа экстерьеров особей и сравнения показателей с требованиями стандарта породы.

В нашей предыдущей работе (Брагазин и др., 2012) проверка внутривидовой однородности семей по экстерьерным признакам не выявила статистически значимых внутрисемейных различий между особями ($p > 0.05$), что позволило рассматривать каждую семью как однородную совокупность. С помощью критерия Крускала – Уоллиса были установлены статистически значимые внутривидовые межсемейные различия экстерьерных признаков рабочих особей медоносной пчелы, представленных двумя породами – *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*.

При использовании экстерьерных признаков в качестве биоиндикационных показателей в процедуре апимониторинга необходимо учитывать такой немаловажный фактор, как их естественная изменчивость. Единицей изменчивости у таких общественных насекомых, как медоносные пчелы, является не популяция, а гораздо более мелкие совокупности – семьи (Алпатов, 1948). Поэтому при изучении внутри- и межсемейной изменчивости необходимо брать пчел из как можно большего количества семей, чтобы составить полное представление о варьировании признака и применимости его в качестве биоиндикационного показателя.

Целью настоящей работы была оценка дискриминирующей роли и вклада каждого из шести анализируемых признаков в межсемейные различия представленных пород медоносных пчел, а также выявление характера различий пород по всему набору указанных экстерьерных признаков с помощью дискриминантного анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пчелы породы *A. m. carnica* были собраны в 2011 г. на племенных пасеках, принадлежащих ФГУ ПППХ «Майкопское». Пчелы породы *A. m. caucasica* были получены в этом же году на пасеках ГНУ «Краснополянская опытная станция пчеловодства» НИИ Пчеловодства РСХА. Обучающие выборки каждой породы были представлены 240 особями рабочих пчел, относящихся к 8 семьям (по 30 особей рабочих пчел из каждой семьи). В выборку породы *A. m. carnica* входили пчелы из семей № 1 – 8. В выборку породы *A. m. caucasica* – из семей № 9 – 16.

Использование чистопородных пчел *A. m. carnica* и *A. m. caucasica* было обусловлено необходимостью установления межсемейной изменчивости признаков на относительно однородном морфологическом материале.

Анализ экстерьерных признаков проводили по шести основным морфометрическим признакам рабочих пчел: ширина 3-го тергита (ШЗТ) – расстояние между выступами 3-го тергита; длина 3-го тергита (ДЗТ), длина правого переднего крыла (ДППК), ширина правого переднего крыла (ШППК), кубитальный индекс (C_i), дискоидальное смещение (положительное дискоидальное смещение (ПДС), нейтральное дискоидальное смещение (НДС), отрицательное дискоидальное смещение (ОДС)).

Все промеры экстерьерных признаков выполнялись по стандартной схеме (Николаенко, 2005; Кривцов и др., 2009; Конусова и др., 2010). Измерения экс-

ОЦЕНКА ВНУТРИ- И МЕЖПОРОДНЫХ РАЗЛИЧИЙ

терьерных признаков производились с помощью стереоскопического микроскопа МБС-9, при этом пользовались окуляром 8× с диоптрийной наводкой со сменной шкалой.

В ходе проверки на нормальность распределения исходных данных экстерьерных признаков, проведённой с помощью критериев Колмогорова – Смирнова, Лиллиефорса и Шапиро – Уилка, выяснилось, что среди большинства семей изучаемых пород нормальному распределению подчинялись только «Кубитальный индекс» и «Ширина 3-го тергита». Ввиду того, что одни и те же нормально распределённые признаки встречались не во всех используемых в анализе выборках, мы воспользовались непараметрическим дискриминантным анализом. Для его проведения был применён модуль GDA (Общие модели дискриминантного анализа) программы STATISTICA 6.1, позволяющий, в том числе, использовать в анализе категориальные переменные.

В ходе дискриминантного анализа использовались следующие статистические критерии: критерий Уилкса и рассчитывающийся на его основе F -критерий значимости, квадраты расстояний Махаланобиса; стандартизованная оценка параметра ($beta$), его уровни значимости; функции классификации.

Под названием «критерий Уилкса» в программе STATISTICA 6.1 следует понимать частную лямбду, являющуюся отношением лямбды Уилкса после добавления соответствующей переменной в модель к лямбде Уилкса до добавления этой переменной. Частная лямбда характеризует единичный вклад переменной в раздельную силу модели и принимает значения в том же интервале, что и лямбда Уилкса (StatSoft, 2012).

Для характеристики близости расположения в евклидовом пространстве друг к другу классов объектов использовали квадрат расстояния Махаланобиса, являющегося расстоянием между центроидами классов объектов.

$Beta$ -коэффициенты позволяют оценивать относительный вклад каждой независимой переменной в предсказание зависимой. Переменные с наибольшими $beta$ -коэффициентами вносят наибольший вклад в дискриминацию. Знаки $beta$ -коэффициентов определяют вектор направленности значений дискриминантной переменной: положительный говорит о возрастании значений рассматриваемой переменной для соответствующего класса объектов, отрицательный свидетельствует об обратном (Халафян, 2007; StatSoft, 2012).

В процессе проведения дискриминантного анализа вычисляются коэффициенты уравнений классификационных функций для каждого класса, которые используются непосредственно для классификации наблюдений. Наблюдение относят к классу объектов, для которого оно имеет наивысшую классификационную оценку (Клекка, 1989; StatSoft, 2012). Верификация полученных уравнений классификационных функций была проведена на основе экзаменационных выборок из каждой породы ($n = 20$), состоящих из пчёл, не включённых в обучающие выборки. Результаты верификации оценивали по отношению количества верно классифицированных объектов к их общему числу, выраженному в процентах. Полученные результаты сравнивали с аналогичными значениями, выдаваемыми программой в виде таблицы «Матрица классификации для анализируемой выборки», составленной по обучающим выборкам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Непараметрический дискриминантный анализ внутривидовых межсезонных различий экстерьерных признаков рабочих пчел пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*. Результаты непараметрического дискриминантного анализа межсезонных различий по шести экстерьерным признакам рабочих пчел, относящихся к породам *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*, приведены в табл. 1.

Таблица 1

Многомерные критерии и уровни значимости по итогам непараметрического дискриминантного анализа межсезонных различий по шести экстерьерным признакам рабочих пчел пород *A. m. carnica* (8 семей, $n = 240$) и *A. m. caucasica* (8 семей, $n = 240$)

Признак	<i>A. m. carnica</i>			<i>A. m. caucasica</i>		
	Критерий Уилкса	<i>F</i>	<i>p</i>	Критерий Уилкса	<i>F</i>	<i>p</i>
Длина 3-го тергита	0.73	11.81	<0.01	0.90	3.62	<0.01
Ширина 3-го тергита	0.84	6.11	<0.01	0.86	5.08	<0.01
Ширина крыла	0.60	21.28	<0.01	0.80	8.31	<0.01
Длина крыла	0.42	43.69	<0.01	0.84	6.18	<0.01
Кубитальный индекс	0.81	7.51	<0.01	0.86	5.14	<0.01
Дискоидальное смещение	0.89	1.97	<0.02	0.76	4.69	<0.01

Анализ экстерьерных признаков рабочих пчел породы *A. m. carnica* показал, что между семьями наблюдалась статистически значимая дискриминация по всем экстерьерным признакам. Семьи больше всего различались по параметрам «Длина крыла» и «Ширина крыла», при этом наибольшей разделительной силой между семьями обладал признак «Длина крыла», так как ему соответствовало наименьшее значение критерия Уилкса.

Непараметрический дискриминантный анализ межсезонных различий пчел породы *A. m. caucasica* показал, что семьи этой породы также имели статистически значимые различия по исходному набору экстерьерных признаков. Но в отличие от *A. m. carnica* для семей породы *A. m. caucasica* наибольшей дискриминирующей силой обладал признак «Дискоидальное смещение».

Анализ квадратов расстояний Махаланобиса между центроидами классов объектов, образованных семьями породы *A. m. carnica*, показал, что незначимые расстояния ($p > 0.05$) наблюдались между центроидами классов семей в следующих парах: 1 и 2; 1 и 6; 4 и 3. Можно заключить, что для этих пяти семей в пространстве шести экстерьерных признаков имеет место сильное перекрытие значений признаков. Это приводит к слабой дискриминации, причём в наименьшей степени отличалась от остальных семей 6. По нашему мнению, эти пять наиболее близких семей являются самыми характерными представителями изучаемой выборки медоносных пчел породы *A. m. carnica*, так как они образуют самое большое количество связей с наименьшими различиями по экстерьерным признакам.

Для породы *A. m. caucasica* статистически значимых различий по квадратам расстояний Махаланобиса между центроидами классов не было обнаружено между семьями 10 и 9, 14 и 16 ($p > 0.05$), следовательно, именно они представляют группу наиболее сходных семей.

ОЦЕНКА ВНУТРИ- И МЕЖПОРОДНЫХ РАЗЛИЧИЙ

Анализ *beta*-коэффициентов, свидетельствующих о том, по каким из имеющихся экстерьерных признаков статистически значимо различаются семьи, показал, что более половины семей породы *A. m. carnica* значимо различались ($p < 0.05$) по признакам «Длина крыла» (7 семей) и «Длина 3-го тергита» (6 семей). Для породы *A. m. caucasica* ключевыми признаками, по которым различались семьи, были «Ширина крыла» (5 семей) и «Длина крыла» (4 семьи).

Таким образом, анализ внутривидовых межсемейных различий пород медоносной пчелы *A. m. carnica* и *A. m. caucasica* с помощью критерия Уилкса выявил статистически значимые различия между семьями обеих пород по всем имеющимся признакам. Однако оценка статистической значимости расстояний между классами объектов с помощью квадрата расстояния Махаланобиса показала, что примерно между половиной семей в обеих породах не наблюдается статистически значимых различий. Последнее говорит о внутривидовой морфологической гетерогенности. При этом, по крайней мере, половина семей в обеих породах хорошо дискриминировалась по признаку «Длина крыла», о чём свидетельствует анализ *beta*-коэффициентов.

Дискриминантный анализ межпородных различий экстерьерных признаков пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*. Чтобы выяснить силу различий между анализируемыми породами, в качестве группирующей переменной в GDA была задана принадлежность к породе. По результатам анализа выяснилось, что породы не различались по признаку «Длина 3-го тергита» (табл. 2), тогда как по всем остальным признакам статистически значимые различия наблюдались. Самый существенный вклад в разделение пород вносил «Кубитальный индекс», что оправдывает его общеизвестную первостепенную важность в породной идентификации медоносных пчёл (Алпатов, 1948; Руттнер, 2006).

Таблица 2

Многомерные критерии и уровни значимости по итогам непараметрического дискриминантного анализа межпородных различий по шести экстерьерным признакам исследуемых пород медоносной пчелы *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*

Признак	Критерий Уилкса	<i>F</i>	<i>p</i>
Длина 3-го тергита	1.00	0.04	<0.85
Ширина 3-го тергита	0.99	4.94	<0.03
Ширина крыла	0.96	18.27	<0.01
Длина крыла	0.97	12.51	<0.01
Кубитальный индекс	0.72	180.86	<0.01
Дискоидальное смещение	0.83	49.70	<0.01

Примечание. Жирным выделены многомерные критерии для признаков, которые вносят статистически значимый вклад в дискриминацию пород.

Оценка расстояния между центроидами классов объектов (пород) с помощью квадрата расстояния Махаланобиса показала их статистическую значимость ($p < 0.05$). Это свидетельствует о том, что в пространстве значений шести экстерьерных признаков их совокупное влияние дискриминирует центроиды изучаемых совокупностей на статистически значимое расстояние друг от друга.

На основе анализа знаков перед статистически значимыми *beta*-коэффициентами (табл. 3) можно сделать вывод о характере различий между породами по каждому из шести признаков. Порода *A. m. carnica* отличалась меньшими значениями признаков «Длина крыла» и «Кубитальный индекс» от соответствующих значений признаков породы *A. m. caucasica*. Последняя имела статистически значимо меньшие значения параметров «Ширина 3-го тергита» и «Ширина крыла» по сравнению с породой *A. m. carnica*.

Таблица 3

Beta-коэффициенты и уровни значимости для шести экстерьерных признаков пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica* по итогам непараметрического дискриминантного анализа межпородных различий

Признак	<i>A. m. carnica</i>		<i>A. m. caucasica</i>	
	<i>beta</i>	<i>p</i>	<i>beta</i>	<i>p</i>
Длина 3-го тергита	0.01	<0.85	-0.01	<0.85
Ширина 3-го тергита	0.08	<0.03	-0.08	<0.03
Ширина крыла	0.16	<0.01	-0.16	<0.01
Длина крыла	-0.12	<0.01	0.12	<0.01
Кубитальный индекс	-0.48	<0.01	0.48	<0.01
Положительное дискоидальное смещение	0.36	<0.01	-0.36	<0.01
Нейтральное дискоидальное смещение	-0.07	<0.04	0.07	<0.04

Примечание. Жирным выделены *beta*-коэффициенты признаков, которые вносят статистически значимый вклад в дискриминацию пород.

Основываясь на анализе *beta*-коэффициентов, можно сделать выводы о некоторых морфологических отличиях рабочих пчёл исследуемых выборок двух пород медоносной пчелы. Рабочие пчелы породы *A. m. carnica* имели более широкие и короткие крылья, более широкие тергиты, им были свойственны меньшие значения кубитального индекса и большее число случаев положительного дискоидального смещения крыла по сравнению с таковыми у *A. m. caucasica*. Для последней породы, напротив, были характерны более вытянутые и длинные крылья, менее широкие тергиты, большие значения кубитального индекса и меньшее число случаев с «положительным» дискоидальным смещением.

С помощью модуля GDA были получены коэффициенты для переменных (признаков) функции классификации (*Y*) для обеих пород и построены уравнения классификационных функций, способных идентифицировать породу пчелы по набору экстерьерных признаков. Уравнения имеют следующий вид:

$$Y_{Carnica} = -2067.26 + 417.95ДЗТ + 51.18ШЗТ + 153.12ШППК + 243.58ДППК + 2.5Ci - 0.64ПДС + 9.53НДС, \quad (1)$$

$$Y_{Caucasica} = -2069.7 + 417.44ДЗТ + 48.62ШЗТ + 144.64ШППК + 247.15ДППК + 2.76Ci - 2.9ПДС + 10.09НДС. \quad (2)$$

Градации «Отрицательное дискоидальное смещение» программа удалила из моделей (1) и (2) для минимизации доли ошибочной классификации.

Верификация функций классификации. Верификация уравнений классификационных функций, способных идентифицировать породу пчелы по набору

ОЦЕНКА ВНУТРИ- И МЕЖПОРОДНЫХ РАЗЛИЧИЙ

экстерьерных признаков, была проведена на основе двух экзаменационных выборок каждой породы ($n = 20$), состоящих из пчёл, ранее не использовавшихся в анализе. Результаты расчетов квадратов расстояний Махаланобиса и апостериорных вероятностей для экзаменационных выборок, полученных с помощью модуля GDA, представлены в табл. 4. Критерием отнесения наблюдения (пчелы) из экзаменационной выборки к той или иной породе является максимальное значение апостериорной вероятности классификации (Халафян, 2007).

Таблица 4

Примеры статистик для наблюдений из экзаменационных выборок при их классификации с помощью модуля GDA ($n = 40$)

Номер наблюдения (пчела)	Квадраты расстояний Махаланобиса		Апостериорные вероятности классификации	
	<i>A. m. carnica</i>	<i>A. m. caucasica</i>	<i>A. m. carnica</i>	<i>A. m. caucasica</i>
481	3.52	12.05	0.986	0.014
482	3.24	13.32	0.994	0.006
483	3.33	8.98	0.944	0.056
484	5.54	12.82	0.974	0.026
485	4.13	16.91	0.998	0.002
486	5.42	15.45	0.993	0.007
487	2.46	9.41	0.970	0.030
520	9.47	5.28	0.110	0.890

В табл. 5 представлены результаты сравнения классификации наблюдений обучающих и экзаменационных выборок, полученных с помощью модуля GDA и уравнений функции классификации.

Таблица 5

Количество верно классифицированных объектов в обучающих
(с помощью модуля GDA) и экзаменационных (с помощью модуля GDA
и уравнений функции классификации) выборках

Породы	Количество правильных классификаций, %		
	Обучающая выборка	Экзаменационная выборка	
	Модуль GDA	Модуль GDA	Уравнение функции классификации
<i>A. m. carnica</i> Pollm.	91	95	90
<i>A. m. caucasica</i> Gorb.	86	90	90

Из табл. 5 видно, что количество верно классифицированных объектов в случае применения модуля GDA и уравнений функций классификации практически одинаково. Это позволяет заключить, что полученные уравнения функций классификации могут быть использованы в качестве инструмента для анализа породной принадлежности рабочих особей медоносных пчёл. Очевидно, что условием применимости этих уравнений является априорная принадлежность классифицируемых объектов (пчел) к одной из двух исследованных пород (*A. m. carnica* и *A. m. caucasica*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение внутривидовых межсемейных и межвидовых различий медоносных пчёл, относящихся к породам *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*, позволило выявить статистически значимую ($p < 0.05$) межсемейную внутривидовую дискриминацию по шести экстерьерным признакам. Установленные факты согласуются с мнением Ф. Рутгнера (2006, с. 134), указывающего, что «...пчелы даже унифицированной семьи имеют большие отклонения в величине кубитального индекса. Самый высокий индекс пчел *A. m. mellifera* и самый низкий – пчёл *A. m. carnica* пересекаются». Для каждой породы были получены уравнения функции классификации, способные на основе совокупности анализируемых признаков экстерьера идентифицировать породу. Следует отметить, что большой внутривидовый межсемейный разброс значений метрических признаков медоносной пчелы может затруднить их использование для апимониторинга. Одним из способов получения объективных биоиндикационных показателей у медоносной пчелы может стать новое направление в морфологии – геометрическая морфометрия, метод, широко использующий возможности современной цифровой техники, позволяющий достичь высокой точности получаемых результатов (Павлинов, Микешина, 2002; Adams, 1999; Klingenberg et al., 2002; Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2004; Slice, 2007), но требующий дополнительных исследований.

Авторы благодарят директора ФГУ ПППХ «Майкопское» С. А. Малькову и зам. директора ГНУ «Краснополянская опытная станция пчеловодства» НИИ Пчеловодства РСХА Е. М. Любимова за представленные образцы пород медоносной пчелы *A. m. carnica* и *A. m. caucasica* и содействие в проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Апатов В. В. Породы медоносной пчелы. М. : Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1948. 183 с.
- Билалов Ф. С., Скребнева Л. А., Латыпова В. З., Мукминов М. Н., Бадрутдинов О. Р. Апимониторинг в системе контроля загрязнения окружающей среды / под ред. Б. И. Колупаева. Казань : Казан. гос. ун-т, 2010. 264 с.
- Брагазин А. А., Радаев А. А., Нижегородцев А. А., Гелашвили Д. Б. Статистический анализ экстерьерных признаков рабочих особей пород медоносной пчелы *Apis mellifera carnica* Pollmann и *Apis mellifera caucasica* Gorbachev // Вестн. Нижегород. ун-та. 2012. № 2 (3). С. 119 – 122.
- Клекка У. Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / пер. с англ. М. : Финансы и статистика, 1989. С. 78 – 138.
- Конусова О. Л., Погорелов Ю. Л., Островерхова Н. В., Рассейкина С. А., Нечитуренко А. О., Воротов А. А., Климова Е. А., Прокотьев А. С. Биологическая и хозяйственная оценка семей медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) в некоторых районах Томской области // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2010. № 1 (9). С. 29 – 41.
- Кривцов Н. И., Сокольский С. С., Любимов Е. М. Серые горные кавказские пчелы. Изд. второе, перераб. и доп. Сочи : Изд-во Россельхозакадемии, 2009. 192 с.
- Ломаев Г. В., Бондарева Н. В. Концепция экологического мониторинга // Пчеловодство. 2007. № 3. С. 10 – 12.
- Николаенко В. П. Племенная работа с пчелами. Ростов н/Д : Изд-во «БАРО-ПРЕСС», 2005. 144 с.

ОЦЕНКА ВНУТРИ- И МЕЖПОРОДНЫХ РАЗЛИЧИЙ

Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 6. С. 473 – 493.

Радаев А. А. Биоэкологические закономерности стабильности развития пчелы медоносной *Apis mellifera* L. и их применение в биомониторинге : дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2001. 107 с.

Руттнер Ф. Техника разведения и селекционный отбор пчел : практическое руководство по выводу пчеломаток и организации отбора и подбора на случайных пунктах / пер. с нем. ; 7-е изд., перераб. М. : АСТ Астрель, 2006. 166 с.

Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. 3-е изд. М. : Бином-Пресс, 2007. 512 с.

Adams D. C. Methods for shape analysis of landmark data from articulated structures // *Evol. Ecol. Res.* 1999. Vol. 1. P. 959 – 970.

Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the «revolution» // *Ital. J. Zool.* 2004. Vol. 71. P. 5 – 16.

Bogdanov S. Contaminants of bee products // *Apidology.* 2006. Vol. 37. P. 1 – 18.

Celli G., Maccagnani B. Honey bees as bioindicators of environmental pollution // *Bul. of Insectology.* 2003. Vol. 56, № 1. P. 137 – 139.

Johnson R. M., Ellis M. D., Mullin C. A., Frazier M. Pesticides and honey bee toxicity – USA // *Apidology.* 2010. Vol. 41. P. 312 – 331.

Klingenberg C. P., Barluenga M., Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry // *Evolution.* 2002. Vol. 56, № 10. P. 1909 – 1920.

Lazor P., Tomáš J., Tóth T., Tóth J., Čéryová S. Monitoring of air pollution and atmospheric deposition of heavy metals by analysis of honey // *J. Microbiology, Biotechnology and Food Sciences.* 2012. Vol. 1, № 4. P. 522 – 533.

Ponikvar M., Šnajder J., Sedej B. Honey as a bioindicator for environmental pollution with SO₂ // *Apidology.* 2005. Vol. 36. P. 403 – 409.

Slice D. E. Geometric Morphometrics // *Annu. Rev. Anthropol.* 2007. Vol. 36. P. 261 – 281.

StatSoft : электронный учебник по статистике / StatSoft Russia. М., 2012. URL: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm> (дата обращения 28.05.2012).

Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., Fink W. L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. San Diego : ELSEVIER Acad. Press, 2004. 444 p.

УДК 581.557.24+581.144.2:582.475

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И ИНТЕНСИВНОСТЬЮ МИКОРИЗАЦИИ У ВСХОДОВ *PINUS SYLVESTRIS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ

Д. В. Веселкин

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

Поступила в редакцию 18.04.11 г.

Связь между размером корневой системы и интенсивностью микоризации у всходов *Pinus sylvestris* в разных условиях. – Веселкин Д. В. – На разных уровнях проанализирована теснота связи между суммарной длиной недетерминированных корней и интенсивностью микоризации корней у всходов сосны обыкновенной в 45 местообитаниях. Между средними значениями признаков в крупных группах местообитаний с разными экологическими режимами установлена отрицательная связь. На индивидуальном уровне, т.е. при анализе отдельных особей, сопряженность между признаками отсутствует.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, адаптация, корни, корневая система, микоризообразование, эктомикориза.

Relation between the root system size and the intensity of mycorrhization in *Pinus sylvestris* seedlings in different conditions. – Veselkin D. V. – The power of relation between the total length of undeterminate roots and the intensity of root mycorrhization of pine seedlings was analyzed in 45 habitats at different levels. A negative relationship was observed between the average values of the signs in large habitat groups with different ecological conditions. On the individual level, when separate individuals are analyzed, there was no relationship between the signs.

Key words: scots pine, adaptation, roots, root system, mycorrhization, ectomycorrhiza.

ВВЕДЕНИЕ

Основным способом модификационных адаптаций растений, т.е. способом приведения собственной структуры в соответствие с условиями окружающей среды, является изменение активности роста уже существующих органов и формирование новых органов (Юрцев, 1986; Нотов, 1999). При этом у многих древесных растений поглощение элементов минерального питания осуществляется симбиотическими органами – эктомикоризами – детерминированными корнями, трансформированными в результате поселения эктомикоризных грибов. Вступление в эктомикоризный симбиоз приводит к изменению физиолого-биохимических параметров состояния растений и, как правило, к их лучшему росту (Шемаханова, 1962; Marx, Bryan, 1975; Cudlin et al., 1983; Ahonen-Jonnarth, Finlay, 2001; Khasa et al., 2001; Chen et al., 2006 и др.). Учитывая существование подобной симбиотической связи, можно считать, что адаптивные реакции деревьев в подземной сфере реализуются двумя способами: автономным (формирование новых корней и их рост) и симбиотическим (трансформация корней в эктомикоризы). Легко интерпретируемым признаком, характеризующим выраженность автономной активнос-

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

ти, является общий размер корневой системы, а в качестве ключевой характеристики выраженности симбиотических адаптаций удобно использовать признак интенсивности микоризации корневых систем – долю трансформированных в эктомикоризы детерминированных корней (Веселкин, 2008, 2010 *a, б*).

Для понимания закономерностей приспособления эктомикоризных растений к почвенным условиям необходимо представлять, во-первых, как соотносятся между собой активности автономных и симбиотических адаптаций и, во-вторых, каковы условия их преимущественного проявления. В настоящей статье предпринята попытка ответить на первый и, отчасти, на второй вопрос. Цель работы: на примере всходов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) исследовать связь (сопряженность) между признаками строения подземных органов, характеризующими выраженность автономных и симбиотических адаптаций всходов в подземной сфере.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Признаки морфологии и микоризации корневых систем определены у всходов сосны обыкновенной, произраставших в естественных и искусственных местообитаниях. Описания условий отбора проб и проведения экспериментов частично опубликованы (Веселкин, 2006, 2009, 2010 *a*; Veselkin et al., 2010). Изучали состояние корневой системы у 4 – 12-месячных всходов сосны обыкновенной из 45 естественных и искусственных местообитаний (выборки) (*n*), полученных в 2004 – 2007 гг. на территории Уральского региона. Возраст всходов в естественных местообитаниях определяли косвенно, предполагая, что прорастание семян происходило в конце мая – начале июня. Сбор растений в большинстве случаев был приурочен к окончанию первого вегетационного сезона (октябрь) – возраст 5 месяцев, или к самому началу второго года развития (май) – возраст 12 месяцев. Всего проанализировано 1496 особей (по 30 – 50 в выборке).

Местообитания объединялись в пять групп (I – V) по особенностям эколого-эдафических условий. I – ненарушенные леса (возраст всходов 5 – 12 мес., *n* = 7); Пригородный район Свердловской области (сосняк наскальный; 2006 г.); Кетовский район Курганской области (сосняк бруснично-мелкотравно-зеленомошный; 2005 г.). II – нарушенные (горелье) леса (12 мес., *n* = 7); Кетовский район Курганской области (сосняк бруснично-мелкотравно-зеленомошный; 2005 г.). III – естественные и искусственные (питомники) нелесные местообитания с глинистыми и суглинистыми почвами (5 – 6 мес., *n* = 9); лесные питомники в Березовском, Сысертском, Ревдинском и Первоуральском районах Свердловской области (2004 г.) и в Кетовском районе Курганской области (2005 г.); естественные местообитания в Пригородном районе Свердловской области (2005 г.). IV – естественные и искусственные нелесные местообитания с торфянистыми почвами (4 – 6 мес., *n* = 5); лесные питомники в Пригородном и Сысертском районах Свердловской области (2004 г.) и естественные местообитания в Пригородном районе Свердловской области (2005 г.). V – вегетационный опыт (5 мес., *n* = 17); сеянцы выращивали в 2007 г. в вегетационных сосудах в теплице на территории Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург) в смеси верхового торфа и песка при разных уровнях добавочного внесения азота (в форме мочевины) и фосфора (двойной суперфосфат)

при оптимальной водообеспеченности; в качестве инокулюма эктомикоризных грибов использовали гумусово-аккумулятивный горизонт дерново-подзолистой почвы сосняка черничного.

После фиксации в 4%-ном растворе формалина у каждой особи определяли: 1) массу надземных органов (стебля и хвои; после высушивания при 105°C в течение 24 ч, мг); 2) сумму длин главного и боковых недетерминированных корней I и II порядков, мм; 3) долю детерминированных корней, трансформированных в эктомикоризы – признак «интенсивность микоризации» корневой системы, %.

Связь между размером корневой системы всходов и успешностью формирования эктомикориз анализировали на нескольких уровнях. Во-первых, оценивали сопряженность признаков у отдельных особей в каждом местообитании (индивидуальная сопряженность). Во-вторых, оценивали связь между средними значениями признаков в отдельных группах местообитаний и между группами местообитаний, принимая за учетную единицу среднее значение признака в выборке или в группе местообитаний. Для проверки статистических предположений использовали непараметрические критерий Краскела – Уоллеса, при описании результатов которого приведены значения критерия (H) с указанием числа степеней свободы и общего количества наблюдений (n) и достигнутый уровень значимости критерия (P). Для характеристики тесноты связи между признаками использовали параметрический коэффициент корреляции Пирсона (r) и непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальная сопряженность. В 8 из 45 проанализированных местообитаний установлены значимые положительные, а в 2 местообитаниях – значимые отрицательные коэффициенты корреляции между длиной корней и интенсивностью микоризации корневых систем особей (рис. 1).

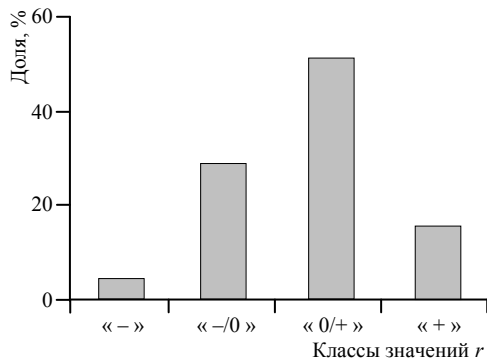


Рис. 1. Частотное распределение значений 45 коэффициентов корреляции (r) между длиной корней и интенсивностью микоризации у отдельных всходов *P. sylvestris* (классы значений r : – – значимые отрицательные ($P < 0.05$); –/0 – незначимые отрицательные; 0/+ – незначимые положительные; + – значимые положительные)

Однако объединенный анализ 45 коэффициентов корреляции свидетельствует, что в среднем связь между размером и микоризацией корневых систем на уровне отдельных особей отсутствует (таблица). Только в нарушенных лесах обсуждаемую связь можно считать слабо положительной, а в остальных группах местообитаний она фактически не проявляется. Во всех пяти рассматриваемых группах местообитаний средние значения коэффициентов корреляции между размером и микоризацией корней одинаковы ($H_{(4; n=45)} = 8.34$, $P = 0.080$).

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Теснота связи между длиной корней и интенсивностью микоризации корневых систем
у отдельных всходов *Pinus sylvestris*

Группы местообитаний	n*	Характеристика**				
		min	q25%	avg	q75%	max
Ненарушенные леса	30–37	+0.02	+0.06	+0.11	+0.16	+0.19
Нарушенные леса	30–46	-0.07	+0.18	+0.26	+0.35	+0.53
Нелесные с глинистыми почвами	30–50	-0.50	-0.09	-0.01	+0.05	+0.38
Нелесные с торфянистыми почвами	30–65	-0.17	-0.04	-0.03	-0.01	+0.10
Вегетационный опыт	30–33	-0.46	-0.04	+0.10	+0.23	+0.55
Все 45 местообитаний	30–65	-0.50	-0.04	+0.09	+0.20	+0.55

Примечание. * Объем выборок – количество наблюдений, на основании которых рассчитаны коэффициенты корреляции; ** минимальные (*min*), соответствующие нижнему (*q25%*) и верхнему (*q75%*) квартилю, средние (*avg*) и максимальные (*max*) значения коэффициентов корреляции Пирсона.

Таким образом, в пределах локальных местообитаний различия размеров корневых систем у отдельных особей всходов сосны не сопряжены устойчивым и закономерным образом с различиями уровня заселенности корней эктомикоризными грибами. Другими словами, у отдельных всходов степени выраженности автономной и симбиотической адаптивных активностей в подземной сфере, во-первых, взаимно не определяют друг друга и, во-вторых, по всей вероятности, каким-либо согласованным образом не зависят от микроразличия факторов среды.

Связь в пределах групп местообитаний. Во всех отдельно рассматриваемых группах местообитаний при изменении средней длины корней в выборке (местообитании) средняя интенсивность микоризации статистически значимо не изменяется (рис. 2, а). Соответствующие оценки тесноты связи имеют следующие значения: ненарушенные леса – $r_s = +0.75$, $P = 0.052$; нарушенные леса – $r_s = +0.32$, $P = 0.482$; нелесные местообитания с глинистыми почвами – $r_s = -0.28$, $P = 0.460$; нелесные местообитания с торфянистыми почвами – $r_s = -0.10$, $P = 0.873$; вегетационный опыт – $r_s = +0.08$, $P = 0.757$.

Вид аппроксимирующих функций, описывающих связь между средней длиной корней и уровнем их микоризации в ненарушенных и нарушенных лесах (см. рис. 2, а), позволяет предполагать, что при увеличении количества наблюдений обсуждаемая связь могла бы стать статистически значимой. Но, основываясь на имеющихся данных, мы вынуждены заключить, что изменения средних размеров корневых систем всходов между отдельными местообитаниями не сопровождаются закономерными изменениями тесноты их связи с эктомикоризными грибами.

Связь между группами местообитаний. В ряду выделенных групп местообитаний «ненарушенные леса» → «нарушенные леса» → «нелесные местообитания» → «вегетационный опыт» возрастает длина корней всходов и снижается успешность формирования эктомикориз. Между крайне различающимися по условиям группами местообитаний – ненарушенными лесами и опытом – средние размеры корневых систем всходов различаются в 5 – 15 раз. В лесах типичная протяженность корневых систем всходов варьирует в диапазоне 100 – 200 мм независимо от того, составляет ли их возраст 5 или 12 месяцев. При выращивании в теплице

це в ходе вегетационного опыта после 5 месяцев развития суммарная длина корней у одной особи достигает 500 – 3000 мм. Средние значения интенсивности микоризации различаются между лесами и опытом в 3 – 30 раз. Независимо от возраста всходов в лесных местообитаниях в микоризы трансформированы 70 – 90% детерминированных корней, а в условиях опыта – лишь 2 – 35%.

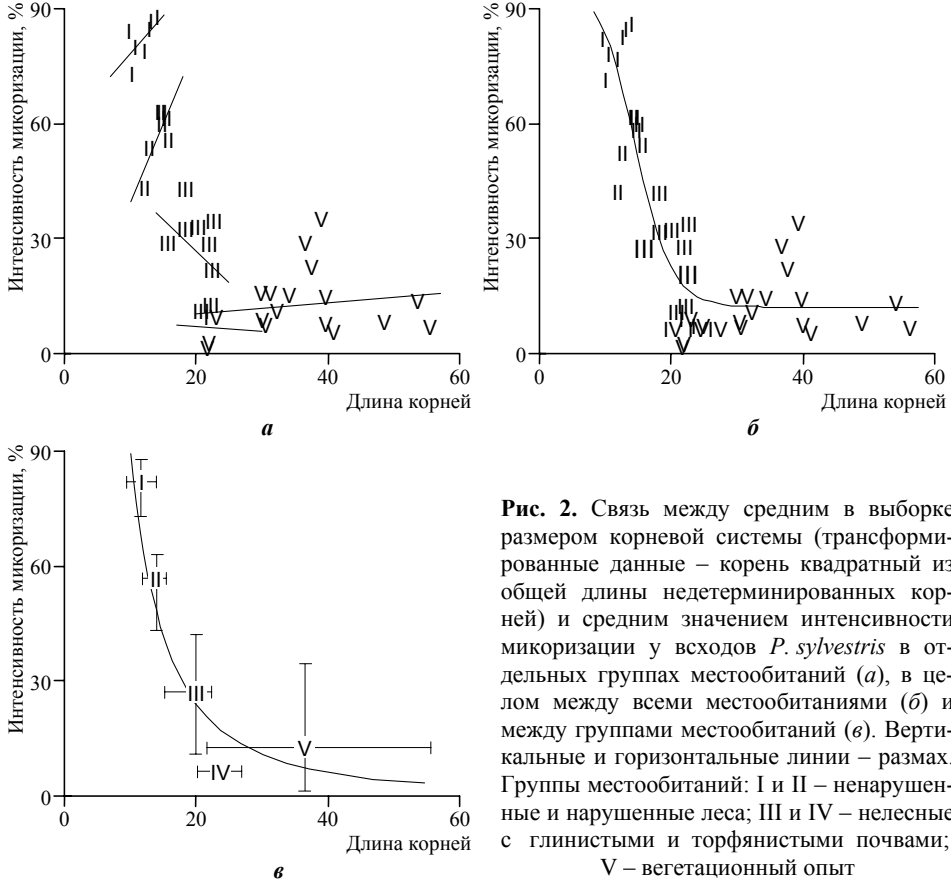


Рис. 2. Связь между средним в выборке размером корневой системы (трансформированные данные – корень квадратный из общей длины недетерминированных корней) и средним значением интенсивности микоризации у всходов *P. sylvestris* в отдельных группах местообитаний (а), в целом между всеми местообитаниями (б) и между группами местообитаний (в). Вертикальные и горизонтальные линии – размах. Группы местообитаний: I и II – ненарушенные и нарушенные леса; III и IV – нелесные с глинистыми и торфянистыми почвами; V – вегетационный опыт

Таким образом, в разных группах местообитаний у всходов преимущественно реализуются разные способы построения поглощающего аппарата: максимальная выраженность автономных адаптаций соответствует минимальной выраженности симбиотических и наоборот (рис. 2, б). В результате при объединенном анализе выборок из всех местообитаний между средним размером корневой системы и средним уровнем микоризации корней наблюдается отрицательная связь. Эта связь не линейна, поскольку при аппроксимации эмпирических точек уравнением логистической функции $R^2 = 0.81$, а для прямой линии $R^2 = 0.45$. Поскольку на

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

уровне особей и отдельных местообитаний связь между размером и уровнем микоризации корней отсутствует, очевидно, что отрицательная сопряженность между этими признаками, наблюдаемая при анализе всех выборок, объясняется различием между группами местообитаний. Поэтому корректно иллюстрирует обсуждаемую зависимость график, представленный на рисунке 2, в (аппроксимация степенной функцией, $R^2 = 0.95$, $P = 0.011$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение проявления признаков, подобные тем, что иллюстрируют зависимости на рисунках 2, в, б, можно интерпретировать как указание на компромиссный характер выраженности автономной и симбиотической адаптивных активностей всходов, что близко к кругу явлений, описываемых термином трейдофф (tradeoff, trade-off – отрицательные корреляции между функциями или признаками организмов) (Berntson, 1994; Cadotte, 2007). Однако мы с осторожностью относимся к такой интерпретации.

Нами рассматриваются особенности строения особей одного вида растения из разных популяций и в разных экологических условиях. Другими словами, анализируется эколого-генетическая изменчивость, корректно вычленив генетическую (межпопуляционную) и экологическую составляющие которой, основываясь на представленных материалах, невозможно. Однако предположение об экологической регуляции проявления признаков-индикаторов автономных и симбиотических адаптаций, на наш взгляд, более обоснованно, чем вероятность генетического закрепления их нормы реакции. Об этом свидетельствуют следующие обстоятельства. В ряду местообитаний «ненарушенные леса» → «нарушенные леса» → «нелесные местообитания» → «вегетационный опыт» увеличивается степень отклонения условий среды от условий сформированных лесных экосистем. При этом происходит снижение напряженности конкуренции всходов с другими растениями и общая оптимизация условий их развития. Это видно по возрастанию средней массы всходов к концу первого – началу второго вегетационного сезона: ненарушенные леса – 37 ± 8 мг; нарушенные леса – 51 ± 5 мг; нелесные местообитания с глинистыми почвами – 70 ± 9 мг; нелесные местообитания с торфянистыми почвами – 113 ± 24 мг; вегетационный опыт – 187 ± 22 мг ($H_{(4; n=45)} = 30.81$, $P < 0.001$). С другой стороны, в силу усиления в анализируемом ряду местообитаний степени отклонения условий от естественных обоснованно также предположение о снижении обилия и разнообразия сообществ эктомикоризных грибов (Danielson, Visser, 1990; Torres, Honrubia, 1997; Bruns et al., 2002; Rudawska et al., 2006), что видно по снижению уровня микоризации корней всходов.

Нам представляется, что отрицательный характер сопряженности между признаками-индикаторами автономных и симбиотических адаптаций, устанавливаемый при анализе выборок из разных групп местообитаний, возникает вследствие наложения независимых ответов на изменение внешних условий со стороны каждого члена симбиосистемы. Увеличение протяженности корней – ответ фитобионта на оптимизацию условий. Происходящее при этом снижение активности микобионтов функционально не связано с уровнем оптимальности условий для развития

всходов, а объясняется или уменьшением обилия пропагул эктомикоризных грибов или снижением их симбиотической активности при снижении уровня сформированности сообществ. Таким образом, по нашему мнению, отрицательный характер сопряженности между выраженностью автономных и симбиотических адаптаций всходов сосны является результатом независимой внешней – средовой или ценотической – регуляции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В контрастных экологических условиях разных местообитаний у ювенильных особей сосны обыкновенной возможен широкий спектр сочетаний между проявлением автономного и симбиотического способов адаптации в подземной сфере. Степень проявления каждого способа адаптации регулируется экологически и функционально не зависит от степени выраженности другого способа. В нарушенных или пионерных местообитаниях, к поселению в которых сосна хорошо преадаптирована (Санников, 1992; Восточноевропейские леса..., 2004), адаптации осуществляются преимущественно автономно. С ростом степени сукцессионной продвинутости вмещающей экосистемы усиливается выраженность симбиотического способа адаптации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веселкин Д. В. Функциональное значение микоризообразования у однолетних сеянцев сосны и ели в лесных питомниках // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. 2006. № 4. С. 12 – 18.
- Веселкин Д. В. Физиологическая и экологическая сопряженность между морфологическими признаками и уровнем микоризации корневых систем всходов сосны обыкновенной // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы Всерос. конф. : в 6 ч. Ч. 1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2008. С. 168 – 171.
- Веселкин Д. В. Влияние уровня обеспеченности азотом и фосфором на структуру биомассы и развитие эктомикориз у всходов сосны обыкновенной // Аграрная Россия. 2009. Спец. вып. С. 53 – 54.
- Веселкин Д. В. Оценка влияния несимбиотических и симбиотических параметров подземных органов на развитие надземных органов всходов *Pinus sylvestris* // Экология. 2010 а. № 6. С. 414 – 419.
- Веселкин Д. В. Способ разделения вкладов несимбиотических и симбиотических параметров подземных органов в развитие надземных органов эктомикоризных растений // Леса России и хозяйство в них / Урал. гос. лесотехн. ун-т. Екатеринбург, 2010 б. Вып. 1 (35). С. 57 – 63.
- Восточноевропейские леса : история в голоцене и современность : в 2 кн. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
- Нотов А. А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60 – 79.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М. : Наука, 1992. 264 с.
- Шемаханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
- Юрцев Б. А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. : Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. С. 9 – 23.

СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Ahonen-Jonnarth U., Finlay R. D. Effects of elevated nickel and cadmium concentrations on growth and nutrient uptake of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings // Plant Soil. 2001. Vol. 236, № 2. P. 129 – 138.

Berntson G. M. Modelling root architecture: are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition? // New Phytologist. 1994. Vol. 127, № 3. P. 483 – 493.

Bruns T., Tan J., Bidartondo M., Szaro T., Redecker D. Survival of *Suillus pungens* and *Amanita franchetii* ectomycorrhizal genets was rare or absent after a stand-replacing wildfire // New Phytologist. 2002. Vol. 155, № 3. P. 517 – 523.

Cadotte M. W. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales // Ecology. 2007. Vol. 88, № 4. P. 823 – 829.

Chen Y. L., Kang L. H., Malajczuk N., Dell B. Selecting ectomycorrhizal fungi for inoculating plantations in south China : effect of *Scleroderma* on colonization and growth of exotic *Eucalyptus globulus*, *E. urophylla*, *Pinus elliotii* and *P. radiata* // Mycorrhiza. 2006. Vol. 16, № 4. P. 251 – 259.

Cudlin P., Mejstřík V., Skoupy J. Effect of pesticides on ectomycorrhizae of *Pinus sylvestris* seedlings // Plant Soil. 1983. Vol. 71, № 1 – 3. P. 353 – 361.

Danielson R. M., Visser S. The mycorrhizal and nodulation status of container-grown trees and shrubs reared in commercial nurseries // Can. J. For. Res. 1990. Vol. 20, № 5. P. 609 – 614.

Khasa P. D., Sidger L., Chakravarty P., Dancik B. P., Erickon L., Curdy D. Mc. Effect of fertilization on growth and ectomycorrhizal development of container-grown and bare-root nursery conifer seedlings // New Forests. 2001. Vol. 22, № 3. P. 179 – 197.

Marx D. H., Bryan W. C. Growth and ectomycorrhizal development of loblolly pine seedlings in fumigated soil infected with fungal symbiont *Pisolithus tinctorius* // For. Sc. 1975. Vol. 21, № 3. P. 245 – 254.

Rudawska M., Leski T., Trocha L. K., Gornowicz R. Ectomycorrhizal status of Norway spruce seedlings from bare-root forest nurseries // For. Ecol. Manag. 2006. Vol. 236, № 2 – 3. P. 375 – 384.

Torres P., Honrubia M. Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest // For. Ecol. Manag. 1997. Vol. 96, № 3. P. 189 – 196.

Veselkin D. V., Sannikov S. N., Sannikova N. S. Specific features of root system morphology and mycorrhiza formation in Scots pine seedlings from burned-out areas // Rus. J. Ecol. 2010. Vol. 41, № 2. P. 139 – 146.

УДК 599.323.4:576.895.1

ГЕЛЬМИНТОФАУНА МЫШЕЙ (*APODEMUS AGRARIUS*, *MUS MUSCULUS*) СЕЛИТЕБНЫХ И МЕЖСЕЛЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

О. Н. Жигилева

Тюменский государственный университет
Россия, 625043, Тюмень, Пирогова, 3
E-mail: zhigileva@mail.ru

Поступила в редакцию 22.10.12 г.

Гельминтофауна мышей (*Apodemus agrarius*, *Mus musculus*) селитебных и межселенных территорий Западной Сибири. – Жигилева О. Н. – У полевой мыши селитебных и межселенных территорий Западной Сибири паразитируют 13 видов гельминтов, это в 2 раза больше по сравнению с домовою. При симпатрическом обитании в одном городе полевая и домовая мыши имеют сходный состав гельминтов. В городских популяциях мышей количество видов паразитических червей меньше, трематоды и скребни отсутствуют, а показатели зараженности нематодами больше, чем в загородных. Состав и структура гельминтофаунистических комплексов мышей разных городов различны.

Ключевые слова: *Apodemus agrarius*, *Mus musculus*, гельминты, зараженность, урбанизация, Западная Сибирь.

Helminthic fauna of mice (*Apodemus agrarius*, *Mus musculus*) in residential and inter-residential territories in Western Siberia. – Zhigileva O. N. – The field mouse inhabiting residential and inter-residential territories of Western Siberia has 13 species of parasitic worms. It is twice as high as the house mouse has. *Apodemus agrarius* and *Mus musculus* are similar in their worm composition when sympatric habitation in the same city. The diversity of parasitic worms in the urban populations of the mice is low; trematodes and acanthocephalan species are absent while the nematode infestation rate is higher than in the countryside. The composition and structure of the helminthic complexes in the mice in different cities are different as well.

Key words: *Apodemus agrarius*, *Mus musculus*, helminthes, infestation, urbanization, Western Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование гельминтофауны синантропных и полусинантропных грызунов имеет важное практическое значение, поскольку эти виды являются резервуарами природно-очаговых инвазий и могут служить источниками заражения человека и домашних животных некоторыми гельминтами. Большая эпидемиологическая и эпизоотическая роль синантропных грызунов определяется особенностями их биологии – наиболее тесными связями с человеком при одновременной возможности контакта с природными очагами. Заселяя в годы массовых размножений практически все доступные природные биоценозы, тесно контактируя с другими дикими и синантропными животными, домовые мыши способны формировать высокий эпизоотийный потенциал в природных очагах (Русев, Дашевская, 2011).

С точки зрения экологии паразитов городская среда имеет ряд особенностей – отсутствие условий для реализации сложных жизненных циклов некоторых видов червей, упрощенные и видоизмененные трофические связи хозяев, их скученность, стрессированность, что неизбежно влечет изменение паразитофауны и уровня зара-

жённости животных. В антропогенных экологических нишах формируется специфический комплекс гельминтов (Шималов, 2002). Урбанизация способствует формированию потенциально напряженных очагов природных инфекций (Иванова, 2009). В связи с этим гельминтофауна синантропных видов грызунов может использоваться в качестве модели для изучения закономерностей трансформации паразито-хозяйинных отношений в видоизмененных человеком экосистемах.

Цель исследования – сравнить состав гельминтов и показатели зараженности двух видов мышей при их обитании в разных городах и межселенных территориях Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили результаты неизбирательного отлова мелких млекопитающих, проведенных в 1998 – 2011 гг. Всего изучено 725 особей мышей, в том числе: 129 – *Mus musculus* Linnaeus, 1758 и 596 – *Apodemus agrarius* Pallas, 1778. Отлов *M. musculus* производился на территориях городов Тюмени ($n = 105$) и Сургута ($n = 24$). Полевая мышь отловлена в 6 местностях: г. Тюмень ($n = 345$), окрестностях оз. Кучак Нижнетавдинского района ($n = 37$), г. Ишим ($n = 131$), пос. Синицино ($n = 39$), дер. Журавли ($n = 4$), пос. Сладково ($n = 40$). Последние четыре пункта находятся в зоне лесостепи, где отлов грызунов проводили на сельскохозяйственных полях, залежах разной давности и целинных участках. В окрестностях оз. Кучак (подзона подтайги) для отлова использовали сходные типы открытых местообитаний и смешанный лес. В г. Тюмень отлов мышей производили на восьми участках: вблизи базы отдыха Верхний Бор, на территории Текутьевского кладбища, Гилевской рощи, Заречного микрорайона, в пойме р. Тура, лесном массиве возле ТЭЦ-2, окрестностях оз. Цимлянское и пос. Московский. В Сургуте – в пойме р. Сайма.

Все разнообразие экологических условий сгруппировано в пять типов зон в соответствии с классификацией, предложенной А. П. Демидовичем (2006) для исследования комплексов грызунов нарушенных территорий Сибири. К 1-му классу «природно-антропогенные, слабо нарушенные ландшафты» отнесли рекреационную зону, которая включает ландшафты за городской чертой, где нет крупных жилых массивов и прямого воздействия промышленных предприятий и сохранились лесные массивы, в которых расположены санатории, парки, лагеря (турбаза Верхний Бор); ко 2-му классу «нарушенные ландшафты», в настоящее время практически не используемых человеком и восстанавливающихся, отнесены крупные лесопарковые массивы в черте города (Гилевская роща, Текутьевское кладбище); к 3-му классу «трансформированные ландшафты» с господствующими производными сообществами отнесена зона городских пустошей (пойма р. Тура), а также городских окраин (окрестности оз. Цимлянское, ТЭЦ-2); к 4-му классу «собственно антропогенные ландшафты» отнесены сельскохозяйственные угодья в районе пос. Московский; к 5-му классу «техногенные ландшафты» отнесена селитебная зона – плотно застроенные жилые кварталы (Заречный микрорайон).

Гельминтологические исследования млекопитающих проводили по руководству В. М. Ивашкина с соавторами (1971). При определении видов паразитов ру-

ководствовались определителями (Рыжиков и др., 1978; 1979) и специальными работами. Рассчитывали стандартные показатели зараженности: экстенсивность инвазии (prevalence – P) – число заражённых особей по отношению к числу исследованных, %; интенсивность инвазии (median intensity – Im), индекс обилия (ИО) – число паразитов, приходящихся на одну исследованную особь хозяина; индекс видового разнообразия Шеннона – Винера (H), индекс доминирования Бергера – Паркера (d), индекс сходства Жаккара (C_j) видового состава гельминтов, константу негативного биномиального распределения (НБР) (k) (Аниканова и др., 2007) и индекс агрегированности паразитов (Index of Discrepancy – D), показывающий степень несоответствия распределения паразитов по хозяевам от равномерного заражения всех особей (Poulin, 1993). Экстенсивность инвазии сравнивали по критерию Хи-квадрат (χ^2) и точному критерию Фишера (F), интенсивность инвазии – с использованием медианного теста. Статистическую обработку проводили с использованием компьютерной программы Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В популяциях мышей установлено паразитирование 15 видов гельминтов, включая 8 видов нематод, 4 – цестод, 2 – трематод и 1 вид скребней (табл. 1). Домовая мышь инвазирована 7 видами гельминтов, полевая – 13. В гельминтофауне мышей обычны нематоды родов *Syphacia* и *Heligmosomoides*, которые доминируют у мышей и в других частях их ареалов (Fuentes et al., 2004; Ferrari, 2005; Landaeta-Aqueveque et al., 2007; Kataranovski et al., 2008; Milazzo et al., 2010). Нематоды *Heligmosomoides polygyrus* Dujardin, 1845 составляют ядро гельминтофауны мышей, играют большую роль в формировании сообщества гельминтов, изменяя восприимчивость хозяев к другим видам паразитических червей (Behnke et al., 2005, 2009; Ferrari et al., 2009), оказывая на них иммуносупрессорное действие (Jackson et al., 2009), а также манипулируя их поведением (Brown et al., 1994; Heitman et al., 2003).

Половозрелые и личиночные формы цестод встречаются относительно редко, трематоды р. *Plagiorchis* (*Plagiorchis eutamiatis* Schulze, 1932 и *Plagiorchis elegans* Rudolphi, 1802) – неспецифичные паразиты мышей, скребни (*Moniliformis moniliformis* Bremser, 1811) регистрируются спорадически. Такой состав гельминтов связан с особенностями экологии и питания мышей, для которых характерен тесный контакт с почвой и преобладание растительных кормов, при потреблении которых и происходит случайное заглатывание личинок и яиц нематод – геогельминтов (Кириллова, 2012).

Большее таксономическое разнообразие гельминтов полевой мыши (нематоды, цестоды, трематоды, скребни) по сравнению с домашней (нематоды, цестоды) обусловлено эвритопностью и всеядностью первого вида и указывает на наличие в его рационе беспозвоночных животных – промежуточных и резервуарных хозяев гельминтов. Наличие личинок цестод *Hydatigera taeniaeformis* Batsch, 1786 у полевой мыши г. Тюмень указывает на участие этого вида в циркуляции паразитов хищных млекопитающих (Кириллова, Кириллов, 2008).

Таблица 1

Показатели заражённости (экстенсивность инвазии/индекс обилия) мышей селитебных территорий Сибири

Вид гельминта	<i>A. agrarius</i>						<i>M. musculus</i>	
	Ишим	Синицыно	Журавли	Сладково	Н. Тавда	г. Тюмень	г. Тюмень	г. Сургут
Нематоды								
<i>S. stroma</i>	–	–	–	–	–	3.2/0.3	13.2/2.1	–
<i>S. montana</i>	–	–	–	–	–	–	–	4.2/0.7
<i>S. agrarius</i>	–	–	–	–	–	13.3/0.6	–	–
<i>S. obvelata</i>	1.9/0.09	17.5/3.8	50/1.5	25/1.0	–	16.7/6.2	27.3/1.5	–
<i>Syphacia</i> sp.	–	–	–	–	–	10.0/0.1	–	–
<i>H. polygyrus</i>	1.9/0.02	–	–	2.7/0.03	–	20.0/2.4	–	–
<i>H. laevis</i>	–	–	–	–	–	66.7/19.6	4.0/0.5	8.3/8.3
<i>H. orientalis</i>	–	–	–	–	–	26.7/2.2	–	–
Цестоды								
<i>H. taeniaeformis</i> (larv.)	–	–	–	–	–	5.0/0.09	16.0/0.3	–
<i>R. straminea</i>	–	–	–	–	–	–	–	4.2/0.04
<i>R. microstoma</i>	3.7/0.37	5.0/1.3	–	2.7/0.03	–	3.3/0.03	–	–
<i>Hymenolepis</i> sp.	–	–	–	–	4.5/0.18	4.8/0.15	1.6/0.01	–
Трематоды								
<i>P. eutamias</i>	0.09	7.5/0.08	–	–	4.5/0.05	–	–	–
<i>P. elegans</i>	–	–	–	2.7/0.03	–	–	–	–
Скребни								
<i>M. moniliformis</i>	–	–	–	–	4.5/0.14	–	–	–

У мышей урбанизированных территорий особенно велико обилие и разнообразие паразитических нематод, встречаются цестоды, имеющие эпизоотическое значение – *H. taeniaeformis* и гименолепидиды *Rodentolepis straminea* Goeze, 1782, *Rodentolepis microstoma* (Dujardin, 1845) Spasskii, 1954. Последние два вида могут иметь и эпидемическое значение (Macnish et al., 2003). Трематоды и скребни в городских популяциях мышей не обнаружены, что связано с неподходящими условиями для реализации жизненных циклов гельминтов ввиду отсутствия промежуточных хозяев и особенностями питания окончательных.

Показатели зараженности гельминтами мышей в городе значительно превышают таковые в сельской местности и фоновых территориях. Экстенсивность инвазии отдельными видами нематод полевых мышей г. Тюмень в отдельные годы достигает 67% при индексах обилия до 19 червей на одно животное. В загородных популяциях эти показатели равны 2 – 17% и не более 4 гельминтов на особь. Более высокие показатели зараженности городских популяций мышей по сравнению с загородными отмечают и другие авторы (Тимошенко, Жигилева, 2006; Черноусова, Петренко, 2010; Быкова, Гашев, 2011). Аналогичные изменения – снижение видового разнообразия и увеличение показателей встречаемости отдельными видами гельминтов – наблюдаются в условиях островной изоляции хозяев (Кириллова, Кириллов, 2009).

При симпатрическом обитании в одном городе домовая мышь заражается теми же видами гельминтов, что и полевая. Индекс сходства Жаккара видового состава гельминтов при симпатрическом обитании в одном городе у двух видов мы-

шей составляет 0.5. В то же время состав видов гельминтов домовых мышей городов Сургут и Тюмень различается. У домашней мыши в г. Тюмень паразитируют нематоды *Syphacia stroma* Linstow, 1884, *Syphacia obvelata* Rudolphi, 1802, *Heligmosomoides laevis* Dujardin, 1845 и цестоды *Hymenolepis* sp., в г. Сургут – *Syphacia montana* Yamaguti, 1943 и цестоды *R. straminea*. Индекс сходства Жаккара видового состава гельминтов домашней мыши двух городов составляет 0.14. Это отражает специфику гельминтофаунистических комплексов синантропных видов разных городов и может свидетельствовать о независимом формировании популяций домовых мышей городов Тюмени и Сургута.

В урбанизированной среде по мере роста степени антропогенного преобразования местообитаний наблюдается закономерное изменение состава гельминтов и количественных показателей инвазии (табл. 2). При сопоставимых объемах выборок хозяев в градиенте урбанизации сокращается количество высших таксонов гельминтов. Если в природно-антропогенных местообитаниях встречаются все 4 класса (трематоды, цестоды, нематоды и скребни), то в нарушенных – только 3 (исключаются скребни), в трансформированных и собственно антропогенных – 2 (цестоды и нематоды), а в техногенных – исчезают и нематоды, по-видимому, из-за отсутствия условий для развития яиц и личинок в антропогенных почвах. Видовое богатство паразитических червей в градиенте урбанизации меняется нелинейно, наблюдается два пика: первый – в нарушенных местообитаниях, второй – в собственно антропогенных. Эти два пика совпадают с экологическим оптимумом двух видов хозяев. В нарушенных местообитаниях (лесопарковая зона города) доминирует по численности среди грызунов полевая мышь. Домашняя мышь в местообитаниях первого и второго типов отсутствует, начинает встречаться в местообитаниях третьего типа, в собственно антропогенных (тип 4) – доминирует.

Таблица 2

Паразитологические показатели популяций мышей местообитаний с разной антропогенной нагрузкой

Показатель	1 Природно-антропогенные	2 Нарушенные	3 Трансформированные	4 Собственно антропогенные	5 Техногенные
<i>n</i> хозяев*	41/0	96/0	111/7	51/89	52/7
Кол-во видов гельминтов	5	10	5	7	2
Кол-во классов гельминтов	4	3	2	2	1
<i>H</i>	0.55	0.98	1.04	1.37	0.67
<i>d</i>	0.92	0.76	0.57	0.38	0.6
Доминанты	<i>Heligmosomoides</i>		<i>Rodentolepis</i>	<i>Syphacia</i>	<i>Hymenolepis</i>
<i>P</i> , %	17.1	15.5	12.5	26.1**	5.8
<i>I</i>	1–7	1–15	1–21	1–13	1–4
<i>Im</i>	3	5	3.5	5.5	4
<i>D</i>	0.934	0.894	0.927	0.820	0.937
<i>k</i>	0.044	0.058	0.045	0.115	–

Примечание. * *A. agrarius* / *M. musculus*, ** достоверно больше по сравнению с зонами 3 и 5 ($P < 0.05$).

Индексы видового разнообразия паразитических червей с увеличением степени урбанизации (1 – 4) увеличиваются, а индексы доминирования – уменьшаются,

в техногенной зоне (тип 5) видовое разнообразие резко сокращается. Также наблюдается перестройка структуры сообщества гельминтов – в природно-антропогенных и восстанавливающихся местообитаниях доминируют нематоды р. *Heligmosomoides*, в собственно антропогенных – нематоды р. *Syphacia*, высокая заражённость которыми может поддерживаться путем аутоинвазии. В трансформированных и техногенных местообитаниях преобладают гименолепидидные цестоды *R. microstoma*. Хотя их жизненный цикл в норме протекает с участием промежуточных хозяев – жуков (Voge, 1964), есть указания на прямое развитие этого вида червей у хозяев с подавленным иммунитетом (Andreassen et al., 2004) подобно тому, как происходит жизненный цикл близкого вида – *R. straminea* (Heuneman, 1953).

Распределение гельминтов в популяции хозяина, как правило, подчиняется закону негативного биномиального распределения (Аниканова и др., 2007). В этом случае большая часть хозяев имеет небольшое число паразитов, а единичные особи хозяина имеют высокую заражённость. Этот тип распределения характеризует устойчивое взаимодействие популяции паразита и хозяина, при котором хозяин контролирует выживаемость паразитов. Во всех зонах города, за исключением техногенной, распределение паразитов в популяциях мышей соответствует модели НБР. В собственно антропогенной зоне на фоне увеличения экстенсивности инвазии гельминтов наблюдается их более равномерное распределение по хозяевам, о чем свидетельствует уменьшение показателя D и повышение $-k$ (см. табл. 2). Отклонение от НБР может быть связано с ослаблением коллективного иммунитета и превышением паразитарной нагрузки на популяцию хозяина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гельминтофауна городских популяций мышей демонстрирует закономерности, характерные для островных популяций – сокращение видового богатства за счет выпадения отдельных таксономических групп гельминтов, увеличение численности некоторых видов, случайный набор видов червей отдельных ключевых участков и значительные отличия видового состава гельминтов одного и того же вида хозяев разных городов. В условиях скученности и стрессированности грызунов улучшаются условия циркуляции гельминтов с простыми жизненными циклами, в том числе с высокой вероятностью аутоинвазии. Наибольшее видовое богатство и разнообразие гельминтов наблюдается в условиях экологического оптимума вида хозяина: для полевой мыши это трансформированные местообитания (лесопарковая зона города), для домовая – собственно антропогенные (частный сектор, дачные поселки, зернохранилища).

Автор благодарит А. Ю. Левых, Н. А. Сазонову, О. А. Хританько, П. В. Тимошенко, С. Р. Хабирову, О. Ю. Фазлину, Е. М. Бетехтину, в разные годы принимавших участие в отловах грызунов.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009 – 2013 гг. (госконтракт № П1712).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск : Изд-во Карельск. науч. центра РАН, 2007. 145 с.
- Быкова Е. А., Гашев С. Н. Особенности гельминтофауны синантропных грызунов урбоценозов Узбекистана // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1(5). С. 1057 – 1060.
- Демидович А. П. Антропогенная трансформация сообществ грызунов как компонента паразитарных систем // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. 2006. Т. 48, № 2. С. 28 – 33.
- Иванова Н. В. Роль мелких млекопитающих в очагах природных инфекций на антропогенно трансформированной территории юго-востока Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2009. 21 с.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М. : Наука, 1971. 124 с.
- Кириллова Н. Ю. Гельминтофауна млекопитающих Самарской Луки. Сообщение 2. Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pall.) (Rodentia, Muridae) // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. 2012. Т. 21, № 3. С. 143 – 147.
- Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Экологический анализ цестод (Cestoda) мышевидных грызунов Самарской Луки // Поволж. экол. журн. 2008. № 1. С. 20 – 28.
- Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Влияние островной изоляции на паразитофауну мышевидных грызунов // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. 119 – 126.
- Рыжиков К. Н., Гвоздев Е. В., Токобаев М. Н., Шалдыбин Л. С., Мацаберидзе Г. В., Меркушева И. В., Надточий Е. В., Хохлова И. Г., Шарпило Л. Д. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР : цестоды и трематоды. М. : Наука, 1978. 232 с.
- Рыжиков К. Н., Гвоздев Е. В., Токобаев М. Н., Шалдыбин Л. С., Мацаберидзе Г. В., Меркушева И. В., Надточий Е. В., Хохлова И. Г., Шарпило Л. Д. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР : нематоды и акантоцефалы. М. : Наука, 1979. 279 с.
- Русев И. Т., Дашевская Е. И. Паразитофауна курганчиковых мышей и их гнезд в двух природных очагах туляремии северо-западного причерноморья // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2011. Вып. 5. С. 134 – 140.
- Тимошенко П. В., Жигилева О. Н. Биологическое разнообразие грызунов и их гельминтов в заказнике «Рафайловский» и г. Тюмени // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. № 7. С. 78 – 84.
- Черноусова Н. Ф., Петренко В. И. Сезонная динамика интенсивности гельминтной инвазии мелких млекопитающих зеленых зон городской черты г. Екатеринбурга // Аграрный вестн. Урала. 2010. № 8 (74). С. 42 – 45.
- Шималов В. В. Гельминтофауна мелких грызунов (Mammalia: Rodentia) берегов каналов на мелиорированных территориях // Паразитология. 2002. № 3. С. 247 – 253.
- Andreassen J., Ito A., Ito M., Nakao M., Nakaya K. *Hymenolepis microstoma*: direct life cycle in immunodeficient mice // J. Helminthol. 2004. Vol. 78. P. 1–5.
- Behnke J. M., Gilbert F. S., Abu-Madi M. A., Lewis J. W. Do the helminth parasites of wood mice interact? // J. Animal Ecology. 2005. Vol. 74, № 5. P. 982 – 993.
- Behnke J. M., Eira C., Rogan M., Gilbert F. S., Torres J., Miquel J., Lewis J. W. Helminth species richness in wild wood mice, *Apodemus sylvaticus*, is enhanced by the presence of the intestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus* // Parasitology. 2009. Vol. 136. P. 793 – 804.
- Brown E. D., Macdonald D. W., Tewand T. E., Todd I. A. *Apodemus sylvaticus* infected with *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in an arable ecosystem: epidemiology and effects of infection on the movements of male mice // J. Zool. 1994. Vol. 234. P. 623 – 640.
- Ferrari N. Macroparasite transmission and dynamics in *Apodemus flavicollis* : thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy / School of Biological and Environmental Sciences of University of Stirling. Stirling, 2005. 166 p.

ГЕЛЬМИНТОФАУНА МЫШЕЙ (*APODEMUS AGRARIUS*, *MUS MUSCULUS*)

Ferrari N., Cattadori I. M., Rizzoli A., Hudson P. J. *Heligmosomoides polygyrus* reduces infestation of *Ixodes ricinus* in free-living yellow-necked mice, *Apodemus flavicollis* // Parasitology. 2009. Vol. 136. P. 305 – 316.

Fuentes M. V., Sáez S., Trelis M., Muñoz-Antolí C., Esteban J. G. The helminth community of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia, Muridae) in the Sierra de Gredos (Spain) // Arxius de Miscel·lània Zoològica. 2004. № 2. P. 1 – 6.

Heitman T. L., Koski K. G., Scott M. E. Energy deficiency alters behaviours involved in transmission of *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in mice // Can. J. Zool. 2003. Vol. 81. P. 1767 – 1773.

Heyneman D. Auto-reinfection in white mice resulting from infection by *Hymenolepis nana* // J. Parasitol. 1953. Vol. 39, № 1. P. 28 – 32.

Jackson J. A., Friberg I. M., Bolch L., Lowe A., Ralli C., Harris P. D., Behnke J. M., Bradley J. E. Immunomodulatory parasites and toll-like receptor-mediated tumour necrosis factor alpha responsiveness in wild mammals // BMC Biology. 2009. Vol. 7. P. 16 – 28.

Kataranovski D. S., Vukicević-Radic O. D., Kataranovski M. V., Radovic D. L., Mirkov I. I. Helminth fauna of *Mus musculus* Linnaeus, 1758 from the suburban area of Belgrade, Serbia // Arch. Biol. Sci. 2008. Vol. 60, № 4. P. 609 – 617.

Landaeta-Aqueveque C. A., Robles M. D. R., Cattán P. E. The community of gastrointestinal helminthes in *Mus musculus*, in Santiago, Chile // Parasitol. Latinoam. 2007. Vol. 62. P. 165 – 169.

Macnish M. G., Ryan U. M., Behnke J. M., Thompson R. C. A. Detection of the rodent tapeworm *Hymenolepis* (= *Rodentolepis*) *microstoma* in humans: a new zoonosis? // Intern. J. Parasitol. 2003. Vol. 33. P. 1079 – 1085.

Milazzo C., Di Bella C., Casanova J. C., Ribas A., Cagnin M. Helminth communities of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) on the river Avena (Calabria, Southern Italy) // Hystrix It. J. Mamm. (n.s.). 2010. Vol. 21, № 2. P. 171 – 176.

Poulin R. The disparity between observed and uniform distributions : a new look at parasite aggregation // Intern. J. Parasitol. 1993. Vol. 23. P. 937 – 944.

Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. 2000. Vol. 86. P. 228 – 232.

Voge M. Development of *Hymenolepis microstoma* (Cestoda : Cyclophyllidea) in the intermediate host *Tribolium confusum* // J. Parasitol. 1964. Vol. 50. P. 77 – 80.

УДК 597.551.2:591.13(262.81)

ПИТАНИЕ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕГО КАСПИЯ

З. С. Курбанова, А. К. Устарбеков, З. М. Курбанов

*Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН
Россия, 367000, Дагестан, Махачкала, М. Гаджиева, 45
E-mail: Ustarbekov47@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.10.12 г.

Питание молоди некоторых видов рыб в западной части Среднего Каспия. – Курбанова З. С., Устарбеков А. К., Курбанов З. М. – Проведены исследования питания молоди некоторых видов рыб в западной части Среднего Каспия в зависимости от возраста, сезона года и района исследований. Установлено, что в пищевом рационе молоди насчитывается до 50 представителей зоопланктона. Среди кормовых объектов наиболее многочисленными были ракообразные, затем черви и моллюски.

Ключевые слова: Каспийское море, молодь, карповые рыбы, питание, кормовые объекты.

Nutrition of some fish species fry in the western part of the middle Caspian Sea. – Kurbanova Z. S., Ustarbekov A. K., and Kurbanov Z. M. – The nutrition of some fish species fry was studied in the western part of the middle Caspian Sea as depends on age, season, and survey area. 50 zooplankton species were revealed in the fry diet. Crustaceans, worms, and mollusks were the most abundant food objects.

Key words: Caspian Sea, fry, carp, nutrition, diet.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение питания рыб является одним из элементов разработки вопросов биологической продуктивности и трансформации энергии в водоёме. Экология и количественные закономерности питания молоди рыб – это важная составная часть общей проблемы повышения продуктивности водоёма. Кроме того, процессы взаимовлияния среды обитания, сообщества кормовых организмов и рыб имеют общебиологическое значение. В процессе проведения настоящих исследований был сделан акцент на анализ характера питания молоди некоторых промысловых видов рыб в зависимости от сезона года, возрастных особенностей и места обитания их в западной части Среднего Каспия.

Дагестанское побережье, занимающее значительную часть западного Каспия, является важным рыбохозяйственным районом. Благодаря благоприятным гидрологическим и гидрохимическим параметрам среды, оптимальным газовому и температурным режимам, а также обширным и богатым пастбищным угодьям эта акватория является местом интенсивного нагула молоди промысловых рыб.

Вместе с тем имеющиеся данные относительно питания и пищевых взаимоотношений рыбного населения, степени использования ими кормовых ресурсов Дагестанского района Каспия весьма малочисленны и отрывочны. Известны лишь несколько работ, посвященных этому вопросу (Демин, 1938, 1962; Шорыгин, 1952;

ПИТАНИЕ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ

Алигаджиев, 1964; Азизова, 1965; Желтенкова, 1967; Дворников, 1999; Дворников, Устарбеков, 2001). Сведения о питании молоди рыб западной части Среднего Каспия в литературе отсутствуют. В связи с этим возникла необходимость изучить вопросы питания молоди некоторых промысловых видов рыб Дагестанского побережья Каспийского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для наших исследований был собран в 2009 – 2011 гг. по всему Дагестанскому побережью Каспия с помощью 15-футового трала со вставкой в кутце из 8 мм килечной дели, 15-метровой мальковой волокуши со вставкой в кутце из газа № 14. Часть материала была получена в районе сельдяных и килечных промыслов (район 5-Ногайца и пос. Берикей). Вид пищи, степень переваренности, размер жертвы вычисляли по заранее составленным таблицам (Фортулатова, Попова, 1973; Методическое пособие по изучению питания..., 1974), также высчитывали вес добычи. Видовую принадлежность беспозвоночных устанавливали по Атласу беспозвоночных Каспийского моря (1968). Молодь рыб определяли по методике А. Ф. Коблицкой (1981), суточные рационы рассчитывали по А. В. Коган (1967) и М. И. Тарвердиевой (1968), наблюдения по экологии поведения молоди рыб проводили по Д. С. Павлову (1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Карповые рыбы в западной части Среднего Каспия представлены 24 родами полупроходных видов рыб. Сбор мальков для исследований проводили в 2009 – 2011 гг. в устьевых районах рек Терек, Сулак, Самур, а также по всему участку Дагестанского участка Каспия (рисунок).

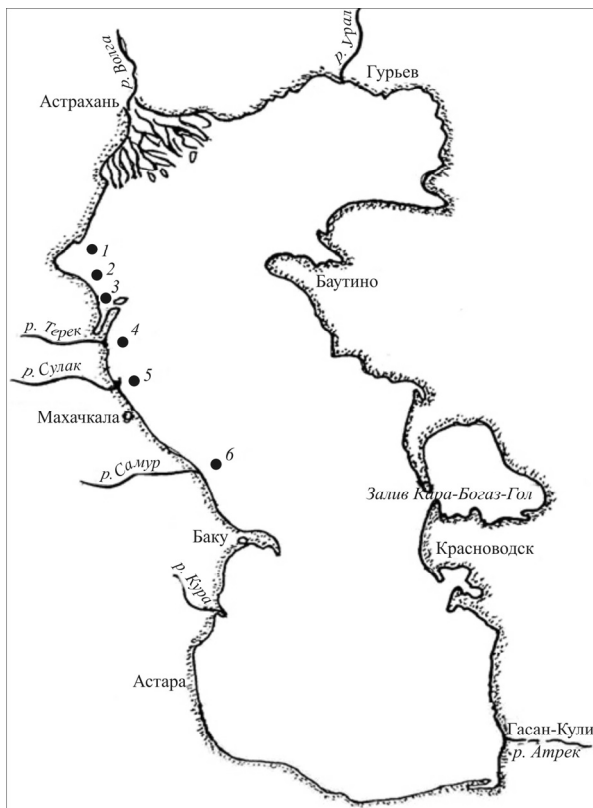
Наблюдавшиеся за последние десятилетия поднятие, а затем и понижение уровня моря, появление в Каспии пищевого конкурента рыб гребневика – *Mnetiopsis leidyi* – несомненно отразились на качестве и количестве потребляемого корма молодью ценных промысловых видов рыб.

Основная масса полупроходных рыб нерестится в Кизлярском заливе, расположенном в юго-восточной части Северного Каспия. Он представляет собой мелководье с глубинами от 0.5 до 6 м (средняя глубина 3.5 м). Полуопресненная вода с концентрацией соли 0.1 – 6‰, хорошая прогреваемость воды в период нереста рыб, илесто-песчаные грунты, заросшие водной растительностью, служат хорошим нерестовым субстратом для фитофильных рыб. Другим участком, где карповые повсеместно находят благоприятные условия для воспроизводства и последующего нагула, является Крайновское побережье. Оно простирается на 55 км от Суюткиной Косы до Старого Терека с охватом акваторий островов Чечень, Яичный, банок Кара-Мурза, сбросных коллекторов К-6, К-8, рыбоходного канала № 4 и Лопуховского канала. Не менее важным районом воспроизводства и нагула карповых рыб являются устьевые зоны дагестанских рек Терек, Сулак и Самур.

В научно-исследовательских уловах на р. Терек до открытия прорези в 1977 г. отмечалась молодь 7 видов рыб, в 1978 г. их насчитывалось уже 12, а в настоящее

время зарегистрировали более 30. Из карповых в 2010 г. наиболее многочисленным видом являлась вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jakowlew, 1870), на долю которой приходилось 9% от общей массы рыб, 7% составил сазан (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758), лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) – 5% и в незначительных количествах отмечались язь (*Leuciscus idius* Linnaeus, 1758), краснопёрка (*Scardinius erythrophthalmus* Linnaeus, 1758), линь (*Tinca tinca* Linnaeus, 1758), густера (*Blicca bjoerkna* Linnaeus, 1758), карась (*Carassius carassius* Linnaeus, 1758) и др. В устьевых участках р. Сулак вобла составила 9.5%, растительноядные рыбы – 6.2%. В южном Дагестане основным районом воспроизводства рыбных запасов и формирования ихтиофауны является р. Самур с системой речек Кара-Су и акваторией морского шельфа. В 2010 г. в устье Самура было отмечено 29 видов молоди рыб, в том числе сазан, вобла, лещ, кутум (*Rutilus frisii kutum* Kamensky, 1901), жерех (*Aspius aspius* Linnaeus, 1758), шемая (*Chalcalburnus chalcoides chalcoides* Guldenstadt, 1772), густера, чехонь (*Pelecus cultratus* Linnaeus, 1758), краснопёрка. В этом регионе доминирующим видом был каспийский усач (*Barbus brahycephalus caspius* Berg, 1914) (19.3%), полупроходные виды сазан, лещ и вобла составили 27.2%, а кутум, жерех и рыбец (*Vimba vimba persa* Pallas, 1814) – 11.5%.

В 2011 г. первые личинки леща и воблы в Терско-Каспийском районе появились 12 – 15 мая. К концу июня, несмотря на довольно продолжительный период нагула, не вся молодь достигла покатной стадии, часть воблы (12.7%) и леща (17.2%) находились на стадии поздних личинок. Размеры молоди некоторых карповых, достигших покатной стадии, приведены в табл. 1.



Карта-схема районов исследований: 1 – Кизлярский залив; 2 – акватория Крайновско-Каспийского района; 3 – Астраханский залив; 4 – устье р. Терек; 5 – устье р. Сулак; 6 – устье р. Самур

ПИТАНИЕ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ

Встречаемость тех или иных видов рыб в различных биоценозах зависит от условий окружающей среды, где они получают возможность добывать пищу и где их потомство может нормально развиваться. Так, представители карповых – сазан, пёстрый (*Aristichthys nobilis* Richardson, 1846) и белый (*Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes, 1844) толстолобики, белый амур (*Stenopharyngodon idella* Valenciennes, 1844), малоротый (*Ictiobus bubalus* Rafinesque, 1819) и чёрный (*Ictiobus niger* Rafinesque, 1820) буффало предпочитают размножаться в водоёмах Терской системы. В устье р. Терек нами отмечено от 2 до 4 раз больше молоди этих рыб, чем в устье р. Сулак. Для остальных видов карповых условия для размножения одинаково привлекательны как в системах Сулакских, так и Терских водоёмов. Растительные рыбы, заселенные в водоёмы Дагестана в 1966 г., завезенные с Дальнего Востока, образовали в Терском районе самовоспроизводящиеся популяции (Омаров и др., 1983), численность которых особенно сильно увеличилась в последние 3 года. В Терско-Каспийском регионе средняя длина тела (без *C*) у сеголетков пёстрого толстолобика составила 64.5 мм (41 – 97), средняя масса – 1.97 г (1.27 – 5.9), средний индекс пищевого комка $910.5^{0/000}$ (196 – 1500), средний коэффициент упитанности по Фультону составил 0.73. В Сулакско-Каспийском районе эти показатели составили 57.2 мм (39 – 81), 1.6 г (1.15 – 4.75), $870.4^{0/000}$ (210 – 1350), 1.09 соответственно.

Таблица 1

Линейно-весовые показатели покатной молоди некоторых карповых рыб
в Терско-Каспийском районе

Вид рыбы	Длина тела, мм	Вес тела, мг	Месяц года	Температура воды, °С
Вобла	20.3	177.2	Июнь	22–27
Сазан	58.1	38.3	Июль	21–26
Сазан	81.0	4.9	Август	24–27
Усач каспийский	15.0	22.0	Июль	22–27
Усач каспийский	47.5	96.0	Август	24–27
Усач каспийский	58.8	312	Сентябрь	21–24
Чехонь	71.0	17.4	Июнь	18–23
Чехонь	84.2	34.4	Июль	24–25
Чехонь	102.2	44.5	Август	21–24
Чехонь	102.8	45.2	Сентябрь	16–18

Буффало большеротый, малоротый и чёрный были привезены из рыбопитомника «Горячий ключ» Краснодарского края в рыбопитомник «Бирюзьянский» в 1980 г. По данным Ф. М. Магомаева (1982, 1989), у молоди этих акклиматизантов в раннем онтогенезе пищевой комок на 89.4% состоял из зоопланктона. По мере роста молоди спектр питания расширялся за счет мелких и крупных форм зоопланктона. В более позднем возрасте у 2- и 3-леток доля зоопланктона снизилась до 0.7 – 1.0%. В питании всех возрастных групп буффало значительное место занимает детрит (до 100%). По нашим данным, у молоди малоротого буффало из устья р. Терек средняя длина тела (без *C*) составила 34.1 мм (26 – 38), средняя масса тела – 1.01 (0.5 – 1.4), средний индекс пищевого комка – $810^{0/000}$ (210 – 987).

Средний коэффициент упитанности по Фультону составил 2.55. У молоди чёрного буффало средняя длина тела (без *C*) равнялась 39.3 мм (30 – 58), средняя масса тела – 1.73 г (0.5 – 5.2), средний индекс пищевого комка – $718^{0/000}$ (400 – 1218), коэффициент упитанности – 2.85.

Молодь полупроходных видов рыб в конце личиночного периода начинает скатываться на нагул в более теплые юго-западные районы Северного Каспия. Основная масса сеголеток воблы, леща, судака, жереха и кутума откармливается на глубинах 1 – 5 м в слабосоленых участках, где концентрация соли составляет 1 – 6‰. Обилие кормовых беспозвоночных благоприятно сказывается на развитии молоди, нагуливающейся в этом районе. У сеголетков сазана индекс накармленности колеблется от 102.5 до $355.7^{0/000}$ (средний 265.2). Основу пищевого комка составляли кумовые рачки, бокоплав, червь nereis. У сеголетков жереха спектр пищевых организмов насчитывает 48 видов, из которых 22 – представители зоопланктона, 26 – организмы нектобентоса, бентоса, личинок и мальков рыб. Флористическая часть пищи представлена зелёными водорослями и остатками макрофитов. Основная часть пищи молоди жереха повсеместно состояла из мизид (50 – 70% от общей массы), на долю бентосных организмов приходилось 30 – 40%.

При анализе состава пищи рыб, нагуливающих в разных районах, оказалось, что в Кизлярском заливе доля бентосных организмов в пищевом комке не превышала 0.5%, на Крайновском побережье этот показатель достигал 5 – 8%. Индекс наполнения кишечника у молоди жереха из этих районов был высоким ($97 - 162^{0/000}$), упитанность по Фультону равнялась 0.7 – 1.8. У каспийского усача, отловленного в устьевой зоне р. Самур, среднегодовой индекс наполнения кишечника составил $451.8^{0/000}$ (колебания 264.9 – 621.6). В пищевом комке обнаруживались насекомые, амфиподы и остатки растительности. Благодаря обилию кормов и благоприятным условиям нагула среднемесячный прирост размерно-весовых показателей молоди усача в южных регионах Каспия в 1.5 раза превышал аналогичные данные усачей из Кизлярского залива. Среднегодовой индекс наполнения желудков у шемаи в Самурско-Каспийском регионе составил $268.3^{0/000}$ (колебания 128.6 – 388), пищевой комок был представлен амфиподами, nereidami и гаммаридами. У жерехов в этом районе среднегодовой индекс наполнения кишечника составил $193.6^{0/000}$ (колебания 127.5 – 252.4); в составе пищи в основном амфиподы и детрит.

Молодь леща в начальный период своего развития держится, главным образом, среди зарослей высшей водной растительности, поэтому состав пищи ее определяется фауной обитателей этого биотопа: высшие ракообразные, кумовые (33 – 47%) амфиподы (29 – 31%), растительная пища (8.6 – 14.3%), черви (26.2%). Компоненты детрита береговой линии моря встречаются практически во всех пробах. Особи до 5 см длины тела больше всего потребляют высших ракообразных *Stenocuma gracilis*, *Niphargoides maeoticus*, *Niphargoides macrurus*, *Pterocuma pectinata*. Во всех кишечниках отмечены захваченные вместе с кормом комочки ила, содержащие органику. На втором месте по количеству съеденных молодью объектов стоят черви, наиболее часто встречаемыми объектами являлись *Hypaniola kovalevskii*, *Hipania invalida*. В пищевом комке молоди длиной 4.1 – 10 см возрастает количество ракообразных, мелкие личинки рыб и куколки хирономид

ПИТАНИЕ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ

(табл. 2). В рационе лещей крупнее 10 см амфиподы и кумацеи занимают до 67% всей пищи. Существенную роль в пище этой группы играют моллюски *Abra*, *Cerastoderma*, *Monodacna*, насекомые *Chironomus albidus*, *Criptochironomus albidus*. Степень накормленности у младшей группы был выше, чем у их старших сородичей.

Таблица 2

Состав пищи молоди леща в различных районах Дагестанского побережья Каспия в зависимости от возраста рыб, % от массы содержимого желудочно-кишечного тракта

Компоненты пищи	Терско-Каспийский район			Сулакско-Каспийский район			Самурско-Каспийский район		
	До 5 см	До 10 см	> 10 см	До 5 см	До 10 см	>10 см	До 5 см	До 10 см	>10 см
Ракообразные	37.4	41.0	35.8	33.7	38.2	44.3	35.3	47.75	34.58
Черви	19.74	26.2	21.9	24.8	18.9	17.3	19.5	21.91	11.85
Моллюски	12.17	8.5	18.3	12.5	10.5	13.5	15.6	15.41	35.55
Насекомые	10.05	5.6	10.7	11.0	9.7	13.7	10.0	0.16	0.09
Растительность	14.3	12.2	7.8	11.45	13.5	8.4	12.8	5.78	8.63
Детрит-песок	6.34	3.3	2.8	4.3	5.9	2.8	4.7	4.63	8.92
Прочее	–	3.2	2.7	3.25	3.3	–	2.1	4.42	0.38
Проанализировано	97	48	85	45	44	75	50	87	56
Из них пустые	1.5	1.8	2.5	3.2	4.1	2.1	2.4	3.3	2.6
Индекс наполнения	178.0	144.4	132.2	163.0	171.5	131.9	109.5	127.5	111.9

Вобля. Главными пищевыми объектами для молоди воблы являются придонные ракообразные (100% по встречаемости и 45% по доминированию); второстепенными – моллюски (соответственно 87 и 219), черви (92.2 и 14.75), высшие растения, водоросли (91.0 и 7.79) и детрит (100 и 15.1). Насекомые в кишечниках воблы встречаются редко (около 8.8%). Молодь воблы интенсивно откармливается, на что указывают высокие частные индексы наполнения кишечника (от 10.19 до 161.76%) и высокий процент питающихся рыб (93.0). В кишечниках рыб из отряда кумовых обнаружены два вида: *Pterocuma pectinata*, *Stenocuma gracilis*. У 92% питающейся воблы обнаружены многощетинковые черви: *Stenacuma grazilis*, *Hypaniola kovalevskii*, *Hipania invalida*. Из планктонных ракообразных в пищевом комке молоди воблы доминируют представители ракушковых раков *Cyprideis littoralis* (Brady, 1868), из усоногих – науплиусы и циприсовидные личинки баянуса, из насекомых – представители отряда двукрылых.

У воблы до 5 см длиной основу пищи составляют высшие ракообразные (45.59%), моллюски (21.9%), многощетинковые черви (15.15%) (табл. 3). Накормленность рыб этой размерной группы в различных районах исследований колебалась от 140.0 до 167.76. Главной пищей у воблы размером от 5 до 10 см служат высшие ракообразные и моллюски, велико значение многощетинковых червей и растительности. Рыба в пище воблы отсутствует. Интенсивность питания этой размерной группы высокая. Значение индекса наполнения кишечника колеблется по районам: в Терском – 115.1⁰/₀₀₀, в Самурском – 140.2⁰/₀₀₀, в Сулакском – 165.9⁰/₀₀₀. У молоди длиной от 10.1 до 14.0 см основу пищи во всех районах составили высшие раки (кумацеи и гаммариды), моллюски (абра и мелкая монодакна) и многощетинковые черви (нерейды и амфаретиды.) Резко уменьшилась доля насе-

комых и, отчасти, растений. Накормленность рыб этой размерной группы относительно высокая (125.8 – 164.4⁰/₀₀₀). Средний индекс наполнения пищеварительных трактов составил 143.4⁰/₀₀₀.

Изучение сезонной ритмики питания молоди воблы показало, что в летний период доля ракообразных, являющихся основой пищи, значительно снижена (3%). Из отдельных групп высших ракообразных объем кумацей в пищевом комке в летний период был минимальным (21%) и максимальным осенью (30.1%). Значение гаммарид резко падает в период от весны (10.2%) к осени (9.7%), так же как и личинок баянуса, остракод и декапод. Количество мизид, не играющих особо важной роли в питании воблы, возрастает от весны к осени (0.3 и 1.7 соответственно). Значение второй по значимости для воблы группы – червей снижается от весны к осени (от 14.9 до 13.0%). Моллюски в питании воблы занимают особое значение. Содержание абры в рационе воблы возрастает от весны (6.8%) к осени (21.8%). Церастодермы, брюхоногие моллюски, дидакны и монодакны в их пище встречаются чаще всего летом.

Таблица 3

Состав пищи молоди воблы разных размерных групп в зависимости от места обитания, % от массы пищевого комка

Компоненты пищи	Терско-Каспийский район (2009 – 2010 гг.)			Сулакско-Каспийский район (2009 – 2010 гг.)			Самурско-Каспийский район (2011 г.)		
	Размеры молоди рыб, см								
	До 5	5–10	10–14	До 5	5–10	10–14	До 5	5–10	10–14
Черви	5.0	18.28	16.40	12.77	13.22	10.43	20.75	24.91	10.8
Ракообразные	39.81	45.59	57.95	45.21	40.23	56.86	27.39	48.75	54.58
Моллюски	11.56	20.22	19.05	6.73	19.46	20.09	14.15	16.41	25.55
Насекомые	26.7	0.76	–	16.9	10.9	10.27	13.77	0.12	0.08
Растительность	6.65	6.25	6.07	13.48	121.21	0.80	13.53	5.78	8.6
Детрит-песок	10.27	7.18	0.54	3.91	3.98	0.85	1.7	2.63	–
Неопределенные	–	0.9	–	0.93	–	0.7	2.57	1.4	0.38
Проанализировано рыб, экз.	120	98	43	30	79	90	57	83	58
Рыбы с пустыми желудками, %	4.5	5.3	8.3	5.9	15.7	8.2	2.0	2.6	4.9
Средний индекс, ⁰ / ₀₀₀	205.9	115.1	164.4	167.8	165.9	140.1	150.4	140.2	125.8
Средняя масса рыбы, г	0.9	6.25	37.08	1.6	7.8	34.04	1.0	6.93	33.61

Рацион питания воблы в различных районах западной части Среднего Каспия зависит от обилия того или иного пищевого объекта и периода развития объектов в биологическом цикле их размножения. Так, в Сулакско-Терском районе кумацей играют первостепенную роль (48% от пищевого комка), на втором месте стоят моллюски (17%), а на третьем – черви (около 13%). Доминирующим объектом питания рыб среди червей является нереис, среди моллюсков – абра, из растительности – спирогира. В Сулакском районе с увеличением размера тела молоди наблюдается уменьшение потребления растений, хирономид и увеличение в пище доли моллюсков. Накормленность воблы в этом районе ниже, чем в Терском. Индекс наполнения пищеварительных трактов составляет в среднем 128.8⁰/₀₀₀.

В Самурско-Каспийском регионе в пище молоди воблы преобладают высшие ракообразные (47% массы пищевого комка), преимущественно кумацей и гамма-

ПИТАНИЕ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ

риды. Мизиды в пище воблы появляются у особей, достигших 13 см длины. Черви в желудках молоди встречаются реже, чем ракообразные, но их удельный вес в пищевом комке довольно высок (15%). Одним из основных объектов питания являются моллюски 21.9%, среди которых доминирует абра (17% по массе). Интенсивность питания молоди воблы в этом районе высокая, индекс наполнения желудочно-кишечного тракта составил $150.8^{0/000}$.

Сазан. Молодь сазана в личиночный период при достижении размеров тела в 10 мм отдает предпочтение водорослям и зоопланктонным рачкам (*Soropoda* и *Ciripedia*), доля которых в пищевом комке составляет 8 и 46.2% соответственно (табл. 4). Важную роль в этот период в питании занимают мелкие зарослевые формы хирономид (6.3 – 15.7%). В конце мая молодь сазана достигает 19 мм длины, от 18.0 до 52.6% пища их состояла из ракообразных; моллюски, личинки насекомых и черви в пищевом рационе составляли от 2.1 до 7.6%. Растительная пища стабильно обнаруживается во время личиночной и мальковой стадий развития сазана. В мальковый период регулярно регистрируются зоопланктонные рачки (копеподы и остракоды), из высших ракообразных – бокоплав, кумацей и мизиды. В сентябре – октябре пища молоди сазана в основном состоит из трех доминирующих групп организмов – ракообразных, моллюсков и червей. Это связано с тем, что к осени мальки отходят в более глубоководную часть моря, где условия питания и обитания несколько иные. Из высших раков ведущее место в рационе молоди сазана занимали амфиподы, кумацей, мизиды и остракоды. В осенних пробах значительную долю занимали черви, низшие раки, насекомые и растительность. Доля моллюсков увеличилась до 17.1%. Индекс наполнения пищеварительного тракта от весны к лету уменьшается, а от лета к осени увеличивается, колеблясь от 101.6 до $291.4^{0/000}$.

Таблица 4

Процентное содержание кормовых объектов в пище молоди сазана
из различных районов Дагестанского побережья Каспия

Компоненты пищи	Терско-Каспийский район (2009 – 2010 гг.)			Сулакско-Каспийский район (2009 – 2010 гг.)			Самурско-Каспийский район (2011 г.)		
	Размеры исследуемых рыб, см								
Объекты питания	До 5	5–8	> 8	До 5	5–8	>8	До 5	5–8	> 8
Черви	20.2	2.3	46.1	0.1	6.5	17.3	2.2	12.7	12.7
Ракообразные	10.0	12.6	18.7	8.4	52.6	61.6	1.5	57.6	58.4
Моллюски	0.1	0.8	2.1	61.7	19.0	8.0	48.8	7.1	6.9
Хирономиды	61.0	42.4	15.7	5.1	2.4	6.3	–	3.2	7.6
Личинки насекомых	0.8	10.7	–	8.4	0.4	1.7	39.1	8.4	2.0
Растительность	4.08	16.9	17.0	14.2	15.4	0.8	0.4	8.7	6.3
Детрит-песок	2.1	2.3	–	–	2.4	3.7	1.0	00.2	6.2
Неопределенные	1.0	12.0	0.4	2.1	1.3	0.6	7.0	2.0	1.3
Кол-во исследованных рыб	44	65	61	49	81	69	49	76	83
С пустыми желудками	5.2	–	–	8.6	–	4.0	9.1	4.8	5.2
Индекс наполнения	173.6	128.4	283.6	73.0	101.4	209.7	121.0	40.1	291.4

В зависимости от места обитания в различных регионах моря прослеживается определенная закономерность в пищевых пристрастиях молоди сазана. Результаты

исследования питания могут служить косвенной характеристикой видового состава и количественного распределения кормовых организмов в различных районах моря. Естественно, что при этом необходимо учитывать не только количество тех или иных организмов в пищевом комке, но и кормовые предпочтения самих рыб. По нашим наблюдениям, в устьевых зонах трех Дагестанских рек – Самура, Сулака и Терека – складываются наиболее благоприятные условия для нереста и нагула проходных и полупроходных видов рыб. Пищевой комок рыб, пойманных в данных районах, на 1/3 представлен ракообразными. По количеству съеденных организмов на втором месте стоят моллюски (17.1%) и личинки насекомых (5.6%).

Потребление ракообразных в северных районах гораздо выше, чем в устьевых районах р. Самур. В Сулакско-Каспийском районе количество мизид и кумовых составило абсолютное большинство в пищевом комке. В Терско-Каспийском районе из ракообразных преобладали *Stenocuma gracilis*, *Niphargoides maeoticus*. В Самурском районе количество полихеты составило 22.8%, личинки двукрылых – 39.9%. По непонятным причинам в Терском районе количество моллюсков в рационе сазана оказалось очень мало (1%), тогда как в двух других районах они составляли 20.9 и 29.6%. Потребление растительности в Терском и Сулакском районах было примерно в равных количествах (12.6 и 10.1%) и вдвое меньше в Самурском районе (5.1%). Индекс наполнения желудочно-кишечного тракта рыб в Сулакском районе Каспия было наименьшим среди исследованных районов (128.0). В районе р. Терек данный показатель составил 195.2, в районе р. Самур – 150.8.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Западная часть Среднего Каспия является излюбленным местом нереста и нагула молоди различных проходных и полупроходных видов рыб. В пищевом рационе молоди насчитывается до 50 представителей зоопланктона.

Доминирующим видом в пищевом комке молоди сазана, воблы, буффало и некоторых других рыб являются ракообразные, на втором месте – черви и моллюски. Однако в зависимости от места обитания эта закономерность может быть нарушена, как, например, у леща, который, являясь обитателем зарослей высшей водной растительности, поедает представителей фауны этого участка. В различные периоды онтогенеза в его рационе предпочтительными могут быть моллюски или черви. Накормленность молоди леща в раннем онтогенезе оказалась выше, чем у старших возрастных групп.

Четких закономерностей пищевых пристрастий у различных видов молоди не наблюдалось. Спектр объектов питания воблы включает до десятка видов беспозвоночных. Среди них наиболее часто встречаемыми являлись ракушковые раки и науплиусы. Однако в зависимости от обилия тех или иных представителей характер питания воблы меняется в пользу наиболее многочисленных региональных представителей зоопланктона.

В питании молоди сазана выявились как возрастные, сезонные особенности, так и зависимость от места обитания. Личинки до 10 мм предпочтение отдают во-

ПИТАНИЕ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ

дорослям, мелким рачкам и зарослевым формам хирономид. В более позднем возрасте в их пище, кроме ракообразных, встречаются моллюски и черви, а после перехода в глубоководную часть моря сазан переключается на питание высшими раками.

Таким образом, рацион питания молоди исследованных рыб зависит от района наблюдений, сезонных колебаний численности и обилия того или иного вида пищевых организмов. Пищевой комок молоди состоит из планктонных организмов, из которых подавляющее большинство ракообразные, что является следствием обилия этих беспозвоночных в районах нереста и нагула. Степень накормленности и индексы наполнения желудочно-кишечных трактов всех изученных видов рыб свидетельствуют о том, что западная часть Среднего Каспия предоставляет для молоди рыб благоприятные условия для нереста и нагула.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и ОБН РАН «Биологические ресурсы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азизова Н. А.* Бычки Каспийского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 24 с.
- Алигаджиев Г. А.* Азово-Черноморские вселенцы в водах Дагестанского района Каспийского моря и их кормовое значение для рыб : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 26 с.
- Атлас Каспийского моря. М. : Пищ. пром-сть, 1968. 416 с.
- Дворников П. И.* Обеспеченность пищей молоди рыб-бентофагов в Среднем Каспии // Биологические проблемы и перспективы их изучения в регионах Каспийского моря. Махачкала : Изд-во ДНЦ РАН, 1999. С. 171 – 174.
- Дворников П. И., Устарбеков А. К.* Суточные рационы молоди рыб-бентофагов в западной части Среднего Каспия // Проблемы изучения и рациональное использование природных ресурсов морей : материалы Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Е. Н. Казанчеева / Каспийский науч.-исслед. ин-т рыбного хоз-ва. Астрахань, 2001. С. 40 – 46.
- Демин Д. З.* Материалы по количественному учету бентоса дагестанского района Каспия // Тр. 1-й Всекаспийской конф. ВНИРО. М. : Изд-во ВНИРО, 1938. Т. 2. С. 33 – 42.
- Демин Д. З.* Полупроходные рыбы дельты р. Терека // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 1. С. 90 – 99.
- Желтенкова М. В.* Питание и использование кормовой базы бетосоядными рыбами Каспийского моря // Тр. центр. науч.-исслед. ин-та осетрового хоз-ва. 1967. Т. 1. С. 122 – 131.
- Коблицкая Л. Ф.* Определитель молоди пресноводных рыб. М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 207 с.
- Коган А. В.* О суточной динамике пищевого сходства у рыб // Зоол. журн. 1967. Т. XLXI, вып. 1. С. 105 – 110.
- Магомаев Ф. М.* Питание большеротого буффало в водоемах Дагестана // Биологические ресурсы дагестанского побережья Каспийского моря / Дагестанский фил. АН СССР. Махачкала : Наука, 1989. С. 83 – 91.
- Магомаев Ф. М.* Питание черного буффало в водоемах Дагестана // Биологические ресурсы дагестанского побережья Каспийского моря / Дагестанский фил. АН СССР. Махачкала : Наука, 1982. Вып. 1. С. 133 – 140.

З. С. Курбанова, А. К. Устарбеков, З. М. Курбанов

Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений в естественных условиях. М. : Наука, 1974. 254 с.

Омаров М. О., Магомаев Ф. М., Абдусаматов А. С., Тамирин А. Е., Васильченко А. М. Естественное воспроизводство растительноядных рыб в бассейне Терека // Рыбное хозяйство. 1983. № 9. С. 36 – 37.

Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М. : Наука, 1979. 319 с.

Тарвердиева М. И. Питание осетровых рыб в Каспийском море : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 24 с.

Фортунатова К. Р., Попова О. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в дельте Волги. М. : Наука, 1973. 250 с.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М. : Пищепромиздат, 1952. 268 с.

УДК [599.742.17:591.5](477.63)

**АСПЕКТЫ ОПОСРЕДОВАННОГО ВЛИЯНИЯ ЛИСИЦЫ
(*VULPES VULPES* LINNAEUS, 1758)
НА ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

А. В. Михеев

*НИИ биологии Днепрпетровского национального университета им. Олеся Гончара
Украина, 49010, Днепрпетровск, просп. Гагарина, 72
E-mail: zestforest@ua.fm*

Поступила в редакцию 27.02.12 г.

Аспекты опосредованного влияния лисицы (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) на пищедобывательное поведение мелких млекопитающих. – Михеев А. В. – В ходе полевого эксперимента с использованием искусственных кормушек были исследованы нетрофические эффекты в системе «хищник – жертва» (на примере лисицы и ее основной добычи – мелких лесных грызунов). Независимо от условий эксперимента (наличие поблизости от кормушек помета лисицы; помета зайца-русака; контроль) наблюдается отсутствие достоверных различий среднесуточного объема съеденного грызунами корма, а также сходство 10-суточных трендов его потребления. Тем не менее, наличие в среде обитания экскрементов хищника вызывает определенные поведенческие реакции жертв, которые выражаются в повышении уровня настороженности зверьков, что, в свою очередь, детерминирует замедление развития их пищедобывательной активности. Помет нехищного гетероспецифика (зайца-русака) не вызывает подобного рода реакций.

Ключевые слова: следы жизнедеятельности, экскреторные метки, «хищник – жертва», нетрофические взаимодействия, поведение млекопитающих.

Some aspects of the indirect impact of red fox (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) on the feeding behavior of small mammals. – Mikheyev A. V. – The non-trophic effects in the predator – prey system (with red fox and its primary prey, small wood rodents, as examples) were investigated during our field experiment with the use of artificial feeders. Irrespectively of experiment conditions (red fox' scat near the feeders; brown hare's scat; a reference without any scats) the absence of reliable differences in the daily average volumes of the feed eaten by rodents and the resemblance of 10-day's trends of its consumption were observed. Nevertheless, the presence of predator scats in the habitats stimulates certain behavioral reactions of preys, which are expressed in a raised vigilance level, which, in turn, determines retardation of their feeding activity. The scats of a not-predatory heterospecific species (brown hare) excite no such reactions.

Key words: signs of vital functions, faecal marks, predator – prey, non-trophic interactions, mammal behavior.

ВВЕДЕНИЕ

Способность жертвы распознавать следы хищника предоставляет ей выигрывать возможность избежать встречи с ним еще до его появления. Развитие такой способности в онтогенезе и закрепление ее в поведенческих реакциях особи имеет несомненный адаптивный характер (Шилов, 1977; Черносивов, 1989; Dell'Omo et al., 1994; Lind, Cresswell, 2005; Hughes, Banks, 2009).

На протяжении последних 20 лет исследования нетрофических аспектов влияния хищников на поведение жертв оформились в отдельное направление поведенческой экологии и продолжают динамично развиваться. Несмотря на то, что все больше фактов свидетельствует о значимости таких опосредованных взаимоотношений для млекопитающих, многие вопросы до сих пор слабо разработаны и остаются дискуссионными.

Например, в ходе экспериментов установлено изменение поведения микромаммалей не только в присутствии хищника, но и после экспозиции его запаха (Смирин, 1991; Dell'Omo et al., 1994; Pusenius, Ostfeld, 2000; Borowski, 2002; Sundell, Ylönen, 2008; Hughes, Banks, 2009). В частности, исследователи отмечали развитие у зверьков стрессовых реакций, перестройку ритма их активности и динамики перемещений. Опосредованное влияние хищников может проявляться в адаптивном изменении поведенческих стратегий жертв, связанных с пищедобыванием (Баскин, Новоселова, 2008; Calder, Gorman, 1991; Koivisto, Pusenius, 2003; Abrams, 2010). Вместе с тем существование выраженных нетрофических эффектов между хищниками и потенциальными жертвами подтверждается далеко не всегда (Феокистова и др., 2007; Sundell et al., 2004; Hughes, Banks, 2009; Mortelliti et al., 2009).

Приходится констатировать, что исследования этих проблем пока еще недостаточно реализованы в полевых экспериментах (а результаты камеральных наблюдений далеко не всегда могут быть экстраполированы на ситуации в природной обстановке). С этой целью нами было проведено экспериментальное изучение опосредованного влияния хищника на поведение микромаммалей в природной обстановке (в частности, на интенсивность потребления корма в искусственных кормушках).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2008 г. на базе Присамарского биогеоценологического стационара Комплексной экспедиции Днепропетровского национального университета в пределах крупнейшего лесного массива Днепропетровской области – Самарского леса (Новомосковский р-н). Модельными объектами эксперимента были выбраны фоновые для района исследований виды – лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) и представители комплекса мелких млекопитающих. Непосредственную постановку эксперимента осуществляли в естественных местообитаниях этих животных в пойменной липо-ясеновой дубраве. Схема эксперимента состояла в следующем.

Кормушки представляли собой продолговатые туннели (полукруглые в сечении, краями вкопанные в грунт) из прозрачного пластика (который вырезали из средней части ПЭТ-бутылок ёмкостью 2.5 л). Длина туннелей составляла 220 мм, ширина в основании – 120 мм, высота по центру – 55 – 60 мм. Кормушки были сквозными, т. е. имели два противоположных друг другу входа. В середине кормушки устанавливали чашку Петри с кормом (сухое цельное зерно пшеницы).

Закладку корма (по 25 г в каждую кормушку) проводили в 19⁰⁰ ч, изъятие – в 8⁰⁰ следующего утра. Зерно высушивали до исходного состояния и взвешивали, определяя количество съеденного корма. Вечером этого же дня вновь проводили

АСПЕКТЫ ОПОСРЕДОВАННОГО ВЛИЯНИЯ ЛИСИЦЫ

полную закладку – в объёме 25 г/кормушку (а не в объёме несъеденного корма) и т. д. Эксперимент проводили в течение 10 сут.

В эксперименте отрабатывали два варианта опыта – опыт «*V*» (хищный гетероспецифик) и опыт «*Le*» (нехищный гетероспецифик). В первом случае на расстоянии 100 мм от каждого входа в кормушку-туннель на почву выкладывали свежий помет лисицы (один экскремент, т. е. продукт однократной дефекации одной особи), во втором – помет зайца-русака (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) (в объёме, равном одному экскременту лисицы). Помет собирали в аналогичных лесных местообитаниях за 5 – 6 ч до начала эксперимента (и не обновляли до его завершения). В контроле была только прикормка.

Два варианта опыта и контроль проводили одновременно в трех повторностях. Кормушки ставили тремя рядами; соответствующие варианты кормушек в рядах располагали не подряд, а «вразброс». Расстояние между кормушками в рядах составляло 6 м, между рядами – 12 м.

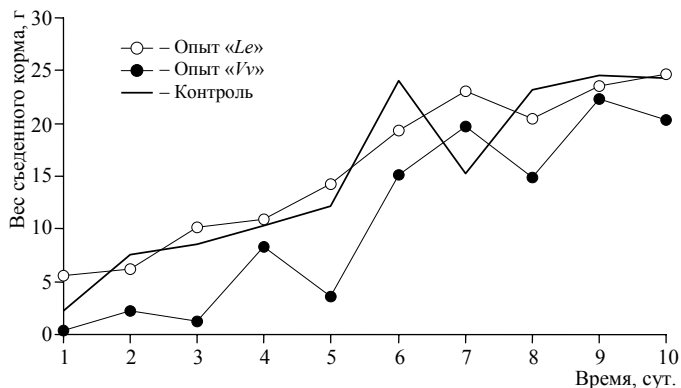
Статистическая обработка результатов включала расчет коэффициента вариации (*C_v*), показателя корреляции Спирмена (*r_s*), а также использование непараметрических алгоритмов сравнения средневыборочных показателей (*U*-тест Манна – Уитни, критерий парных сравнений Вилкоксона) (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предваряя изложение результатов, отметим, что реагирование на зерновую приманку характерно, в первую очередь, для грызунов, а не для землероек. В связи с этим кормушки потенциально могли посещать такие виды мышевидных грызунов, как лесная (*Sylvaeus sylvaticus* Linnaeus, 1758) и желтогорлая (*S. tauricus* Melchior, 1834) мыши, рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и кустарниковая (*Microtus subterraneus* De Selys Longchamps, 1835) полёвки: по данным предварительно проведенных учетов ловчими траншеями именно эти виды являлись наиболее обычными для данного типа лесного биогеоценоза. В процессе эксперимента мы сознательно не проводили установку каких-либо детекторных устройств (закопченных или запыленных пластин, песочных насыпок, «липучек» для захвата фрагментов волосяного покрова и проч.), по показаниям которых можно было бы определить видовую принадлежность «посетителей» кормушек. Это могло бы значительно исказить естественный фон в непосредственной близости от кормушек и вызвать излишнюю настороженность зверьков. В связи с этим мы в данном контексте рассматриваем не видовую поведенческую специфику отдельных представителей отряда Rodentia, а в целом реакции экологически близких видов микромлекопитающих, практически в равной степени способных стать жертвами хищного гетероспецифика – лисицы. Полученные данные позволяют отметить следующее.

Характеризуя динамику изучаемого процесса в целом (рисунок), необходимо, в первую очередь, указать на постепенное нарастание его темпов – как в опытах, так и в контроле. Мы предполагаем, что на начальном этапе (независимо от условий опыта и контроля) имеет место настороженное отношение зверьков к пластиковой кормушке как к новому объекту.

Между тремя вариантами эксперимента обнаружены и другие аспекты сходства. Установлено, что в течение 10-и суток интенсивность потребления корма составляла в среднем 10.81 ± 2.73 г/сут., $C_v = 79.78$ (опыт «*Vv*»), 15.84 ± 2.31 г/сут., $C_v = 46.08$ (опыт «*Le*») и 15.22 ± 2.62 г/сут., $C_v = 54.41$ (контроль).



Как можно видеть, варьирование изучаемых показателей выявилось наиболее значительным именно в условиях опосредованного присутствия хищного зверя. Впрочем, все различия указанных средневыворочных величин по *U*-тесту Манна-Уитни оказались статистически

Результаты эксперимента по изучению опосредованного влияния лисицы на пищедобывательное поведение мелких млекопитающих были статистически недостоверными:

- 1) опыт «*Vv*» – контроль: $U = 32.00, Z = -1.36, p = 0.17$;
- 2) опыт «*Le*» – контроль: $U = 49.00, Z = -0.08, p = 0.94$;
- 3) опыт «*Vv*» – опыт «*Le*»: $U = 31.00, Z = -1.44, p = 0.15$.

Таким образом, наличие опосредованного маркировочного сигнала хищника (так же как и нехищного гетероспецифика) существенно не повлияло на пищедобывательное поведение грызунов. К этому можно добавить, что непараметрический корреляционный анализ позволил статистически подтвердить наблюдаемое на графике (см. рисунок) совпадение трендов потребления корма во всех вариантах эксперимента, выражаемое высокими показателями корреляции:

- 1) опыт «*Vv*» – контроль: $r_s = 0.94, n = 10, t = 7.75, p < 0.001$;
- 2) опыт «*Le*» – контроль: $r_s = 0.94, n = 10, t = 7.75, p < 0.001$;
- 3) опыт «*Vv*» – опыт «*Le*»: $r_s = 0.95, n = 10, t = 8.75, p < 0.001$.

Из этого следует, что независимо от условий эксперимента интенсивность трофической активности мелких млекопитающих на протяжении 10 суток носит сходный характер.

Тем не менее, использование непараметрического критерия парных сравнений Вилкоксона позволило установить расхождение опытных и контрольных величин, отражающее определенное изменение поведения грызунов в условиях опосредованного присутствия хищника. В частности, были выявлены достоверные статистические различия серии опытных показателей «*Vv*» как от контроля ($n = 10, T = 5.00, Z = 2.29, p < 0.05$), так и от опыта «*Le*» ($n = 10, T = 0, Z = 2.80, p < 0.01$). При этом между показателями опыта «*Le*» и контроля значимых различий не установлено: $n = 10, T = 23.00, Z = 0.46, p = 0.65$.

Полученные результаты позволяют заключить, что в каждый из 10 дней эксперимента количество съеденного корма в опыте «*Vv*» оказывалось достоверно

АСПЕКТЫ ОПОСРЕДОВАННОГО ВЛИЯНИЯ ЛИСИЦЫ

меньше, чем при наличии возле кормушки помета зайца-русака, либо вообще без каких-либо следов жизнедеятельности гетероспецификов. Анализируя эмпирические графики (см. рис. 1), мы делаем вывод, что указанная тенденция формируется на самом начальном этапе эксперимента. В частности, по прошествии первых суток после закладки корма во всех трех повторностях контроля была отмечена кормовая активность зверьков в объеме 2.17 ± 0.61 г съеденного зерна (а в опыте «Le» даже 5.63 ± 1.28 г), тогда как в опыте «V» – всего лишь 0.37 г: в двух из трех кормушек зерно осталось в тронуто, а в третьей было съедено 1.10 г.

Отмеченное выше сходство средневыворочных показателей, а также корреляционная взаимосвязь 10-суточных трендов не противоречит данному выводу. Как указывают некоторые авторы (Hughes, Banks, 2009), отсутствие выраженного влияния экскретов хищника на поведение грызунов зачастую маскирует реакции жертв, осуществляемые в более мелком масштабе, особенно когда их активность становится дисперсной. По данным Л. М. Баскина и Н. С. Новоселовой (2008), наличие хищников на участке обитания бобров способствует повышению бдительности грызунов (с соответствующим сокращением дальности ухода от водоёма), но не влияет на их стратегию минимизировать время пребывания на суше за счет выбора деревьев в зависимости от толщины их ствола и удаленности от берега.

Таким образом, наши экспериментальные данные характеризуют, прежде всего, пространственно-временную специфику локальных реакций зверьков на следы жизнедеятельности хищного гетероспецифика. Рассмотрение этих реакций как направленных на избегание встречи с хищником оправдано тем обстоятельством, что представители изученного комплекса микромаммалий являются не только *потенциальной* добычей лисицы. Результаты наших трофологических исследований свидетельствуют, что в ее рационе в условиях лесных экосистем юго-востока Украины эти виды жертв составляют значительную долю потребляемой биомассы: лесная мышь – 4.24%, желтогорлая – 4.85%, рыжая полёвка – 7.87%, кустарниковая – 4.65%. В связи с этим опосредованные ольфакторные признаки лисицы могут означать для этих грызунов наличие реальной опасности нападения.

В целом можно констатировать, что, несмотря на определенное сходство количественных параметров и общей динамики изучаемого процесса во всех трех вариантах эксперимента, опосредованное влияние хищника проявляется, прежде всего, в виде определенного временного сдвига в активизации пищедобывательного поведения жертв (с последующим сохранением данной асинхронности). На основании этого можно утверждать, что следы жизнедеятельности хищного зверя (в данном случае – маркировочные сигналы), опосредованным образом свидетельствующие о его присутствии на данном участке, способны оказывать если не отпугивающее, то, по крайней мере, настораживающее воздействие на потенциальных жертв из числа мелких млекопитающих.

Наш вывод в целом согласуется с литературными данными. Указывается, например, что за счет восприятия запаха гетероспецифичных экскреторных выделений грызуны могут идентифицировать и различать хищников, в том числе непривычных (таких, с которыми ранее не встречались) (Blumstein et al., 2008; Taraborelli et al., 2008). Также отмечается, что животные, на которых хищники постоянно охотятся, способны не только их распознавать, но и избегать мест, где они

держатся (Смирин, 1991; Jedrzejewska, Jedrzejewski, 1990). При этом влияние хищников на поведение микромаммалий может сказываться в течение более длительного периода, чем время охоты как таковой (Смирин, 1991).

Завершая данное обсуждение, уместно задать вопрос: нет ли экологических и этологических противоречий в том, что, предупреждая с помощью собственных меток конкурентных кон- и гетероспецификов о занятости данного участка, хищный зверь афиширует свое присутствие перед потенциальной добычей и тем самым действует вопреки своей собственной пищедобывательной стратегии? Например, в процессе полевых исследований мы не раз фиксировали присутствие экскреторных меток лисицы (а также лесной куницы и горносталя) непосредственно возле мышиных порохов.

Здесь мы считаем необходимым подчеркнуть, что установленные нами особенности опосредованных взаимоотношений «хищник – жертва» не должны являться поводом для абсолютизации происходящих в природе многообразных взаимодействий животных. Хищник, маркирующий территорию пометом или прочими специфическими выделениями, не может «догадываться» о том, что это имеет настораживающее значение для объектов его охоты. В противном случае мы вынуждены были бы признать наличие у представителей Carnivora абстрактного мышления, способности к предвидению или, по крайней мере, к построению обоснованных вероятностных расчетов; лично мы не обладаем исчерпывающими подтверждениями таких способностей и не знакомы с литературными источниками, убедительно доказывающими их наличие.

Воспринимая опосредованные сигналы хищника, жертвы могут знать о его присутствии и соответственно о возможности встречи с ним, что может инициировать адекватные поведенческие реакции. Это вполне соответствует схеме образования условного рефлекса (именно такие рефлексы, вошедшие в жизненный стереотип животного, А. Д. Слоним (1976) назвал «натуральными»). Впрочем, развитие у жертв подобных контрстратегий не избавляет их от риска нападения – способность воспринимать и использовать в природной обстановке подобную информацию лишь увеличивает для них количество потенциальных возможностей, повышает разнообразие вариантов событий и расширяет диапазон их вероятных результатов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами экспериментальные данные дают основание говорить о существовании у мелких млекопитающих определенных поведенческих реакций на следы жизнедеятельности хищного гетероспецифика. Они выражаются, прежде всего, в повышении уровня настороженности зверьков, что, в свою очередь, детерминирует временной сдвиг в активизации их пищедобывательного поведения. Отпугивающее влияние опосредованных сигналов лисицы отражает реальные межвидовые взаимоотношения, связанные для микромаммалий с риском нападения. Установленные нетрофические эффекты в системе «хищник – жертва» позволяют подчеркнуть роль опосредованных информационных контактов млекопитающих в организации их биоценологических взаимоотношений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баскин Л. М., Новоселова Н. С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 2. С. 226 – 230.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
- Слоним А. Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 211 с.
- Смирин Ю. М. Роль популяционных структур в биоценологических отношениях // Структура популяций у млекопитающих. М. : Наука, 1991. С. 116 – 150.
- Феоктистова Н. Ю., Найденко С. В., Кротопкина М. В., Бовин П. М. Сравнительный анализ влияния запаха хищника на морфологические и физиологические параметры взрослых самцов хомячков Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) и джунгарского (*Phodopus sungorus*) // Экология. 2007. № 6. С. 457 – 460.
- Черносвитов П. Ю. Формальное описание адаптивного поведения как метод объяснения эволюционного процесса // Философские науки. 1989. № 5. С. 110 – 115.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
- Abrams P. A. Implications of flexible foraging for interspecific interactions: lessons from simple models // Functional Ecol. 2010. Vol. 24, № 1. P. 7 – 17.
- Blumstein D. T., Barrow L., Luterra M. Olfactory predator discrimination in yellow-bellied marmots // Ethology. 2008. Vol. 114, № 11. P. 1135 – 1143.
- Borowski Z. Individual and seasonal differences in antipredatory behaviour of root voles – a field experiment // Can. J. Zool. 2002. Vol. 80, № 9. P. 1520 – 1525.
- Calder C. J., Gorman M. L. The effects of red fox vulpes faecal odours on the feeding behaviour of Orcney voles *Microtus arvalis* // J. Zool. 1991. Vol. 224, № 4. P. 599 – 606.
- Dell’Omo G., Fiore M., Alleva E. Strain differences in mouse response to odours of predators // Behav. Processes. 1994. Vol. 32, № 2. P. 105 – 115.
- Hughes N. K., Banks P. B. Interacting effects of predation risk and signal patchiness on activity and communication in house mice // J. Animal Ecol. 2009. Vol. 79, № 1. P. 88 – 97.
- Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. Antipredatory behaviour of bank voles and prey choice of weasels – enclosure experiments // Ann. Zool. Fenn. 1990. Vol. 27, № 4. P. 321 – 328.
- Koivisto E., Pusenius J. Effects of temporal variation in the risk of predation by least weasel (*Mustela nivalis*) on feeding behavior of field vole (*Microtus agrestis*) // Evol. Ecol. 2003. Vol. 17, № 5 – 6. P. 477 – 489.
- Lind J., Cresswell W. Determining the fitness consequences of antipredation behavior // Behav. Ecol. 2005. Vol. 16, № 5. P. 945 – 956.
- Mortelliti A., Amori G., Annesi F., Boitani L. Testing for the relative contribution of patch neighborhood, patch internal structure, and presence of predators and competitor species in determining distribution patterns of rodents in a fragmented landscape // Can. J. Zool. 2009. Vol. 87, № 8. P. 662 – 670.
- Pusenius J., Ostfeld R. S. Effects of stoat's presence and auditory cues indicating its presence on tree seedling predation by meadow voles // Oikos. 2000. Vol. 91, № 1. P. 123 – 130.
- Sundell J., Dudek D., Klemme I., Koivisto E., Pusenius J., Ylönen H. Variation in predation risk and vole feeding behaviour: a field test of the risk allocation hypothesis // Oecologia. 2004. Vol. 139, № 1. P. 157 – 162.
- Sundell J., Ylönen H. Specialist predator in a multi-species prey community: boreal voles and weasels // Integrative Zoology. 2008. Vol. 3, № 1. P. 51 – 63.
- Taraborelli P. A., Moreno P., Srur A., Sandobal A. J., Martínez M. G., Giannoni S. M. Different antipredator responses by *Microcavia australis* (Rodentia, Hystricognate, Caviidae) under predation risk // Behaviour. 2008. Vol. 145, № 6. P. 829 – 842.

УДК 591.91+591.55

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ КРотовых Ходов

Д. В. Нестеркова

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

Поступила в редакцию 06.02.12 г.

Фаунистические особенности населения кротовых ходов. – Нестеркова Д. В. – Проведено сравнение структуры сообществ животных кротовых ходов и поверхности почвы в 8 лесных биотопах Волжско-Камского заповедника. Биотопические условия в разных участках норной сети различаются сильнее, чем на поверхности; непостоянство структуры фаун в ходах обуславливается большой долей случайных видов. В широколиственных и еловых лесах видовое разнообразие и численность животных в кротовых ходах не уступают таковым на поверхности, в сосновых лесах и тополевых посадках снижается. В целом в населении кротовых ходов увеличивается доля представителей Vertebrata, Leioididae, Staphylinidae и Diplopoda и уменьшается – Silphidae, Geotrupidae и Carabidae, что позволяет говорить о его определенной специфичности по сравнению с поверхностными экосистемами.

Ключевые слова: кротовые норы, *Talpa europaea*, беспозвоночные, позвоночные, сравнение сообществ.

Faunistic peculiarities of the animal associations in mole's burrows. – Nesterkova D. V. – A comparison of the structure of the animal associations inhabiting mole's burrows and the ground surface was conducted in 8 forest biotopes of the Volzhsko-Kamsky natural reserve. The biotopic conditions at different sites of the burrow network were more different than on the surface; the inconstancy of the fauna structure in the burrows could be explained by a considerable fraction of accidentally met species. The specific abundance and diversity of the animals inhabiting mole's burrows were similar to those on the surface in deciduous and fir forests, but decreased in pine and poplar plantings. In the whole, the animal associations of mole's burrows, in comparison with those on the surface, show an increased fraction of Vertebrata, Leioididae, Staphylinidae, and Diplopoda and a decreased one of Silphidae, Geotrupidae and Carabidae representatives, which allows us to conclude on a certain specificity of the burrow habitats.

Key words: mole's burrows, *Talpa europaea*, invertebrate, vertebrate, comparison of animal associations.

ВВЕДЕНИЕ

В местах обитания землероев почвы пронизаны разветвленными сложными системами ходов, охватывающих тысячи гектаров. По данным Б. Д. Абатурова и Л. О. Карпачевского (1966), в разных типах биотопов туннели европейского крота могут иметь длину от 62 до 255 см на 1 м², что позволяет считать их весьма распространенным экосистемным элементом. По сравнению с поверхностным слоем почвы, на глубине 8 – 13 см значительно выше уровень влажности, стабильнее и мягче температурный режим (Воронов, 1957; Шарова, Катонина, 1971), что делает сеть кротовых туннелей привлекательным объектом для широкого спектра беспозвоночных и позвоночных животных. На примере нор грызунов показано, что состав компонентов норового микробиоценоза определяется общим фаунистическим

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ КРотовых ХОДОВ

составом животных данной местности и специфическими условиями обитания в данной норе (Кашеев, 1982; Зинченко, 2006). Однако кротовые ходы, по сравнению с норами грызунов сходного размера, расположены более поверхностно. Гнездовая камера в них находится далеко от магистральных ходов, из которых отбирались животные, что исключает из населения беспозвоночных паразитические и копрофильные виды. Таким образом, кротовые ходы обладают собственной спецификой, которая, однако, к настоящему времени исследована слабо.

В данной работе мы предприняли попытку выявить фаунистические особенности населения кротовых ходов, приуроченных к разным типам наземных биотопов, а также на основе анализа различий в структуре сообществ беспозвоночных сравнить их между собой в нескольких пространственных масштабах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось в Раифском участке Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, располагающегося в 30 км от г. Казани на левобережных террасах Волги (республика Татарстан). Характерной особенностью заповедника является совмещение биоценозов трех лесных зон европейской части России: южной тайги, смешанных и широколиственных лесов.

Отлов животных производился в мае – октябре 2000 г. 12 почвенными ловушками в кротовых ходах (1112 ловушко-суток, 684 животных) и 12 – на поверхности почвы (1010 ловушко-суток (л-с), 960 животных) в 8 биотопах: липово-дубовый снытевый, елово-дубовый, елово-липовый, сосновый чернично-мшистый с елью, еловый мертвопокровный с берёзой, сосново-берёзовый с липой и елью, берёзовый и тополевы посадки. В качестве ловушек использовали пластиковые бутылки (диаметр – 8, высота – 18 см). Банки вкапывались в дно кротового хода так, чтобы их верхний край был несколько ниже дна. Ход сверху закрывался листом фанеры и края замазывались влажной землей. Выбор пойманных животных производился через 2 – 5 дней. Жуки семейств Carabidae и Staphylinidae делились на имаго и личинки, видовое определение проводилось только для имаго.

Видовое разнообразие сообществ оценивалось с помощью индекса Животовского (Животовский, 1980). Сравнение станций по таксономическим группам беспозвоночных животных проводилось с помощью коэффициента сходства Чекановского – Сьеренсена в форме b (исключается влияние различий в объеме сравниваемых коллекций и вычисляется разница не между численностями таксономических групп, а между их долями в коллекциях (Песенко, 1982)). Данные таблицы численности были также исследованы с помощью корреспондентного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав и численность. В ходе исследования выявлено 75 видов из следующих классов: Murielapoda, Gastropoda, Arachnida, Insecta, Amphibia и Mammalia (табл. 1). Соотношение разных групп животных в кротовых ходах и в подстилке различалось. В кротовых ходах по численности наиболее распространены представители сем. Leiodidae (35.7%) и Staphylinidae (19.0%), затем следуют Silphidae (9.8%), Carabidae (8.2%), Diplopoda (7.9%), Arachnida (6.4%), Sorecidae

(6.2%), Geotrupidae (3.9%). На поверхности почвы преобладают сем. Geotrupidae (34.2%), Silphidae (24.7%) и Carabidae (18.9%), менее многочисленны Staphylinidae (7.3%), Arachnida (9.0%), Diplopoda (3.8%) и Sorecidae (0.9%). Общее обилие животных тоже различается в кротовых ходах и на поверхности почвы: в 5 биотопах из 8 численность в ходах ниже.

Таблица 1

Количество животных, отловленных на поверхности (П) и в ходах (Х) кротов

№	Биотоп	Стация	Ловушко-сутки	Таксон								
				Vertebrata	Carabidae	Staphylinidae	Silphidae	Geotrupidae	Leiodidae	Diplopoda	Arachnida	Gastropoda
1	Липово-дубовый снытевый	П	90	3	26	3	47	69	1	5	1	2
2		Х	92	4	7	16	4	2	7	5	14	5
3	Елово-дубовый	П	130	3	15	26	49	7	0	3	21	0
4		Х	130	3	15	28	16	0	58	15	6	0
5	Елово-липовый	П	193	2	14	2	17	46	0	8	10	2
6		Х	200	7	19	16	14	8	37	13	4	0
7	Сосновый чернично-мшистый с елью	П	87	0	22	2	18	31	0	4	3	0
8		Х	135	21	3	15	7	1	90	7	0	0
9	Еловый мертвопокровный с берёзой	П	145	0	12	3	10	32	0	6	7	0
10		Х	145	6	1	6	6	2	15	4	1	1
11	Сосново-березовый с липой и елью	П	30	0	27	1	0	20	0	0	2	2
12		Х	50	0	9	1	0	0	0	0	1	0
13	Берёзовый	П	290	1	52	26	73	83	2	11	40	5
14		Х	320	2	2	46	10	10	37	8	18	1
15	Тополевые посадки	П	45	1	13	7	23	23	0	0	2	0
16		Х	40	2	0	3	9	4	0	1	0	0
Всего		П	1010	10	181	70	237	311	3	37	86	11
		Х	1112	45	56	131	66	27	244	53	44	7

Рассмотрим видовой состав представителей наиболее многочисленных групп.

Позвоночные. В кротовых ходах были отловлены рыжие полёвки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), обыкновенные полёвки (*Microtus arvalis* Pallas, 1799), обыкновенные бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), малые бурозубки (*Sorex minutus* Linnaeus, 1766), обыкновенные тритоны (*Triturus vulgaris* Linnaeus, 1758). В ряде работ (Воронов, 1957; Юдин, 1972; Стариков, Наконечный, 2007) описаны также поймки в кротовых ходах других видов землероек, лесных, желтогорлых и полевых мышей, красных полёвок, куторы, горносталя, ласки, бурундука, хомяка, чесночницы, остромордых и травяных лягушек, серых жаб. Таким образом, можно считать, что все мелкие позвоночные временами посещают кротовые ходы. Земноводные попадают в ходах главным образом осенью, во время миграции на зи-

мовку. Бурозубки, не способные к самостоятельному созданию нор, широко используют кротовые ходы в любое время года – в них они встречались в 3.8 раза чаще по сравнению с поверхностью почвы. При отсутствии защищающего травяного покрова землеройки перемещаются преимущественно под землей. В сосняке чернично-мшистом с елью в подросте и редким травяным покровом поверхностными ловушками не было поймано ни одной особи, а в ходах крота отловлено 15 обыкновенных и 6 малых бурозубок (15.6 ос./100 л-с). В других работах также показано, что короткохвостые землеройки (*Blarina carolinensis* Bachman, 1837) значительно чаще отлавливаются в кротовых туннелях, чем на поверхности земли, и наиболее часто пользуются ходами в холодное время года (Hartman et al., 2001).

Жесткокрылые. Из 57 видов отловленных жуков в кротовых ходах обнаружено 38, на поверхности почвы – 39 (Staphylinidae – 18 и 9 видов соответственно, Carabidae – 10 и 21, Silphidae – 5 и 5, Leiodidae – 3 и 1, Geotrupidae – 1 и 1, Elateridae – 1 и 1, Histeridae – 0 и 1).

Сем. Staphylinidae преобладает в кротовых ходах не только по количеству видов, но и по численности (11.7 и 6.8 ос./100 л-с). Из 22 всего обнаруженных видов в ходах поймано 18, 13 из которых ни разу не отлавливались на поверхности. Многие виды встречались единично в одном местообитании. В ходах часто попадаются личинки, составляя 18.9% от общего количества стафилин, на поверхности – 4.5%. В работе Н. П. Воронова (1957) стафилиниды также были одной из доминирующих групп и почти полностью представленной личиночными формами. Доминируют *Tachinus rufipes* De Geer, 1774 (17.2% – в ходах и 1.4% – на поверхности), стафилины подсемейства Aleocharinae (13 и 4.1% соответственно) и *Philonthus decorus* Gravenhorst, 1802 (11.1% – в ходах и 48.8% – на поверхности).

Семейство Carabidae – многоядные хищники, в кротовые ходы заходят для охоты и укрытия в дневные часы и во время неблагоприятной погоды. Жужелицы в кротовых туннелях отлавливались в весенне-летний период. Из 23 всего обнаруженных видов в ходах поймано 10, из них только в ходах – 2 вида. Обилие жужелиц в ходах по сравнению с поверхностью почвы уменьшается в 4 раза и остается неизменным только в елово-дубовом и елово-липовом лесах. В ходах обитают в основном виды, преобладающие на поверхности почвы: *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius, 1787 (51.5% – на поверхности и 27.2% – в ходах) и *P. melanarius* Pfliger, 1798 (20.3 и 19.5% соответственно). Снижение в ходах числа видов жужелиц и их обилия, преобладание поверхностных доминантов, за исключением крупных видов, было ранее описано и в работе И. Х. Шаровой и Л. Н. Катоновой (1971).

Семейство Silphidae привлекается в кротовые ходы трупами мелких млекопитающих и насекомых, но на поверхности почвы встречаются чаще. 76.2% мертвоедов в ходах представлено могильщиком чернобулавым *Necrophorus vespilloides* Herbst, 1783 и 12.5% – мертвоедом ребристым *Silpha carinata* Herbst, 1783.

Малые падальные жуки семейства Leiodidae (*Catops borealis* Krogerus, 1931, *C. fuscus* Panzer, 1794, и *Choleva spadicea* Sturm, 1839, наиболее многочислен первый вид) обнаружены только осенью, главным образом в ходах – 244 особи, на поверхности отловлено всего 3 особи одного вида. Эти виды в сводке Г. И. Юферева и В. О. Козьминых (1997) также были обнаружены около нор. У Н. П. Воро-

нова (1957) вид рода *Choleva* был наиболее часто встречающимся в осенне-зимний период.

Семейство Geotrupidae представлено одним видом – лесным навозником *Geotrupes stercorosus* Scriba, 1791, преобладающим на поверхности почвы.

Перепончатокрылые. Из этого отряда обнаружено 3 вида – *Lasius flavus* Fabricius, 1782, *Myrmica rubra* Linnaeus, 1758 (только в липово-дубовом лесу) и *Amblyteles* sp. в незначительном количестве.

Многоножки. По относительному обилию и процентному соотношению их незначительно больше в кротовых ходах (4.8 и 3.5 ос./100 л-с, 7.9 и 3.8%), представлены 3 видами, наиболее часто в кротовых норах встречается *Polydesmus* sp. (43.8%).

Видовое определение моллюсков, основную часть которых составляли слизни *Arion* sp., и паукообразных, представленных пауками, сенокосцами и клещами, не проводилось.

Видовое разнообразие. Показатель разнообразия Животовского в нашем случае имеет размерность количества видов в сообществе; когда распределение частот равномерное, этот показатель принимает максимальное значение, равное числу видов. Разнообразию сообществ животных в кротовых ходах повышается по сравнению с поверхностью почвы только в липово-дубовом лесу ($p < 0.001$, t -критерий Стьюдента), не изменяется в елово-дубовом, елово-липовом и еловом лесах и снижается в четырех биотопах: сосновом ($p < 0.001$), сосново-берёзовом ($p < 0.001$), берёзовом ($p < 0.05$) и тополевых посадках ($p < 0.05$) (рис. 1).

Показатель доли редких видов аналогичен показателю выровненности (если распределение частот равномерное, то он равен 0). Доля редких видов уменьшается только в липово-дубовом лесу и увеличивается в сосновом. Таким образом, в зависимости от типа биотопа количество видов и видовое разнообразие в ходах

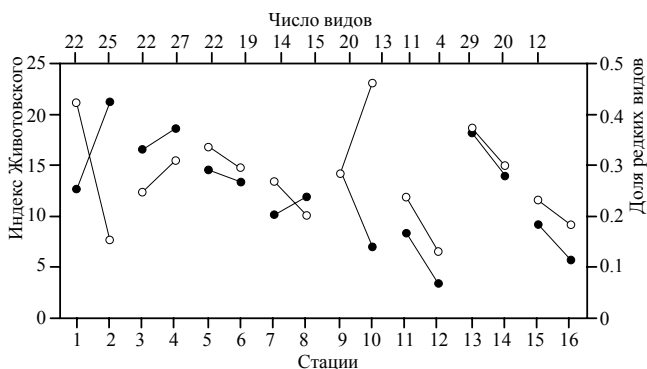


Рис. 1. Индексы разнообразия (●) и доли редких видов (○) в разных станциях. Обозначения станций см. табл. 1

может и увеличиваться, и уменьшаться по сравнению с поверхностью почвы. Широколиственные и елово-широколиственные леса, характеризующиеся разнообразным видовым составом древесной растительности, напочвенного покрова, влажными почвами и большим количеством кротовых ходов, обладают и высоким видовым разнообразием сообществ ходов. В более бедных и сухих сосновых лесах и тополевых насаждениях видовое разнообразие сообществ ходов невелико и снижается по сравнению с поверхностью почвы.

и уменьшаться по сравнению с поверхностью почвы. Широколиственные и елово-широколиственные леса, характеризующиеся разнообразным видовым составом древесной растительности, напочвенного покрова, влажными почвами и большим количеством кротовых ходов, обладают и высоким видовым разнообразием сообществ ходов.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ КРотовЫХ ХОДОВ

Сходство сообществ. Сходство сообществ разных стадий определяли по процентному соотношению крупных таксономических групп беспозвоночных животных. Наиболее высокая степень общности (66%, $\text{lim } 22 - 91\%$) обнаружена между поверхностными фаунами, статистически значимо отличающаяся от других типов сравнения (табл. 2).

Таблица 2

Сходство фаун и значимость (p) различий в величине индекса между:
1 – поверхностными стадиями, 2 – ходами, 3 – ходами и поверхностью в сходных биотопах,
4 – ходами и поверхностью без учета биотопов

Тип сравнения	p			n	Индекс сходства C_s	Гомогенные группы		
	2	3	4			1	2	3
1	0.0002	0.0012	<0.0001	28	0.657 ± 0.028	****	–	–
2	–	0.4702	0.0100	28	0.467 ± 0.045	–	****	–
3	–	–	0.3057	8	0.415 ± 0.056	–	****	****
4	–	–	–	28	0.340 ± 0.028	–	–	****
Итого				84	0.488 ± 0.024			

Сходство между населением ходов составляет 47% ($\text{lim } 9 - 86\%$) и практически не отличается от средней общности внутри всей коллекции. Сообщества беспозвоночных на поверхности и в ходах сходны в наименьшей степени (34%, $\text{lim } 14 - 67\%$), при этом характер местообитания не имеет большого значения – при сравнении пар в пределах одного биотопа сходство повышается слабо. Таким образом, структура сообществ беспозвоночных кротовых ходов может довольно сильно различаться в разных биотопах, однако степень схожести их несколько выше (хотя и не достоверно), чем при сравнении с поверхностными сообществами. Для проверки этого предположения обилие всех рассмотренных таксономических групп мы представили в виде расстояний между точками (рис. 2).

Доля объясненной инерции по первым двум осям составляет около 80%, что подтверждает хорошее различие между основными стадиями (поверхностью и кротовыми ходами) уже в первой размерности. К

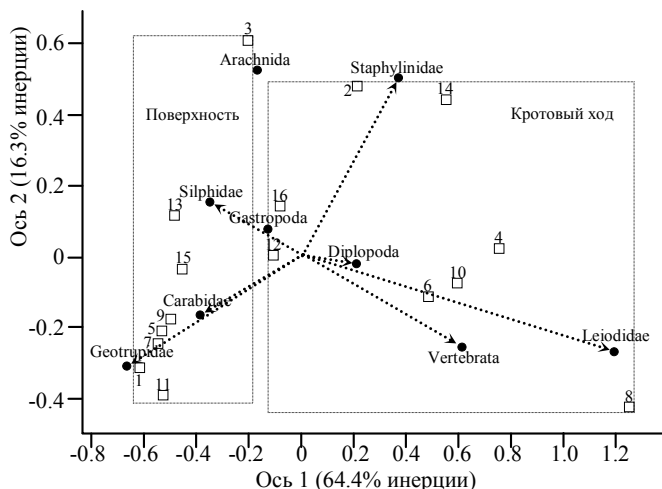


Рис. 2. Таксономические группы, тяготеющие к разным стадиям. Цифрами обозначены отдельные стадии в каждом биотопе: чётные относятся к ходам, нечётные – к поверхности почвы (см. табл. 1)

ходам тяготеют Staphylinidae и Diplopoda, наибольшее разнообразие которых в лесной зоне приурочено к почвенным и подстилочным горизонтам, а также детритофаги Leiodidae. К поверхностным стадиям – преимущественно герпетобионтные Carabidae, а также Silphidae и Geotrupidae, специализированные некро- и копрофаги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоценоотические связи крота, возникающие в результате его роющей деятельности и заключающиеся в формировании в почве новых микроклиматических условий, имеют большое значение в изученных лесных биотопах. В широколиственных и еловых лесах видовое разнообразие и численность животных в кротовых ходах не уступают таковым на поверхности, в сосновых лесах и тополевых посадках снижается. Биотопические условия в разных участках норной сети различаются сильнее, чем на поверхности; непостоянство структуры фаун в ходах обуславливается, скорее всего, тем, что большинство видов являются случайными, проникающими в ходы в поисках пищи, укрытия или для передвижения. Н. П. Вороновым (1957) показана большая межгодовая изменчивость населения ходов. Тем не менее, максимальные различия наблюдаются между ходами и поверхностью почвы. В кротовых ходах меняется соотношение крупных систематических групп: повышается обилие Vertebrata, Leiodidae, Staphylinidae и Diplopoda и уменьшается – Silphidae, Geotrupidae и Carabidae. Ботрофилами, предпочитающими обитание в кротовых ходах, можно считать лейодид *Catops borealis*, *C. fuscus* и *Choleva spadicea*, а также некоторых стафилинид. Это позволяет нам говорить об определенной устойчивой специфике фаунистического населения кротовых ходов по сравнению с поверхностными биотопами. Дополнительные исследования видового состава и структуры населения кротовых ходов в связи с разными типами наземных экосистем позволят уточнить и дополнить полученные нами выводы.

Автор признателен А. К. Жеребцову, Н. В. Шулаеву и М. А. Романову за определение видов семейств Carabidae, Staphylinidae и Leiodidae и И. А. Кшняеву за помощь в статистической обработке материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б. Д., Карпачевский Л. О. Влияние кротов на водно-физические свойства дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 1966. № 6. С. 58 – 66.
- Воронов Н. П. К изучению фауны кротовых ходов // Зоол. журн. 1957. Т. 36, № 10. С. 1530 – 1537.
- Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 61, № 6. С. 828 – 836.
- Зинченко В. К. Экологические группы пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) в норах сурков и сусликов в горах Южной Сибири // Энтомологические исследования в Северной Азии : материалы VII межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Дальнего Востока в рамках Сиб. зоол. конф. / Ин-т систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, 2006. С. 232 – 234.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ КРотовЫХ ХОДОВ

Каицев В. А. Структура микробиоценоза норы большой песчанки в Северных и Центральных Кызылкумах // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1982. № 3. С. 31 – 38.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.

Стариков В. П., Наконечный Н. В. Норовый комплекс кротов лесной зоны Западной Сибири // Состояние и перспективы заповедного дела в Уральском федеральном округе : материалы межрегион. науч.-практ. конф. / под ред. А. М. Васина, А. Л. Васиной. Ханты-Мансийск : Полиграфист, 2007. С. 216 – 219.

Шарова И. Х., Катанова Л. Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) в кротовых норах // Учён. зап. МГПИ. Т. 465. Фауна и экология животных. 1971. С. 98 – 104.

Юдин Б. С. К методике изучения зимней биологии крота (*Asioscalops altaica* Nikol-sky) // Териология. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1972. Т. 1. С. 354 – 355.

Юферева Г. И., Козьминых В. О. Материалы к фауне жесткокрылых подсемейства Cholevinae Kirby, 1837 (Coleoptera, Leioididae) Урала и Поволжья // Жесткокрылые Урала (Insecta, Coleoptera) / под ред. С. Л. Есюнина, В. Е. Ефимика, В. О. Козьминых. Пермь : Изд-во Перм. техн. ун-та, 1997. Вып. 1. С. 165 – 177.

Hartman G. D., White A. M., Wike L. D. Seasonal differences in the use of mole tunnels by short-tailed shrews *Blarina carolinensis* // American Midland Naturalist. 2001. Vol. 145, № 2. P. 358 – 366.

УДК 574.583 (282.247.414.5)

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ

А. Г. Охупкин, Е. М. Шарагина, О. О. Бондарев

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

Поступила в редакцию 26.12.11 г.

Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования. – Охупкин А. Г., Шарагина Е. М., Бондарев О. О. – Охарактеризованы состав и динамика основных структурных показателей фитопланктона Чебоксарского водохранилища в период летней межени 2011 г. Дана оценка качества воды водоёма по наиболее распространённым альгологическим характеристикам. Оценены тенденции изменения качества воды в период с конца 1960-х гг. по настоящее время.

Ключевые слова: фитопланктон, структура, динамика, Чебоксарское водохранилище, качество воды.

Phytoplankton of the Cheboksary Reservoir at the present state of its existence. – Okhapkin A. G., Sharagina E. M., and Bondarev O. O. – The composition and dynamics of main structural characteristics of the Cheboksary Reservoir phytoplankton in the summer low-water period of 2011 are characterized. Water quality evaluation according to the most common algology characteristics of the water-storage basin is given. Tendencies of water quality changes since the 1960s are estimated.

Key words: phytoplankton, structure, dynamics, Cheboksary Reservoir, water quality.

ВВЕДЕНИЕ

Фитопланктон Средней Волги и системы ее боковой приточности изучается с 1920-х гг. по настоящее время. При этом охарактеризованы видовой состав, динамика численности и биомассы водорослей, определены тенденции изменения основных структурных показателей альгоценозов в ходе эвтрофирования и загрязнения реки сточными водами, а также в связи с регулированием стока р. Волги у г. Чебоксары. С образованием на р. Волге последнего в каскаде Чебоксарского водохранилища в декабре 1980 г. завершился процесс регулирования стока великой русской реки. Уже тридцать лет этот водоём находится в промежуточном режиме наполнения (63 м БС), и в последнее время активно обсуждаются вопросы дальнейшего подъёма уровня воды. В монографии по фитопланктону Чебоксарского водохранилища (Охупкин, 1994) подробно охарактеризована история изучения планктонных водорослей р. Волги в районе создания водохранилища, представлены основные характеристики состава альгоценозов, закономерности динамики структурных показателей фитопланктона в первые десять лет после регулирования стока р. Волги плотинной Чебоксарской ГЭС. Краткие сведения о фитопланктоне водохранилища по данным 1989 и 1991 гг. приводятся в публикациях Л. Г. Корневой и В. В. Соловьёвой (Корнева, Соловьёва, 1996; Korneva, Solovyova, 1998).

Цель настоящего исследования: характеристика состава, структуры и распределения альгоценозов по течению реки, а также оценка изменений сапробности и качества вод водоёма как в период исследования, так и в ретроспективном аспекте (1960-е гг. – настоящее время).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор альгологических проб на акватории водохранилища был проведен в первой декаде июля 2011 г., характеризующей начало летнего сезона (конец периода «чистой воды»). Карта-схема водохранилища с перечнем станций неоднократно была опубликована нами ранее (например: Охапкин, 1994, 1998; Охапкин и др., 1998). Дополнительно были отобраны пробы в нижнем течении наиболее крупных притоков водоёма (реки Ока, Сура, Ветлуга) и на участках, которые по данным проектных организаций будут затоплены при отметке наполнения водохранилища 68 м БС. Станции отбора проб (всего 42) в большинстве разрезов устанавливались у правого и у левого берега. Подходы к отбору проб, идентификации видового состава водорослей, оценка структурных показателей фитопланктона приведены в предыдущих публикациях (Методика..., 1975; Охапкин, 1994). Оценка сапробности водоёма проводилась с использованием метода Пантле и Букка в модификации Сладечека путем подсчета индексов сапробности с использованием как численности, так и биомассы индикаторных видов фитопланктона (Sládeček, 1973; Wegl, 1983). Качество воды оценивалось по биомассе фитопланктона и по индексу сапробности (Руководство..., 1983; ГОСТ 2761-84, 1984; Оксийук и др., 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Состав альгоценозов водоёма, включая затопленные участки притоков, довольно разнообразен и насчитывал 202 таксона водорослей рангом ниже рода из 8 отделов. Для волжских водохранилищ распределение видового богатства по таксонам высокого ранга является очень консервативным показателем, поэтому, как и в предыдущие годы, преобладали зелёные (94 таксона видового и внутривидового ранга) и диатомовые (51 таксон) водоросли. Вслед за ними по разнообразию состава следовали цианопрокариоты (соответственно 22). Отделы Euglenophyta (10) и Chrysophyta (7) были менее богаты в таксономическом отношении. Криптофитовые, динофитовые и желтозелёные представлены одинаковым числом таксонов (по 6). Подавляющее число видов водорослей – это представители типично планктонных сообществ (75.7% состава), много ниже разнообразие компонентов литоральных (12.9%), бентосных (5.4%) ценозов и обрастателей различных субстратов (5%); 2 вида относятся к категории эпибионтов.

Значительно более половины видового состава водорослей (135 видов, 67% списка) – индикаторы сапробности воды. Из них 67 – это представители β -мезосапробной зоны, 36 относятся к группе β -о- и о- β -мезосапробов, 8 видов являются олигосапробами. Показатели более загрязнённых вод представлены меньшим числом: β - α - и α - β -мезосапробов – 19, α -мезосапробов – 5. Такое распределение индикаторных видов по зонам сапробности достаточно типично для состава сапробион-

тов водохранилища, наблюдавшегося в первые 10 лет после зарегулирования р. Волги у г. Чебоксары (Охапкин, 1994).

Распределение видовой насыщенности фитопланктона, оцененной значениями удельного видового богатства (число видов в пробе), показало, что воды, поступающие из приплотинного плёса Горьковского водохранилища (от плотины Горьковской ГЭС до устья р. Оки) мало разнообразны в таксономическом отношении (25 ± 2 вида в пробе). Река Ока вносила в водохранилище многовидовой фитопланктон (соответственно 49 ± 1 вид), в связи с чем его богатство в речной части водохранилища (устье р. Оки – с. Безводное) в сравнении с районом до устья р. Оки возрастало почти в 2 раза (45 ± 6). При этом более разнообразный планктон развивался у правого берега этого участка. От с. Безводное до устья р. Суры удельное видовое богатство фитопланктона (34 ± 4 вида) на треть снижалось в сравнении с вышележащим участком водоёма. Эта тенденция продолжалась в верхней части озёрного района водоёма (пос. Васильсурск – пос. Ильинка) (24 ± 3 таксона), и особенно обеднен состав фитопланктона в зоне приплотинного плёса (19 ± 1 таксон). Аналогичная динамика наблюдалась и в других русловых водохранилищах р. Волги, например Саратовском (Герасимова, 1996). Максимальным оказалось удельное видовое богатство фитопланктона притоков: р. Ветлуга – 53 ± 4 вида, р. Сура – 52 ± 7 , р. Ока – 49 ± 1 , р. Керженец – 39 видов. Нижнее течение рек Суры и Ветлуги характеризовалось выраженным градиентом видового богатства: состав фитопланктона заметно обеднялся в устьевых участках, где влияние подпора максимально. Для р. Оки такая динамика не установлена.

Распределение средних по различным районам водохранилища характеристик обилия и относительного участия водорослей разных отделов в формировании общих значений численности и биомассы фитопланктона представлено в табл. 1.

Таблица 1

Средние по водохранилищу общая численность (млн кл./л, над чертой), и биомасса ($г/м^3$, под чертой), а также их относительные величины (%) у различных отделов водорослей в июле 2011 г.

Районы водохранилища	Синезелёные	Диатомовые	Криптофитовые	Зелёные	Численность Биомасса
Верхний речной	0.75	0.08	0.02	0.14	1.26±0.52
	0.23	0.52	0.10	0.10	0.20±0.04
Речной	0.23	0.39	0.02	0.36	5.38±1.30
	0.01	0.88	0.02	0.09	2.25±0.54
Озёрный	0.57	0.23	0.13	0.06	3.50±1.52
	0.13	0.71	0.09	0.04	0.92±0.21
Р. Ока	0.49	0.21	<0.01	0.30	39.5±14.3
	0.01	0.88	<0.01	0.09	9.87±1.28
Р. Керженец	0.27	0.16	0.04	0.52	3.34
	0.01	0.71	0.02	0.20	1.42
Р. Сура	0.28	0.20	0.01	0.50	32.8±20.9
	0.05	0.74	0.02	0.14	9.74±5.20
Р. Ветлуга	0.11	0.42	0.05	0.41	11.9±5.2
	0.02	0.73	0.04	0.15	1.90±0.33

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Структура и обилие альгоценозов верхнего речного района водохранилища определяются стоком вод из Горьковского водохранилища и у г. Городца почти идентичны показателям, свойственным приплотинному плёсу этого водоёма. Численность и биомасса водорослей планктона здесь были невелики и колебались от 0.34 до 4.85 млн кл./л и от 0.07 до 0.35 г/м³. Две трети численности альгоценозов сформированы в основном цианопрокариотами, общая биомасса фитопланктона наполовину состояла из диатомовых водорослей в сопровождении синезелёных, криптофитовых и зелёных (см. табл. 1). Среди доминирующих видов по численности выделялись *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *Pseudanabaena mucicola* (Naum. et Hub.-Pestalozzi) Schwabe и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Born. et Flach., по биомассе доминировали *A. flos-aquae*, *Melosira varians* Ag., *M. aeruginosa* и виды рода *Cryptomonas* (табл. 2). Такие величины обилия фитопланктона и перечень доминирующих видов обычны для характеризуемого участка водохранилища и наблюдались в предыдущие годы.

Таблица 2

Состав доминирующих видов фитопланктона различных участков водохранилища

Участки водохранилища	По численности	По биомассе
Верхний речной	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Pseudanabaena mucicola</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	<i>A. flos-aquae</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>M. aeruginosa</i> , <i>Cryptomonas</i> sp. sp.
Речной	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Chroomonas acuta</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp., <i>Aphanocapsa</i> sp. sp., <i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>subtile</i> , <i>M. aeruginosa</i>	<i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp.sp., <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i>
Озёрный	<i>A. granulata</i> , <i>C. acuta</i> , <i>A. flos-aquae</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>M. aeruginosa</i>	<i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp., <i>A. ambigua</i> , <i>M. aeruginosa</i> , <i>C. acuta</i> , <i>Cryptomonas</i> sp. sp.
Р. Ока	<i>Aphanocapsa</i> sp. sp., <i>A. granulata</i> , <i>A. hantzschii</i> var. <i>subtile</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp., <i>S. subsalsum</i>	<i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp.sp., <i>A. ambigua</i> , <i>C. meneghiniana</i>
Р. Керженец	<i>Aphanocapsa</i> sp. sp., <i>Stephanodiscus</i> sp. sp., <i>M. aeruginosa</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Coelastrum astroideum</i>	<i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp., <i>C. meneghiniana</i>
Р. Сура	<i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp., <i>Pediastrum duplex</i> , <i>M. aeruginosa</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>P. boryanum</i> , <i>Dictyosphaerium tetrachotomum</i>	<i>A. granulata</i> , <i>Synedra acus</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp.
Р. Ветлуга	<i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp., <i>A. granulata</i> , <i>Aphanocapsa</i> sp. sp., <i>C. acuta</i>	<i>A. granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp. sp.

Ниже впадения р. Оки состав фитопланктона менялся, а его обилие возрастало (см. табл. 1). От г. Нижнего Новгорода до с. Безводное (зона выклинивания подпора) численность планктонных водорослей в среднем возрастала почти в 6 раз, а

биомасса – в 15 по сравнению с вышележащим участком водоёма. Максимальные величины численности и биомассы альгоценозов достигали 12.8 млн кл./л и 5.5 г/м³ соответственно (г. Нижний Новгород, ниже устья р. Оки, правый берег), а их минимальные значения составляли 1.04 млн. кл./л и 0.29 г/м³ в этом же районе в левобережном потоке, сохранившем черты структурной организации, свойственные фитопланктону верхнего речного района. Средние значения численности фитопланктона были сформированы диатомовыми, зелёными и синезелёными водорослями, биомассы – диатомовыми с сопутствием зелёных из порядка хлорококковых (см. табл. 1). Особенно сильно возростали показатели обилия диатомовых: численность – в 21 раз, биомасса – в 19 и зеленых (в 10 раз) водорослей. Состав преобладающих по численности видов образован диатомовыми, синезелеными и хлорококковыми (*Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge, *Chroomonas acuta* Uterm., *Stephanodiscus* sp.sp., *Aphanocapsa* sp.sp., *Actinastrum hantzschii* var. *subtile* Wolosz., *M. aeruginosa*), по биомассе преобладали *A. granulata*, виды рода *Stephanodiscus*, *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim. и *Cyclotella meneghiniana* Kütz.– диатомовые – индикаторы высокой трофности и сапробности вод (см. табл. 2).

Вдоль берегов сохранилась неоднородность состава фитопланктона и преобладание количественных характеристик в зоне воздействия окских вод. Средние показатели численности и биомассы альгоценозов вдоль правого берега оказались почти в 2 раза выше, чем вдоль левого.

В нижнем участке речного района (до впадения р. Суры) продолжался процесс выпадения видов из состава планктонных растительных сообществ, снижения их численности (1.95 – 3.65 млн кл./л) и биомассы (0.58 – 1.54 г/м³) в основном за счет диатомовых и зелёных водорослей. Средняя численность фитопланктона вдоль берегов (2.2 – 2.9 млн кл./л) достоверно не различалась, а биомасса была в 2 раза выше в левобережной зоне этого района водоёма (2.91 г/м³). Состав доминирующих видов по биомассе был такой же, как и в зоне выклинивания подпора.

Озёрный район водохранилища (от устья р. Суры до плотины) отличался бедным фитопланктоном как по составу, так и показателям обилия (см. табл. 1). Такое состояние характерно для стадии смены весенних планктонных фитоценозов на летние и наблюдается в водохранилищах р. Волги в зависимости от гидрологических и гидрометеорологических условий года в июне – первой половине июля. Средние значения численности оказались ниже, чем в речном районе в 1.5, а биомассы – в 2.4 раза. Максимальная показатели обилия фитопланктона отмечена в правобережной зоне этой акватории водохранилища в основном за счет вегетации диатомовых и синезелёных водорослей (см. табл. 2).

Сходным оказался и состав основных доминирующих видов по биомассе (*A. granulata*, виды рода *Stephanodiscus*, *A. ambigua*). В формировании численности заметную роль играли синезелёные водоросли (*A. flos-aquae*, *M. aeruginosa*) (см. табл. 2). Отличия от вышележащего участка водоёма заключались в выпадении из состава доминантов *C. meneghiniana*, снижении роли зелёных водорослей и возрастании значения криптофитовых (*C. acuta*, *Cryptomonas* sp. sp.), относительная

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

численность которых составила соответственно 0.13 (озёрный район) и 0.02 (речной). Локально, в правобережной части водохранилища в районе г. Чебоксары отмечены начальные стадии «цветения» воды синезелёными водорослями (*M. aeruginosa*), численность (13.6 млн кл./л) и биомасса (0.87 г/м³) которых на основной акватории водохранилища (не включая притоки) были максимальными из зарегистрированных в период исследований.

Фитопланктон главных рек системы боковой приточности водохранилища богаче в видовом отношении, чем основная его акватория, а также в подавляющем большинстве случаев отличался от нее повышенными значениями численности и биомассы. Здесь же установлена и более высокая ценозообразующая роль зелёных водорослей как компонентов планктонного комплекса эвтрофированных водотоков.

В низовьях р. Оки (Окский плёс водохранилища) численность фитопланктона была высокой и изменялась от 11.5 до 84.5 млн кл./л, а колебания биомассы составили от 5.56 до 13.17 г/м³. Наименьшие значения обилия планктонных водорослей установлены в правобережье устьевого участка реки у Молитовского моста, максимальная численность фитопланктона наблюдалась в правобережье ниже г. Павлово, а биомасса – выше г. Держинска у левого берега. Основу численности (половину средней) создавали мелкоклеточные цианопрокариоты (виды рода *Aphanocapsa*) и зелёные из хлорококковых (30%), относительная численность диатомовых много ниже (21%), хотя биомасса альгоценозов на 88% образована последними. Комплекс доминирующих видов (*A. granulata*, виды рода *Stephanodiscus*, *A. ambigua*, *C. meneghiniana*) почти в неизменном составе развивался и на всей акватории водохранилища, претерпевая незначительные локальные изменения в приплотинной части водоёма. Численность альгоценозов сформирована в основном *Aphanocapsa* sp. sp., *A. granulata*, *A. hantzschii* var. *subtile*, *Stephanodiscus* sp. sp. и *S. subsalsum* (см. табл. 2). К устью установлена тенденция снижения количественных характеристик альгоценозов с преобладанием последних в левобережном потоке, что, как и ранее, свидетельствует об эвтрофирующем воздействии Держинского промышленного узла на экосистему р. Оки. Планктонные фитоценозы, как и в предыдущие годы, характеризуют р. Оку как эвтрофно-гипертрофный водоток с повышенным уровнем сапробности вод.

Приустьевой участок р. Керженец характеризовался значительно более низкими, чем р. Ока, значениями численности и биомассы фитопланктона, половину первой создавали зелёные водоросли, а почти две трети второй – диатомовые (см. табл. 1). Состав доминирующих по численности и биомассе видов (см. табл. 2) имеет много схожего с таковым в р. Оке, чего не наблюдалось до зарегулирования стока р. Волги и что свидетельствует о постепенном росте уровня загрязнения и эвтрофирования приустьевого участка этой реки.

Средние численность и биомасса фитопланктона устьевого района р. Суры, подверженного влиянию подпора водохранилища, оказались такими же, как и в р. Оке (см. табл. 1), относительное обилие диатомовых в р. Суре несколько ниже, а зеленых выше, чем в р. Оке. Участок реки, граничащий с озёрным районом водохранилища, отличался от участков реки, расположенных выше по течению (Кур-

мыш-Пильна) умеренным развитием планктонных водорослей с преобладанием по численности синезелёных (3.18 млн кл./л), диатомовых (2.09) и зелёных (1.43) водорослей, а по биомассе – диатомовых (1.63 г/м³). Выше по течению состав фитопланктона становился разнообразнее, а обилие заметно возрастало. Максимальная вегетация планктонных водорослей наблюдается в районе Пильны (74.2 млн кл./л, 19.8 г/м³), биомасса фитопланктона на этом участке реки оказалась максимальной из зарегистрированных в период исследований.

Основу планктонных фитоценозов, судя по величинам биомассы, в р. Суры создавали *A. granulata*, *Synedra acus* Kütz., а также различные виды рода *Stephanodiscus*. Максимальный вклад в образование численности альгоценозов давали в основном обитатели высокотрофных, загрязнённых водоёмов и водотоков: *A. granulata*, *Stephanodiscus* sp. sp., *Pediastrum duplex* Meyen, *M. aeruginosa*, *A. ambigua*, *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. и *Dictyosphaerium tetrachotomum* Printz (см. табл. 2).

В районе Пильны заметнее, чем на других участках реки, развивались синезелёные водоросли (24.4 млн кл./л, 1.03 г/м³) за счет вегетации *M. aeruginosa* и видов рода *Anabaena*). В целом состав и обилие фитопланктона р. Суры такие же, как и ранее, и указывают на повышенный уровень трофии и сапробности воды, как и в р. Оке.

Фитопланктон р. Ветлуги характеризовался максимальной видовой насыщенностью сообществ и мелкоклеточностью его представителей, что при довольно высокой средней численности (11.9 млн кл./л) определило небольшую величину его биомассы (1.9 г/м³). Как и в других притоках водохранилища, численность фитопланктона сформирована в основном диатомовыми (*Aulacoseira subarctica* (O. Müll.) Haworth, *Stephanodiscus* sp. sp., *A. granulata*) и зелёными (41 – 42%), биомасса – диатомовыми (73% общей).

Результаты сапробиологического анализа и оценка качества воды водохранилища в период исследований приведены в табл. 3. Самые низкие показатели сапробности отмечены в зоне воздействия вод Горьковского водохранилища (верхний речной район) и в Ветлужском плёсе и были свойственны средним значениям для β-мезосапробной зоны. После впадения р. Оки, где их значения на ряде станций можно считать промежуточными между β-мезосапробной и α-мезосапробной зоной, качество воды водохранилища снижалось и в зоне выклинивания подпора индексы сапробности закономерно возрастали, отражая влияние окских вод на волжские водохранилищные водные массы. Вниз по течению сапробность волжских вод не становилась достоверно меньше, и в целом воды речного и большей части акватории озёрного районов водохранилища могут быть охарактеризованы как переходные к β-α-мезосапробным. В зоне приплотинного плёса качество волжских вод немного улучшалось, но сапробность оставалась более высокой, чем у вод, поступающих из Горьковского водохранилища. Сапробиологическое состояние устьевых участков Керженца и Суры может считаться относительно удовлетворительным, но величины индексов сапробности все равно были выше, чем средние для β-мезосапробной зоны, особенно рассчитанные по биомассе индикаторных видов.

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Таким образом, результаты сапробиологического анализа показали, что в Куйбышевское водохранилище поступает вода с более низкими характеристиками качества, чем вода, поступающая в Чебоксарское водохранилище из Горьковского. Такие результаты, полученные для периода «чистой» воды, когда в водохранилищах Волги, как правило, отмечаются самые высокие или близкие к таковым показатели качества воды и самоочищающей способности водоёмов, свидетельствовали о том, что возможности к самоочищению этого района Волги медленно, но неуклонно снижаются. Подтверждением сказанному является постепенное возрастание индексов сапробности разных районов Средней Волги до заполнения водохранилища (1969 – 1979 гг.), в первые десять лет существования водоёма в промежуточном режиме наполнения (1981 – 1990 гг.) (табл. 4). Такая ситуация, по нашему мнению, не может считаться экологически благополучной, дальнейший рост сапробности до 2.5 и выше, на наш взгляд, необходимо считать экологическим стрессом с трудно прогнозируемыми или вовсе непредсказуемыми биологическими последствиями.

Таблица 3

Средние индексы сапробности и класс качества воды различных районов
Чебоксарского водохранилища

Районы водохранилища	Индекс Сапробности (по численности)	Индекс сапробности (по биомассе)	ГОСТ 2761-84*	Комплексная экологическая классификация (Оксинок и др., 1993)**	Система Росгидромета (Руководство..., 1983)***
Верхний речной	2.04±0.04	2.04±0.04	I	II(2a)/ III(3a), III(3a)	III, III
Речной	2.12±0.03	2.29±0.04	II	III(3б)/ III(3б), III(3б)	III, III
Озёрный	2.19±0.04	2.20±0.05	II	III(3a)/ III(3б), III(3б)	III, III
Р. Ока	2.20±0.03	2.31±0.05	III	IV(4a) / III(3б), III(3б)	III, III–IV
Р. Керженец	2.19	2.40	II	III(3a)/ III(3б), III(3б)	III, III–IV
Р. Сура	2.11±0.03	2.21±0.05	III	IV(4a) / III(3б), III(3б)	III, III
Р. Ветлуга	1.98±0.09	2.06±0.16	II	III(3a)/ III(3a), III(3б)	III, III

Примечание. * По биомассе фитопланктона; ** в числителе – оценка по биомассе фитопланктона, класс и в скобках – разряд качества воды; в знаменателе – то же по индексу сапробности, рассчитанному по численности, через запятую – по биомассе индикаторных видов; *** по индексу сапробности, рассчитанному по численности, через запятую – по биомассе индикаторных видов.

Судя по принятым критериям (см. табл. 3), качество вод Чебоксарского водохранилища по биоиндикационным показателям фитопланктона (биомасса, индекс сапробности) в большинстве случаев оценивается III классом – воды удовлетворительной чистоты или умеренно загрязненные. Поскольку оценки состояния водохранилища по классам качества воды являются грубыми, они часто не отражают реальной картины динамики качества вод. Прогнозируемые нами еще 20 лет назад и подтвердившиеся в настоящее время негативные тенденции роста сапробности вод р. Волги, несомненно, свидетельствуют о постепенном снижении способности волжских вод к самоочищению.

Таблица 4

Динамика сапробности вод р. Волги до и после зарегулирования у г. Чебоксары

Районы р. Волги (Чебоксарского водохранилища)	Годы					Июль 2011
	1969–1975	1978–1979	1981–1985	1986–1990	1981–1990	
г. Городец – устье р. Оки (верхний речной)	1.91±0.04 1.88±0.03	1.71±0.02 1.73±0.03	1.89±0.05 1.88±0.05	2.04±0.03 2.04±0.02	1.98±0.03 1.97±0.03	2.04±0.04 2.04±0.04
Устье р. Оки – устье р. Суры (речной)	1.98±0.03 2.01±0.03	2.10±0.04 2.26±0.04	2.04±0.02 2.24±0.03	2.11±0.02 2.21±0.02	2.08±0.01 2.23±0.02	2.12±0.03 2.29±0.04
Устье р. Суры – Чебоксары (озёрный)	2.01±0.03 2.01±0.03	2.12±0.03 2.27±0.04	1.96±0.02 2.08±0.02	2.12±0.01 2.16±0.02	2.03±0.01 2.12±0.01	2.19±0.04 2.20±0.05

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, состав фитопланктона в начале лета 2011 г. насчитывал 202 вида, разновидности и формы водорослей из 8 отделов с преобладанием, как и в предыдущие годы, зелёных и диатомовых водорослей. Небогатый в качественном отношении фитопланктон, попадающий в Чебоксарское водохранилище из Горьковского, ниже устья р. Оки становился почти в два раза разнообразнее с последующим выпадением видов из сообществ и резким обеднением видового состава в 2.3 раза вниз по течению к приплотинному плёсу. Основное богатство состава планктонных водорослей сосредоточено в нижнем течении системы боковой приточности водохранилища. С экологических позиций такая динамика формирования состава планктонных сообществ водоёма не может рассматриваться как благополучная. Утрата биоразнообразия ценозов приводит к возрастанию нестабильности основных их структурно-функциональных показателей, что отражается на устойчивости экосистемы водоёма и качестве его вод.

Перечень доминирующих по биомассе видов отличался монотонностью, на основной акватории развивались, как правило, олигодоминантные сообщества (при оценке по биомассе). Степень развития планктонных водорослей невысокая, что достаточно характерно для начала летнего сезона. Более высокие показатели численности и биомассы фитопланктона отмечены, как и ранее, в Окском и Сурском плёсах водохранилища и в речном его районе. За период с конца 1960-х гг. до настоящего времени в изученном районе р. Волги отмечается устойчивая негативная тенденция к неуклонному росту сапробности водных масс, что свидетельствует о постепенной утрате волжских вод способности к самоочищению.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-00878).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимова Н. А. Фитопланктон Саратовского водохранилища / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1996. 200 с.
- ГОСТ 2761-84 Источники централизованного хозяйственно-питьевого водоснабжения. М.: Госстандарт СССР, 1984. 12 с.
- Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Структура и распределение фитопланктона водохранилищ Волги // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод / Верхне-Волжское отделение Российской экологической академии. Ярославль, 1996. С. 48 – 50.

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 239 с.

Оксиюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кле- нус В. Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, № 4. С. 62 – 76.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища / Ин-т экологии Волжско- го бассейна РАН. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 9. С. 1 – 13.

Охапки А. Г., Черников А. А., Захаров Ю. К. Динамика видового состава фитопланкто- на евтрофного водохранилища в первые годы существования // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 4. С. 69 – 78.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л. : Гидрометеоздат, 1983. 239 с.

Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // Archiv für Hydrobi- ologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie. 1973. Bd. 7. S. 1 – 218.

Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. S. 1 – 175.

Korneva L. G., Solovyova V. V. Spatial organization of phytoplankton in reservoirs of Volga River // Intern. Rev. Hydrobiology. 1998. Vol. 83. P. 163 – 166.

МАКРОЗООБЕНТОС УЗЛОВ СЛИЯНИЯ РЕК

А. А. Прокин^{1,2}, А. И. Цветков¹

¹ *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: yarrivers@gmail.com*

² *Воронежский государственный университет
Россия, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1*

Поступила в редакцию 24.11.11 г.

Макрозообентос узлов слияния рек. – Прокин А. А., Цветков А. И. – Приведены основные гидрофизические характеристики и показатели макрозообентоса устьевых областей малых и средних притоков рек Дон и Хопёр на территории Воронежской области. Описаны три типа зон слияния притоков и рек-приемников, где происходит смешение их водных масс. В зоне слияния вода отличается от вод притока и приемника по значениям электропроводности. Протяженность зоны слияния зависит от соотношения скоростей течения контактирующих водотоков. Относительно проточных участков притока и приемника в зоне смешения вод формируются специфичные по количественным и структурным характеристикам сообщества макрозообентоса. Наибольшими биомассами характеризуются сообщества донных беспозвоночных нижней границы зоны смешения вод, основу которых составляют крупные двустворчатые моллюски сем. Unionidae.

Ключевые слова: приток, устьевая зона, смешение водных масс, водоток-приемник, гидрологические процессы, макрозообентос.

Macrozoobenthos of the confluence areas of rivers. – Prokin A. A. and Tsvetkov A. I. – Main hydrological characteristics and structural indicators of the macrozoobenthos in the mouth areas of both small and medium tributaries of the Don and Koper Rivers in the Voronezh region are discussed. Three typical variants of the contact zones of tributaries and receiving rivers, where their water masses mix, are described. The water in the confluence area differs by electrical conductivity from the upstream and downstream water. The length of the confluence zone depends on the flow velocity ratio in the contacting watercourses. Macrozoobenthos communities with specific quantitative and structural characteristics are formed in the confluence zone in contrast to the flowing tributary and receiver areas. The benthic invertebrate communities in the lower boundary of the confluence zone feature the heaviest biomasses; they are predominantly formed by large *Unionidae* bivalves.

Key words: tributary, river mouth area, watercourse-recipient, mixing water zone, hydrologic processes, macrozoobenthos.

ВВЕДЕНИЕ

Особенности физико-химических характеристик (минерализация и температура воды, определяющие ее плотность, а также изменения гидродинамических условий) зон смешения разнотипных водных масс, представляют собой мощные гидрогеохимические барьеры, способствующие аккумуляции взвешенных и растворенных веществ (Dyer, 1986). Будучи эффективным природным фильтром, зона смешения обеспечивает аккумуляцию до 90% наносов, ассимиляцию биогенных элементов, эффективную физико-химическую и биологическую деактивацию токсических веществ (Lisitzin, 1999). Следовательно, участки слияния разнотипных

МАКРОЗООБЕНТОС УЗЛОВ СЛИЯНИЯ РЕК

водных объектов можно охарактеризовать как ключевые биотопы, определяющие физико-химический режим и структурно-функциональную организацию сообществ гидробионтов водоёмов-реципиентов. Большинство исследований гидрофизических и биологических показателей устьевых областей рек и участков смешения разнотипных водных масс проведено на примере областей слияния континентальных и морских вод (Михайлов, 1997, 1998). В пространстве пресноводных экосистем также существуют пограничные участки, часть из которых по ряду признаков (увеличению видового богатства, численности и биомассы) могут быть признаны экотонами (Ермохин, 2007). Любая речная система объединяет сеть притоков разного порядка, в зонах слияния которых происходит смешение водных масс (Маорс, 1995; Никитина, Чалов, 1998; Виноградова, Хмелева, 2009). Сведения о показателях развития водных организмов в зонах слияния незарегулированных водотоков ограничены (Муравейский, 1960), что и определяет необходимость дальнейшего изучения биологических характеристик узлов рек.

Реками переносится большое количество взвешенных минеральных и органических веществ, которые отлагаются в плесовых участках водотоков. Очевидно, что в замыкающем створе незарегулированного водотока количество взвеси должно быть максимальным и, следовательно, при снижении скорости течения в зоне слияния с водами приемника его осаждение будет более интенсивным. Изменение количества осаждаемого седимента не может не отразиться на структурно-функциональной организации донных биоценозов.

Цель работы – изучение показателей макрозообентоса в зонах слияния незарегулированных малых и средних водотоков с реками Дон и Хопёр, и их сравнительный анализ с показателями в граничащих системах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На основании результатов исследований в 2009 г. (Крылов и др., 2010) было определено три основных варианта зон слияния речных вод. Исследования проводили в июле 2010 г. в трех узлах слияния малых и средних притоков рек Дон и Хопёр, соответствующих описанным ранее вариантам: Икорец (N 50°58'41.46" E 39°47'16.40"), Потудань (N 51°01'15.20" E 39°08'59.15") и Савала (N 51°02'46.75" E 41°40'41.53") (рис. 1). Для выделения разнотипных участков с помощью портативного зонда «YSI-85» измеряли электропроводность (EC , мкСм/см) (все значения приведены к 25°C), содержание растворенного кислорода (O_2 , мг/л) и температуру воды (T , C), а также скорость течения (v , м/с) с помощью микрокомпьютерного скоростемера-расходомера МКРС. Для анализа расположения водных масс и построения схем зон смешения речных вод использовали спутниковые снимки, предоставленные сервисами <http://maps.google.ru/>, <http://geoportal.ntsomz.ru/>, <http://maps.yandex.ru/> и <http://www.bing.com/maps/>.

Количественные пробы макрозообентоса отбирали ковшевым дночерпателем Петерсена с площадью захвата 1/40 м², по два подьема на 1 пробу. Пробы отбирались в следующих станциях (см. рис. 1): в реке, выше впадения притока (1), в узле слияния: по створу (2) правобережная рипаль (δ) – медиаль (a) – левобережная рипаль (ϵ) и в зоне смешения вод (3) – верхняя граница зоны (определяемая по

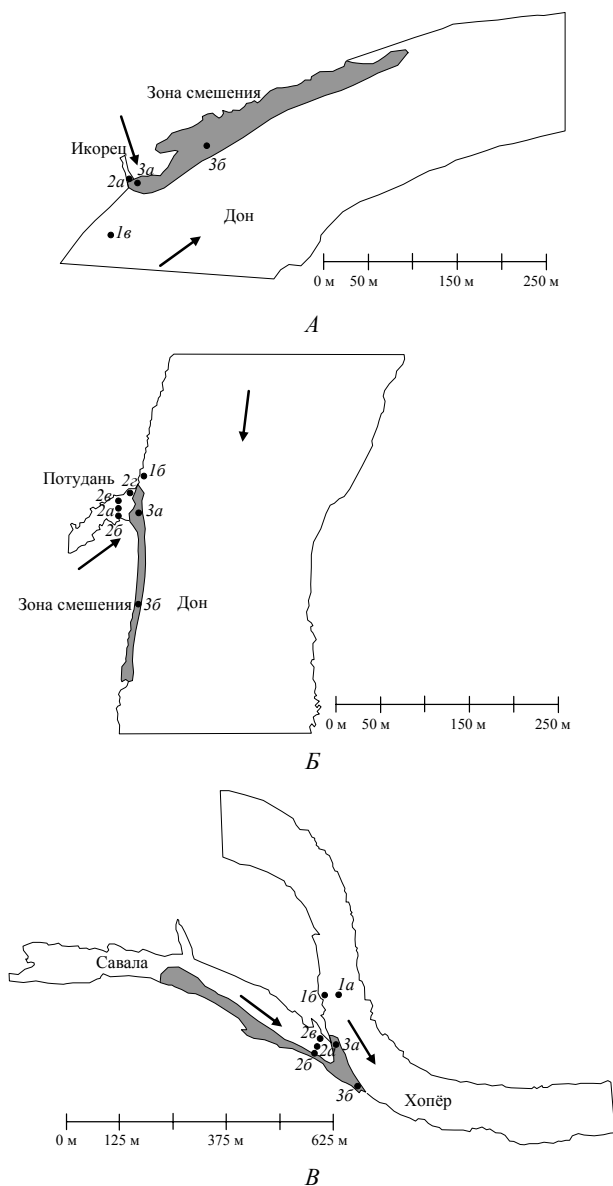


Рис. 1. Схема узлов слияния рек Икорец – Дон (А), Потудань – Дон (Б), Савала – Хопёр (В): 1 – водоток-приемник выше слияния с притоком, 2 – приток, 3 – зона смешения вод; а – медиаль, б – правобережная рипаль, в – левобережная рипаль, г – залив

90%-ной обеспеченности водами притока (по электропроводности)) (а) и ее нижняя граница (около 100 м ниже по течению от устья притока, определяемая как 90%-ная обеспеченность водами приемника (по электропроводности)) (б). В р. Икорец, где асимметрия склонов не выражена, а ширина реки не более 3 м, при вдольбереговом типе зарастания, была взята лишь 1 проба в середине реки – условно «медиаль», так как различий в биотопическом расчленении по створу реки не было отмечено. Всего было обработано 18 проб.

Для идентификации донных беспозвоночных использовали современные определители (Определитель пресноводных..., 1994, 1995, 1997, 1999, 2001, 2004).

Для выявления структуры доминирования виды донных беспозвоночных ранжировали по индексу плотности (Арабина и др., 1988), на основе 2-х видов с максимальными значениями индекса давали название сообществу (в данном случае – летнему аспекту). При изучении структуры макрозообентоса анализировали общее число видов (n), численность (N , экз./м²), биомассу (B , г/м²), индекс разнообразия Шеннона (бит/экз.), в котором ин-

формация рассматривается как мера разнообразия (Шмальгаузен, 1968; Алимов, 2001) с учетом m_H , H_{max} , H_{min} (Odum, 1967), где m_H – стандартная ошибка индекса Шеннона, H_{max} – максимальное информационное разнообразие при данном наборе видов, H_{min} – минимальное информационное разнообразие при данном наборе видов. Кроме того, использовали показатель доминирования Симпсона (Одум, 1975) как меру связности (C_c – по численности, C_b – по биомассе), показатель видового разнообразия Маргалефа (Margalef, 1968) (α), параметр организации системы Фон Ферстера (F) (Фон Ферстер, 1964) как показатель степени недоиспользования сообществом информационных ресурсов, долю биомассы хищников, слагающуюся из относительного обилия облигатных зоофагов и 1/2 факультативных хищников (B_x). Сведения о трофической специализации организмов были взяты из сводки А. В. Монакова (1998).

Данный комплекс характеристик сообществ использовался для оценки «оптимальности» организации их структуры, отражающей их сложность, т.е. неопределенность и однородность. «Оптимизацию» отражало высокое видовое богатство (n), видовое разнообразие (α), реальное (H) и максимальное (H_{max}) информационное разнообразие и их низкая результирующая характеристика (F), квалифицирующая степень недоиспользования информационных ресурсов (избыточность). Положительным для оптимизации структурных характеристик мы также считали высокую долю биомассы хищников, так как известно, что пресс хищников снижает интенсивность межвидовой конкуренции и стимулирует увеличение видового разнообразия (Алимов, 2001). Высокая степень доминирования отдельных видов и интегральный показатель относительного доминирования всех видов в сообществе (связность или концентрация доминирования) и по численности (C_N) и по биомассе (C_B) ведет к усилению жесткости связей в нем. Если в некоторых случаях она повышает долговременную стабильность сообщества (Алимов, 2001) в относительно постоянных условиях среды для доминантов, все же негативно сказывается на его сложности, отражающей неопределенность и однородность структуры через выравнивание обилия составляющих его видов. Поэтому «оптимально» структурированным мы считаем сообщества с низкими значениями концентрации доминирования (связности).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В июле 2010 г. на изученных участках выявлен 101 вид (и таксоны, не определенные до видового уровня) донных беспозвоночных, относящихся к 72 родам, 39 семействам (табл. 1). Виды *Tanytarsus medius* Reiss et Fittkau, 1971 (Diptera, Chironomidae) и *Monophilus griseus* (Meigen, 1804) (Diptera, Limoniidae) ранее не указывались для Центрального Черноземья РФ. Большая часть макробеспозвоночных (64 вида) относятся к классу Insecta, в составе которого преобладают представители отряда Diptera, преимущественно за счет хирономид (40 видов и таксонов, не определенных до видового уровня).

Узел слияния рек Икорец и Дон. Река Икорец – левый приток р. Дон, впадающий в него в 1267 км от устья (Дмитриева, 2008). Дно песчано-гравийное, ширина русла ≤ 5 м, глубины ≤ 1.5 м, температура воды до впадения в Дон 25.3°C,

электропроводность 910 мкСм/см, скорость течения 0.52 м/с, тип зарастания макрофитами – вдоль береговой с проективной площадью зарастания ≤ 10%.

Таблица 1

Таксономический состав макрозообентоса исследованных узлов слияния рек

Таксоны	Савала – Хопёр							Икорец – Дон					Потудань – Дон					
	1а	1б	2а	2б	3а	3б	1а	2а	3а	3б	1б	2а	2б	2а	2б	3а	3б	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Poryfera																		
<i>Spongilla lacustris</i> L., 1759								+										
Bryozoa																		
<i>Cristatella mucedo</i> (Cuvier, 1798)			+											+				
<i>Plumatella repens</i> (L., 1758)											+							+
Oligochaeta																		
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1902)						+	+			+			+					+
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1773)										+							+	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862						+												
<i>Limnodrilus</i> sp.								+										
<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube, 1861)														+		+		
<i>Potamothrix</i> sp.				+														
Hirudinea																		
<i>Piscicola fasciata</i> Kollar, 1842												+						
<i>Erpobdella octoculata</i> (L., 1758)								+						+				
<i>Helobdella stagnalis</i> (L., 1758)														+	+			
<i>Glossiphonia complanata</i> (L., 1758)						+								+				
<i>Hemiclepsis marginata</i> (Müller, 1774)																		+
Bivalvia																		
<i>Pisidium amnicum</i> (Müller, 1774)		+			+	+	+			+	+		+					+
<i>Pisidium inflatum</i> (Muehlfeld in Porro, 1838)																+	+	
<i>Pisidium</i> sp.									+									
<i>Rivicoliana</i> spp.							+	+		+	+		+	+				+
<i>Amesoda scaldiana</i> (Normand, 1844)										+								
Euglesidae gen. sp.														+				
<i>Anodontha cygnea</i> (L., 1758)							+											
<i>Anodontha</i> sp. (juv.)																		+
<i>Pseudanadonta</i> sp. (juv.)										+								
<i>Crassiana crassa</i> (Philipsson, 1788)																		+
<i>Unio rostratus</i> Lamarck, 1799		+	+															
<i>Tumidiana tumida</i> (Philipsson, 1788)			+	+			+			+		+						+
<i>Tumidiana muelleri</i> (Rossmmaessler, 1836)							+											
Gastropoda																		
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (L., 1758)										+			+					
<i>Theodoxus sarmaticus</i> (Lindholm, 1901)																		+
<i>Lytoglyphus naticoides</i> Pfeiffer, 1828	+	+			+	+	+		+	+	+		+	+		+	+	+
<i>Viviparus viviparus</i> (L., 1758)			+				+		+	+		+	+				+	+
<i>Cincinna ambigua</i> (Westerlund, 1873)		+		+		+												
<i>Bythinia tentaculata</i> (L., 1758)		+					+				+							
<i>Codiella leachi</i> (Sheppard, 1823)								+										
<i>Lymnaea fontinalis</i> (Studer, 1820)													+					
Crustacea																		
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (Sars, 1895)								+			+							+
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)								+			+							+

МАКРОЗООБЕНТОС УЗЛОВ СЛИЯНИЯ РЕК

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
INSECTA																			
Odonata																			
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)			+																
<i>Enallagma cyathigerum</i> Charpentier, 1840						+													
Ephemeroptera																			
<i>Ephemera vulgata</i> L., 1858					+									+				+	
<i>Heptagenia flava</i> Rostok, 1878														+					
<i>Caenis horaria</i> (L., 1758)							+												
<i>Caenis macrura</i> Stephens, 1835														+					
<i>Cloeon</i> группы dipterum (sensu Kluge, 1997)													+						
Heteroptera																			
<i>Ranatra linearis</i> L., 1758														+					
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (L., 1758)															+				
Trichoptera																			
<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur, 1842)											+								
<i>Lype</i> sp.														+					
<i>Hydropsyche contubernalis</i> MacLachlan, 1865								+											
<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834					+														
<i>Ceraclea excisa</i> (Morton, 1904)																			+
<i>Ceraclea</i> sp. (pupa)															+				
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834								+			+								
Coleoptera																			
<i>Platambus maculatus</i> (L., 1758)		+																	
<i>Laccophilus</i> sp. (larva)															+				
Diptera																			
Chironomidae																			
<i>Ablabesmyia monilis</i> (L., 1758)	+	+				+			+										
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer, 1918						+			+				+						
<i>Procladius choreus</i> Meigen, 1804										+			+					+	
<i>Zavrelimyia</i> sp.														+					
<i>Eukiefferiella</i> группы <i>gracei</i> *																		+	
<i>Eukiefferiella</i> sp.																			+
<i>Psectrocladius obvius</i> (Walker, 1856)																			+
<i>Psectrocladius</i> sp.								+											
<i>Cricotopus</i> sp.																			+
<i>Paracricotopus</i> sp.														+					
<i>Rheotanytarsus</i> sp.																		+	
<i>Cladotanytarsus</i> группы <i>mancus</i>						+			+										+
<i>Tanytarsus verrali</i> Goetghebuer, 1928						+													
<i>Tanytarsus medius</i> Reiss et Fittkau, 1971																			+
<i>Tanytarsus pseudolestagei</i> Shilova, 1976																			+
<i>Tanytarsus</i> группы <i>mendax</i>						+													
<i>Tanytarsus</i> группы <i>excavatus</i>														+					
<i>Paratanytarsus austriacus</i> (Kieffer, 1924)											+		+	+					
<i>Paratanytarsus</i> sp.																			+
<i>Chernovskiiia ra</i> (Ulomsky, 1941)													+						
<i>Robackia demereji</i> (Kruseman, 1933)																			+
<i>Cryptochironomus</i> группы <i>defectus</i>			+	+					+	+						+	+		
<i>Endochironomus tendens</i> (F., 1775)						+					+								
<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeger, 1839)										+									
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)		+						+			+		+	+					

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> (Kieffer, 1913)													+						
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schränk, 1803)							+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Polypedilum</i> группы <i>nubeculosum</i>		+			+	+			+	+		+	+			+			
<i>Polypedilum</i> группы <i>convictum</i>													+						
<i>Microtendipes</i> группы <i>pedellus</i>												+	+						
<i>Paratendipes</i> группы <i>albimanus</i>												+	+			+	+		
<i>Parachironomus arcuatus</i> (Goetghebuer, 1919)													+						
<i>Parachironomus varus</i> (Goetghebuer, 1921)													+						
<i>Parachironomus</i> группы <i>frequens</i>																		+	
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)						+													
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	+							+											
<i>Chironomus melanotus</i> Keyl, 1961								+	+		+	+						+	
<i>Chironomus</i> sp.													+						
Chironomini sp. 1. (pupa)																		+	
Chironomidae sp. 2. (pupa)												+	+						
Прочие Nematocera																			
<i>Palpomyia lineata</i> (Meigen, 1804)		+				+													
<i>Mallochohelea setigera</i> (Loew, 1864)				+	+										+				
Simuliidae gen sp.									+										
<i>Anopheles</i> aff. <i>maculipennis</i> Meigen, 1818													+						
<i>Monophilus griseus</i> (Meigen, 1804)																		+	
Brachycera																			
Muscidae sp. (pupa)										+									

* Названия таксонов уровня группы видов, не имеющих ранга и, таким образом, не подпадающих под действие Международного кодекса зоологической номенклатуры (ICZN), даны в соответствии с соответствующими определителями. Например, для семейства Chironomidae по определителю Е. А. Макаренко, М. А. Макаренко (1999). Обозначения станций отбора проб в табл. 1 – 4 соответствуют обозначениям на рис. 1.

Река Дон выше впадения р. Икорец характеризуется песчаным дном, ширина русла ≤ 135 м, глубина ≤ 1.2 м, температура воды 25.8°C , электропроводность 467 мкСм/см, скорость течения 0.44 м/с, тип зарастания макрофитами — вдольбереговой с очень малой проективной площадью покрытия.

Протяженность зоны смешения рек Дон и Икорец ~ 210 м (см. рис. 1 А), скорость течения 0.15 м/с, электропроводность 874 мкСм/см на поверхности и 806 мкСм/см у дна. На верхней границе зоны смешения ($EC = 724 - 756$ мкСм/см) четко выделялся участок активной седиментации протяженностью ~ 45 м, на котором происходило массовое развитие высших водных растений. К нижней границе электропроводность воды уменьшалась до 603 мкСм/см на всех горизонтах. Наибольшие изменения электропроводности (от 724 до 870 мкСм/см) наблюдались на протяжении первых 10 м зоны слияния. В самом начале зоны смешения разница между поверхностью и дном доходила до 70 мкСм/см, но ниже по течению (к началу зоны седиментации) воды постепенно перемешивались.

Максимальная общая численность организмов отмечалась в сообществах р. Дон выше впадения р. Икорец (ст. 1в) и верхней границы смешения вод (ст. 3б), где доминировали ракообразные, в основном *Chelicorophium curvispinum*, а в зоне смешения, кроме того, Chironomidae (табл. 2). В медиали р. Икорец (ст. 2а), где

МАКРОЗООБЕНТОС УЗЛОВ СЛИЯНИЯ РЕК

основу численности составляли *Gastropoda* и «прочие *Insecta*», и на верхней границе зоны смешения вод (ст. 3а), где преобладали *Chironomidae*, плотность донных беспозвоночных была существенно ниже.

Таблица 2

Общая численность макрозообентоса исследованных узлов слияния рек

Значимые группы	Савала – Хопёр						Икорец – Дон				Потудань – Дон							
	1а	1б	2в	2а	2б	3а	3б	1в	2а	3а	3б	1б	2г	2в	2а	2б	3а	3б
	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$	$\frac{N}{\%N}$
Poryfera	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{20}{0.4}$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryozoa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{20}{0.4}$	-	-	-	-	-	-	$\frac{20}{1.7}$
Oligochaeta	-	-	-	40 28.6	280 53.9	40 4.5	180 7.9	60 1.2	-	160 16.3	40 0.8	-	80 2.7	220 14.5	-	280 46.7	-	$\frac{20}{1.7}$
Hirudinea	-	-	-	-	$\frac{20}{3.8}$	-	-	$\frac{20}{0.4}$	-	-	$\frac{20}{0.4}$	-	140 4.8	$\frac{20}{1.3}$	-	-	$\frac{20}{2.0}$	-
Bivalvia	-	40 11.1	40 33.3	60 42.8	20 3.8	40 4.5	980 43.0	60 1.2	20 5.2	120 12.3	160 3.2	-	220 7.5	420 27.6	20 33.3	60 10.0	120 12.2	$\frac{40}{3.4}$
Gastropoda	100 71.4	220 61.1	40 33.3	20 14.3	20 3.8	180 20.5	760 33.3	-	180 47.4	20 2.0	500 10.1	-	220 7.5	180 11.8	-	60 10.0	380 38.8	200 16.9
Crustacea	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{4200}{85.4}$	-	-	$\frac{2360}{47.8}$	-	-	-	-	-	-	$\frac{160}{13.6}$
Chironomidae	40 28.6	60 16.7	20 16.7	-	120 23.1	480 54.5	360 15.8	460 9.4	60 15.8	680 69.4	1780 36.0	120 66.7	2240 76.2	340 22.4	40 66.7	200 33.3	380 38.8	700 59.3
Прочие <i>Insecta</i>	-	40 11.1	20 16.7	20 14.3	60 11.5	140 15.9	-	100 2.0	120 31.6	-	60 1.2	60 33.3	40 1.4	280 18.4	-	-	80 8.2	40 3.4
ΣN	140	360	120	140	520	880	2280	4920	380	980	4940	180	2940	1520	60	600	980	1180

Наибольшей биомассой отличался зообентос на нижней границе зоны смешения вод (ст. 3б), где доминировали *Gastropoda* и *Bivalvia* (табл. 3а, б). Также за счет *Gastropoda* большая биомасса (> 100 г/м²) донных макробеспозвоночных отмечена на медиали р. Икорец (ст. 2а). В Дону выше впадения притока (ст. 1в) и на верхней границе зоны смешения рек (ст. 3б) величины общей биомассы были низкими, из-за мелких размеров доминантов – моллюсков сем. *Pisidiidae*, а в р. Дон, кроме того, *Ch. curvispinum*.

По видовому богатству выделялось сообщество *Viviparus viviparus* + *Chelicorophium curvispinum* на нижней границе зоны смешения вод (ст. 3б), где видовое богатство было в два раза выше, чем в других сообществах (табл. 4а, б). Видовое разнообразие (α) и потенциальное информационное (H_{max}) макрозообентоса здесь также были максимальными, но реальное информационное разнообразие (H) уступает значениям для сообществ медиали р. Икорец (ст. 2а) и верхней границы зоны смешения вод (ст. 3а) (см. табл. 4а). Эти сообщества, даже при высокой концентрации доминирования биомассы (C_B), характеризовались низкой степенью недоиспользования информационных ресурсов (F) и выглядели наиболее оптимально структурированными в ряду исследованных. Сообщество *Chelicorophium curvispinum* + *Rivicoliana* sp. р. Дон выше впадения р. Икорец (ст. 1в) уступало прочим по видовому богатству незначительно, однако характеризовалось наименее опти-

мальным соотношением характеристик вследствие высокой степени доминирования *Ch. curvispinum*.

Таблица 3а

Общая биомасса макрозообентоса исследованных узлов слияния рек

Значимые группы	Икорец – Дон				Потудань – Дон						
	<i>1в</i>	<i>2а</i>	<i>3а</i>	<i>3б</i>	<i>1б</i>	<i>2з</i>	<i>2в</i>	<i>2а</i>	<i>2б</i>	<i>3а</i>	<i>3б</i>
	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$
Polyfera	$\frac{1.10}{3.0}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Bryozoa	–	–	–	$\frac{1.20}{0.2}$	–	–	–	–	–	–	$\frac{33.36}{5.1}$
Oligochaeta	$\frac{0.08}{0.2}$	–	$\frac{0.28}{1.7}$	$\frac{0.04}{<0.1}$	–	$\frac{0.16}{0.2}$	$\frac{0.76}{2.2}$	–	$\frac{0.68}{14.1}$	–	$\frac{0.04}{<0.1}$
Hirudinea	$\frac{0.06}{0.2}$	–	–	$\frac{0.04}{<0.1}$	–	$\frac{0.34}{0.3}$	$\frac{0.20}{0.6}$	–	–	$\frac{0.12}{<0.1}$	–
Bivalvia	$\frac{23.52}{63.5}$	$\frac{0.28}{0.3}$	$\frac{13.84}{84.0}$	$\frac{151.40}{24.0}$	–	$\frac{12.69}{11.4}$	$\frac{15.68}{45.7}$	$\frac{2.80}{97.2}$	$\frac{2.73}{56.8}$	$\frac{33.09}{11.9}$	$\frac{540.55}{83.2}$
Gastropoda	–	$\frac{105.79}{99.1}$	$\frac{1.48}{9.0}$	$\frac{469.01}{74.4}$	–	$\frac{95.21}{85.8}$	$\frac{15.30}{44.6}$	–	$\frac{1.28}{26.6}$	$\frac{244.32}{87.8}$	$\frac{74.82}{11.5}$
Crustacea	$\frac{10.26}{27.7}$	–	–	$\frac{5.36}{0.8}$	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.30}{<0.1}$
Chironomidae	$\frac{1.20}{3.2}$	$\frac{0.07}{0.1}$	$\frac{0.88}{5.3}$	$\frac{3.22}{0.5}$	$\frac{0.10}{55.6}$	$\frac{2.47}{2.2}$	$\frac{0.22}{0.6}$	$\frac{0.08}{2.8}$	$\frac{0.12}{2.5}$	$\frac{0.56}{0.2}$	$\frac{0.64}{0.1}$
Прочие Insecta	$\frac{0.81}{2.2}$	$\frac{0.62}{0.6}$	–	$\frac{0.12}{<0.1}$	$\frac{0.08}{44.4}$	$\frac{0.14}{0.1}$	$\frac{2.14}{6.2}$	–	–	$\frac{0.15}{<0.1}$	$\frac{0.14}{<0.1}$
Σ В	37.03	106.76	16.48	630.39	0.18	111.01	34.30	2.88	4.81	278.24	649.85

Таблица 3б

Общая биомасса макрозообентоса исследованных узлов слияния рек

Значимые группы	Савала – Хопёр						
	<i>1а</i>	<i>1б</i>	<i>2в</i>	<i>2а</i>	<i>2б</i>	<i>3а</i>	<i>3б</i>
	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$	$\frac{В}{\%В}$
Polyfera	–	–	–	–	–	–	–
Bryozoa	–	–	–	–	–	–	–
Oligochaeta	–	–	–	$\frac{0.08}{<0.1}$	$\frac{0.51}{23.2}$	$\frac{0.08}{0.9}$	$\frac{0.92}{<0.1}$
Hirudinea	–	–	–	–	$\frac{0.05}{2.3}$	–	–
Bivalvia	–	$\frac{208.43}{95.7}$	$\frac{281.62}{80.2}$	$\frac{343.00}{99.8}$	$\frac{0.44}{20.0}$	$\frac{1.99}{21.1}$	$\frac{10888.94}{94.8}$
Gastropoda	$\frac{5.40}{98.5}$	$\frac{9.08}{4.2}$	$\frac{69.24}{19.7}$	$\frac{0.39}{0.1}$	$\frac{0.58}{26.4}$	$\frac{6.02}{63.8}$	$\frac{469.86}{4.9}$
Crustacea	–	–	–	–	–	–	–
Chironomidae	$\frac{0.08}{1.5}$	$\frac{0.10}{<0.1}$	$\frac{0.07}{<0.1}$	–	$\frac{0.08}{3.6}$	$\frac{0.40}{4.2}$	$\frac{0.81}{<0.1}$
Прочие Insecta	–	$\frac{0.11}{<0.1}$	$\frac{0.08}{<0.1}$	$\frac{0.03}{<0.1}$	$\frac{0.54}{24.5}$	$\frac{0.94}{10.0}$	–
Σ В	5.48	217.72	351.01	343.50	2.20	9.43	11482.29

Таким образом, в узле слияния рек Икорец и Дон наиболее сложной структурой характеризовался макрозообентос без участия в доминантном комплексе *Ch. curvispinum*, которые, за счет высоких показателей доминирования, приводили к упрощению организации сообществ.

Узел слияния рек Потудань и Дон. Река Потудань – правый приток р. Дон, впадающий в него в 1316 км от устья. Дно песчано-гравийное, ширина русла ≤ 10 м, глубины ≤ 1.5 м; температура воды до впадения в Дон 19.8°C, электропроводность

МАКРОЗООБЕНТОС УЗЛОВ СЛИЯНИЯ РЕК

743 мкСм/см, скорость течения 0.3 – 1.0 м/с, основной тип зарастания макрофитами – вдоль береговой с проективной площадью зарастания до 10%. На перекатах зарастание сплошное по всему стрежню течения.

Таблица 4а

Структурные характеристики сообществ макрозообентоса
исследованных узлов слияния рек

Зоны слияния	Икорец – Дон				Потудань – Дон						
Биотопы	1в	2а	3а	3б	1б	2г	2в	2а	2б	3а	3б
Сообщество (р)	<i>Chelicorophium curvispinum</i> (149.7) + <i>Rivicoliana</i> sp. (37.6)	<i>Viviparus viviparus</i> (76.8) + <i>Lythoglyphus naticoides</i> (17.2)	<i>Amesoda scaldiana</i> (15.3) + <i>Polypedilum</i> sp. <i>nubeculosum</i> (8.2)	<i>Viviparus viviparus</i> (405.8) + <i>Chelicorophium curvispinum</i> (105.1)	<i>Chernovskia ra</i> (2.7) + <i>Anopheles</i> sp. <i>maculipennis</i> (1.1)	<i>Viviparus viviparus</i> (88.8) + <i>Pistidium amnicum</i> (30.9)	<i>Rivicoliana</i> sp. (81.2) + <i>Lythoglyphus naticoides</i> (31.4)	<i>Pistidium inflatum</i> (7.5) + <i>Cryptochironomus</i> sp. <i>defectus</i> (1.1)	<i>Pistidium inflatum</i> (12.8) + <i>Psammoclydes barbatus</i> (12.2)	<i>Viviparus viviparus</i> (250.2) + <i>Tumidiana tumida</i> (22.6)	<i>Crassiana crassa</i> (103.9) + <i>Viviparus viviparus</i> (99.7)
n	11	10	13	23	4	29	18(+1)	3	10	15	18
H ±m	1.26±0.03	3.03±0.05	3.13±0.04	2.84±0.03	1.66±0.07	3.67±0.03	3.35±0.04	1.58±0.02	2.80±0.05	3.31±0.04	3.33±0.04
H _{min} – H _{max}	0.03–3.46	0.24–3.32	0.14–3.70	0.06–4.52	0.15–2.00	0.12–4.86	0.13–4.17	0.24–1.58	0.16–3.32	0.16–3.91	0.17–4.17
F	0.64	0.09	0.15	0.37	0.17	0.24	0.20	0.00	0.16	0.15	0.20
α	1.18	1.51	1.74	2.59	0.58	3.51	2.32	0.49	1.41	2.03	2.40
C _N	0.64	0.15	0.15	0.26	0.38	0.13	0.14	0.33	0.21	0.14	0.15
C _B	0.44	0.85	0.52	0.56	0.28	0.52	0.31	0.95	0.41	0.76	0.70
B _с , %	12.42	<0.01	0.20	0.13	0.00	<0.01	1.28	0.00	0.00	<0.01	0.03

Река Дон выше впадения р. Потудань характеризуется песчаным дном, ширина русла ≤ 150 м, глубина ≤ 1.2 м, температура воды 24.4°C, электропроводность 436 мкСм/см, скорость течения 0.38 м/с, тип зарастания макрофитами – вдоль береговой с очень малой проективной площадью покрытия.

Зона смешения вод этих двух рек представляла собой длинный узкий язык длиной ~ 130 – 140 м, тянущийся вдоль правого берега р. Дон (см. рис. 1 Б), фактически сплошь заросший рдестом. Температура воды в зоне смешения постепенно увеличивалась с 22.9 до 23.4°C. Скорость течения непосредственно в контактной зоне 0.16 м/с. Наиболее резкие перепады электропроводности (от 683 до 600 мкСм/см) наблюдались на протяжении первых 10 м зоны смешения. Через 90 м, вследствие разбавления менее минерализованными водами р. Дон, электропроводность воды снижалась до 566 мкСм/см.

Наименьшая численность макрозообентоса зарегистрирована в р. Дон выше впадения р. Потудань (ст. 1б) и на медиали притока (ст. 2а), где при минимальном

разнообразии значимых групп, основной вклад в ее сложение вносили Chironomidae (см. табл. 2). Наиболее высокая численность макрозообентоса отмечена в левобережной рипали (ст. 2в) и в заливе устья р. Потудань (ст. 2з), а также на нижней границе зоны смешения

Таблица 46
Структурные характеристики сообществ макрозообентоса исследованных узлов слияния рек

Зоны слияния	Савала – Хопёр						
Биотопы	1а	1б	2в	2а	2б	3а	3б
Сообщество (р)	<i>L. naticoides</i> (23.2) + <i>Ablabesmyia monilis</i> <i>Dicrotendipes nervosus</i> (0.9)	<i>Unio rostratus</i> (64.5) + <i>Cincina ambigua</i> (24.7)	<i>Unio rostratus</i> (64.1) + <i>Viviparus viviparus</i> (52.6)	<i>Tumidiana tumida</i> (143.5) + <i>Cincina ambigua</i> (2.8)	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (11.9) + <i>Lythoglyphus naticoides</i> (3.4)	<i>Cincina ambigua</i> (26.9) + <i>Pisidium amnicum</i> (8.9)	<i>Tumidiana tumida</i> (2112.3) + <i>Viviparus viviparus</i> (392.8)
<i>n</i>	3	10	5(+1)	4	10	14	12
<i>H</i>	1.15±	2.81±	2.25±	1.84	2.34±	2.93±	3.12±
<i>±m</i>	0.09	0.07	0.05	±0.06	0.07	0.05	0.02
<i>H_{min}</i>	0.12–	0.25–	0.28–	0.18–	0.18–	0.17–	0.06–
<i>H_{max}</i>	1.58	3.32	2.32	2.00	3.32	3.81	3.58
<i>F</i>	0.27	0.15	0.03	0.08	0.29	0.23	0.13
<i>α</i>	0.40	1.53	0.84	0.61	1.44	1.92	1.42
<i>C_N</i>	0.55	0.20	0.22	0.31	0.32	0.21	0.13
<i>C_B</i>	0.97	0.91	0.43	0.99	0.20	0.31	0.80
<i>Б_х</i> , %	0.73	<0.01	<0.01	<0.01	22.72	10.82	0.00

(ст. 3б) (см. табл. 3а, б). На верхней границе зоны слияния доминировали Gastropoda, а на нижней – Bivalvia. Минимальная биомасса донных беспозвоночных зарегистрирована в рипали р. Дон выше впадения притока (ст. 1б). Сообщества проточного участка р. Потудань характеризовались сильным разбросом биомассы при более высоких показателях в левобережье, где ведущую роль играли Gastropoda, и низких в медиали и правобережной рипали, где доминировали мелкие Bivalvia.

Комплекс структурных характеристик указывает на то, что наиболее сложно организованы были сообщества левобережной рипали р. Потудань (ст. 2в) и зоны смешения вод притока и приемника (ст. 3а и 3б). Здесь наблюдалось высокое видовое богатство, реальное и потенциальное информационное разнообразие, а также видовое разнообразие за счет низких концентраций доминирования численности. Обедненное в видовом отношении сообщество р. Дон (ст. 1б) структурировано слабо (см. табл. 4а).

ней границе зоны смешения вод (ст. 3б). В заливе устья притока и на нижней границе зоны смешения вод наиболее значимыми были Chironomidae. В левобережной рипали общая численность слагалась множеством значимых групп макрозообентоса. В правобережной рипали р. Потудань (ст. 2б) в условиях размыва берега и на верхней границе зоны смешения вод (ст. 3а) в условиях усиленной турбулентности потока общая численность была минимальной и в первом случае определялась в основном Oligochaeta и Chironomidae, во втором – Chironomidae и Gastropoda.

Наиболее высокой биомассой отличались сообщества зоны смешения вод, при больших значениях на нижней границе

Узел слияния рек Савала и Хопёр. Река Савала – правый и самый крупный приток р. Хопёр, впадающий в 315 км от ее устья (Дмитриева, 2008). Дно песчано-гравийное, ширина русла ≤ 60 м, глубина ≤ 5 м; температура воды 25.9°C, электропроводность 1270 мкСм/см, скорость течения 0.02 м/с, основной тип зарастания макрофитами – вдоль береговой с проективной площадью зарастания $\leq 20\%$.

Река Хопёр выше впадения р. Савала характеризуется песчаным дном, ширина русла ≤ 80 м, глубина ≤ 1.5 м, температура воды 21.1°C, электропроводность 810 мкСм/см, скорость течения 0.3 м/с, тип зарастания макрофитами – вдоль береговой с очень малой проективной площадью покрытия.

Малые скорости течения и большие глубины притока способствовали проникновению вод р. Хопёр в р. Савала. При этом зона смешения вод тяготела к правому берегу притока и обнаруживалась узкой полосой шириной 1.5 – 2 м (см. рис. 1 В). В центре зоны смешения преобладали циклонические течения. Чем ближе к левому берегу, тем меньше был вклад смешанных вод рек Савала и Хопёр. Уже на середине русла (при глубинах > 1 м) обнаруживались воды притока с электропроводностью, максимально приближенной к водам Савалы (ЕС 1224 – 1248 мкСм/см). Зона смешения вод этих двух рек была протяженностью ~ 350 м. В непосредственном контакте вод галоклин вод достигал 100 мкСм/см – 880 на поверхности и 980 мкСм/см у дна (на глубине 4.5 м).

Максимальная численность макрозообентоса обнаружена на нижней границе зоны смешения вод притока и приемника (ст. 3б), минимальная – на медиали рек (ст. 1а и 2а) и левобережной рипали р. Савала (ст. 2в). По вкладу в общую численность в сообществах р. Хопёр наиболее значимыми были *Gastropoda*, на нижней границе зоны смешения рек (ст. 3б), медиали р. Савала (ст. 2а) – *Bivalvia*, в левобережной рипали р. Савала (ст. 2в) – *Gastropoda* и *Bivalvia*. В правобережной рипали р. Савала (ст. 2б) наибольшее значение имели *Chironomidae* и *Oligochaeta*, а на верхней границе зоны смешения вод (ст. 3а) – *Chironomidae* при достаточно высоких значениях обилия *Gastropoda* (см. табл. 2).

На нижней границе зоны смешения вод (ст. 3б) за счет доминирования *Bivalvia* (94.8%) биомасса макрозообентоса на порядок превосходила величины, зарегистрированные на других станциях (см. табл. 3а, б). Высокие биомассы (> 200 г/м²) сообществ донных животных отмечены на рипали р. Хопёр (ст. 1б), левобережной рипали и медиали р. Савала (ст. 2а и 2в), где в массе также развивались *Bivalvia*. На участках, где основу сообществ составляли преимущественно *Gastropoda*, зарегистрированы минимальные величины биомассы (см. табл. 3а, б).

Следовательно, в зонах наиболее высокой турбулентности (верхняя граница зоны смешения вод), при максимальных скоростях течения (медиаль р. Хопёр) и при периодических нарушениях (размыв крутого правого берега р. Савала) *Bivalvia* не достигали высоких показателей обилия, уступая место по биомассе *Gastropoda*, а по численности, кроме того, *Chironomidae*, *Oligochaeta* и «прочим *Insecta*».

Максимальные показатели обилия бентоса на нижней границе зоны смешения вод рек Савала и Хопёр определялись, вероятно, оптимальным гранулометрическим составом осадков в условиях умеренной скорости течения. Кроме того, важную роль может играть весеннее половодье, когда устьевая область Савалы и,

в том числе, верхняя граница зоны смешения, оказывается в условиях усиливающейся турбулентности потока, неблагоприятной для устойчивого развития сообществ Unionidae.

По комплексу проанализированных структурных характеристик (см. табл. 4а, б) наименее сложно организованы обедненные в видовом и количественном отношении сообщества макрозообентоса медиали рек Савала и Хопёр. Сообщества рипали богаче в видовом отношении, но все же уступают в структурной организации сообществам, формирующимся в зоне смешения вод притока и приемника.

Сообщество *Cincinnati ambigua* + *Pisidium amnicum* на верхней границе зоны смешения вод (ст. 3а) характеризовались максимальным видовым богатством и разнообразием, высоким информационным разнообразием при средних значениях недоиспользования информационных ресурсов, низких значениях концентрации доминирования по численности и биомассе и достаточно высокой доле хищной биомассы в ряду исследуемых сообществ (см. табл. 4а, б). Сообщество *Tumidiana tumida* + *Viviparus vivipars* на нижней границе зоны смешения вод (ст. 3б) уступало предыдущему по видовому богатству и разнообразию, но превосходило его по информационному, так как недоиспользование информационных ресурсов здесь ниже, даже в условиях крайне высокой концентрации доминирования биомассы за счет моллюсков при отсутствии хищников.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мы придерживаемся определения узлов рек, данного Н. А. Никитиной и Р. С. Чаловым (1988): «Узел слияния рек — особая гидролого-морфологическая область в речной системе, включающая устьевой участок притока и зону влияния притока на главной реке. Она характеризуется специфическими чертами русловых процессов, обусловленных непрерывно меняющимся взаимодействием сливающихся потоков, имеющих различные гидравлические характеристики, неодинаковые гидрологический режим и морфологию русел и отличающихся по величинам стока воды и наносов, а также по геоморфологическим условиям руслоформирования» (с. 64). В своей работе они рассматривали > 60 водотоков СССР, отвечающих следующим требованиям: незарегулированность стока; среднегодовые расходы воды не менее 100 м³/с; доля среднегодового стока воды притока ≥ 10% стока главной реки. По наличию / отсутствию дельты, слиянию с пойменными рукавами, слиянию с рукавом одной из дельт было выделено 4 основных типа и 11 подтипов узлов слияния.

В зависимости от порядков рек выделено три основных типа узлов слияния: I — узлы слияния водотоков низких (I – II) порядков, а также образующиеся при впадении последних в водотоки средних (III – IV) порядков; II — узлы слияния водотоков низких (I – II) порядков с водотоками средних – высоких (V – VII) порядков; III – узлы слияния водотоков средних (III – IV) и средних – высоких (V – VII) порядков (Маорс, 1995). Помимо этого в каждом типе узлов они подразделяются в зависимости от угла подхода притока к основной реке.

Однако данные классификации не применимы к малым и средним рекам, расходы которых зачастую < 100 м³/с, а также к равнинным рекам с относительно мягкими подстилающими породами.

Полученные нами данные указывают, что при классификации узлов слияния рек помимо всех характеристик, перечисленных выше, необходимо учитывать еще ряд показателей: скорость течения (в приемнике и притоке), расположение зоны смешения (в главной реке или в притоке), явление переуглубления при образовании дельты выполнения. Все эти факторы, на наш взгляд, влияют на самый показательный и интересный участок узла слияния рек – зону смешения притока и приемника.

Известно, что при столкновении двух потоков с различными скоростями течения и плотностями воды увеличивается турбулентность, в результате чего происходит уменьшение скорости течения и осаждение неорганических и органических взвесей (Алексеевский, 1998). В начале этого совместного потока (верхняя граница зоны смешения) осаждаются более крупные неорганические частицы, в конце (нижняя граница зоны смешения) – самые мелкие неорганические и органические (Лидер, 1986), к усвоению которых наиболее приспособлены фильтраторы.

Биомасса фильтраторов в исследованных сообществах складывалась из биомассы облигатных фильтраторов (*Spongilla lacustris*, Bryozoa, Bivalvia (за исключением Euglesidae), Simuliidae, *Brachycentrus subnubilus*, *Hydropsyche contubernalis*) и 1/2 биомассы факультативных фильтраторов (Euglesidae, переднежаберные Gastropoda, *Chelicorophius curvispinum*, виды рода *Chironomus*, *Glyptotendipes barbipes*). Наибольшая биомасса фильтраторов зарегистрирована в сообществах зоны смешения вод (рис. 2). Благодаря развитию фильтраторов, среди которых наибольшую долю составляют двуствор-

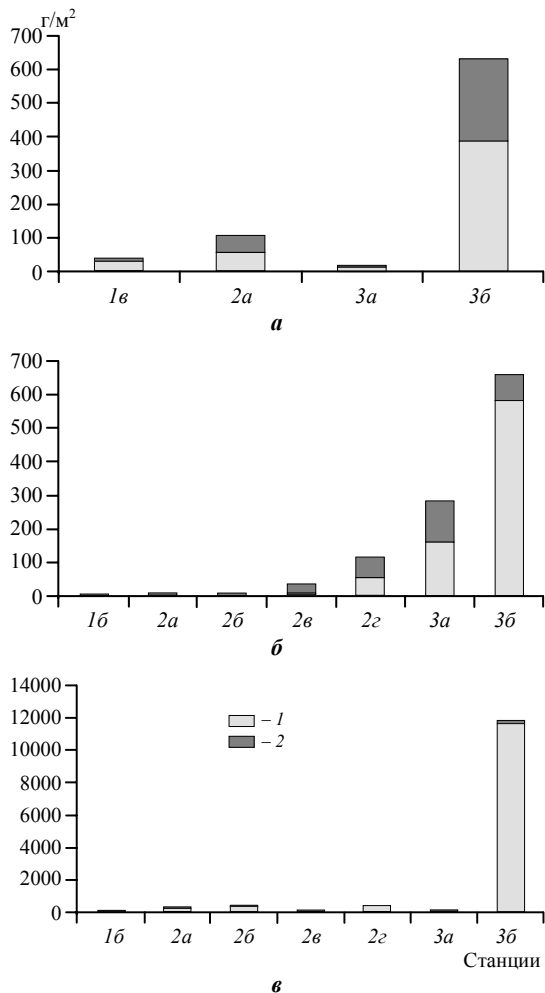


Рис. 2. Биомасса трофических групп беспозвоночных макрозообентоса узлов слияния рек Икорец – Дон (а), Потудань – Дон (б), Савала – Хопёр (в): 1 – биомасса фильтраторов, 2 – биомасса прочих трофических групп. Номера станций см. рис. 1

чатые моллюски сем. Unionidae, предпочитающие частицы размером до 300 мкм (Монаков, 1998), на нижних границах зон смешения вод притоков и приемников формируются сообщества, отличающиеся максимальной биомассой.

В некоторых случаях, как было отмечено при слиянии рек Икорец и Дон, на нижней границе зоны смешения основу макрозообентоса составляют Gastropoda, что может быть обусловлено спецификой донных грунтов – выносимой из Икорца крупной ракуши, успешно заселяемой брюхоногими.

В условиях повышенной турбулентности на верхних границах зон смешения рек, даже при относительно невысоком видовом разнообразии, сообщества могут быть структурированы более оптимально, чем на нижних границах. Здесь ни одна из групп макробеспозвоночных не является лидирующей и не определяет высоких показателей доминирования численности и биомассы, что всегда негативно сказывается на структурных характеристиках (см. табл. 4а, б).

На проточных участках устьевой области рек-притоков наиболее разнообразны, обильные и хорошо структурированные сообщества донных беспозвоночных формируются в левобережной рипали (см. табл. 4а, б). Здесь, в отличие от рипали правого берега, течение замедлено, выше зарастаемость макрофитами и больше накопление седиментов, что обеспечивает возникновение более богатых трофическими ресурсами и насыщенными микробиотопами стаций – условий, благоприятных для формирования сложных сообществ.

Ранее (Крылов и др., 2010), когда зона смешения вод рассматривалась лишь в пределах участка ее верхней границы, мы предполагали, что все они представляют собой совершенно разные варианты контактных зон, так как условия седиментации в них разные. В результате данного исследования установлено, что такая разность нивелируется в ходе ослабления турбулентности смешивающихся потоков и максимальное проявление «эффекта опушки» регистрируется именно на нижней границе зоны смешения вод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В узлах слияния рек образуется зона смешения, вода которой отличается от вод притока и приемника по значениям электропроводности. Протяженность зоны слияния зависит от соотношения скоростей течения контактирующих водотоков. Относительно проточных участков притока и приемника в зоне смешения вод формируются специфичные по количественным и структурным характеристикам сообщества макрозообентоса. Наибольшими биомассами характеризуются сообщества донных беспозвоночных нижней границы зоны смешения вод, основу которых составляют крупные двустворчатые моллюски сем. Unionidae. Сообщества нижней границы зон смешения рек могут играть важную роль в процессах самоочищения воды. Необходимо дальнейшее и более подробное изучение формирования грунтовых наносов в узлах слияния рек, как на уровне их гранулометрического состава, так и на уровне сезонной динамики седиментации, в зависимости от паводкового режима и хронологии самой зоны смешения.

Авторы сердечно благодарят А. В. Крылова, А. С. Мараева (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок), Д. В. Транквилевского

(Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова РАМН, Москва), А. В. Черевичко (Псковское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ») за помощь в проведении полевых исследований и Н. Н. Жгареву (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок) за плодотворное обсуждение результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов» (подпрограмма «Биологическое разнообразие»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевский Н. И.* Формирование и движение речных наносов. М. : Изд-во МГУ, 1998. 202 с.
- Алимов А. Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2001. 147 с.
- Арабина И. П., Савицкий Б. П., Рыдный С. А.* Бентос мелиоративных каналов Полесья. Минск : Ураджай, 1988. 40 с.
- Виноградова О. В., Хмелева Н. В.* Русловые процессы и формирование аллювиальных россыпей золота. М. : Изд-во МГУ, 2009. 171 с.
- Дмитриева В. А.* Гидрологическая изученность Воронежской области. Каталог водотоков. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2008. 225 с.
- Ермохин М. В.* Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 101 – 129.
- Клюге Н. Ю.* Отряд Поденки (Ephemeroptera) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые : Акариды, Оribатидаы, Галакариды, Гидрахниды, Пауки, Ногохвостки, Поденки, Веснянки, Стрекозы, Клопы. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1997. С. 176 – 220.
- Крылов А. В., Прокин А. А., Хлызова Н. Ю., Болотов С. Э., Петрухин Ю. К.* Заращение, зоопланктон и макрозообентос низовьев притоков Дона и Хопра и зон смешения их вод на территории Воронежской области // Экология и морфология водных беспозвоночных. Махачкала : Наука ДНЦ РАН, 2010. С. 203 – 244.
- Лидер М. Р.* Седиментология. Процессы и продукты. М. : Мир, 1986. 439 с.
- Макарченко Е. А., Макарченко М. А.* Комары-звонцы (Chironomidae) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые: Двукрылые насекомые (Комары, Мухи). СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1999. С. 210 – 295.
- Маорс Л. В.* Классификация россыпей узлов слияния водотоков низких, средних и средневысоких порядков // Геоморфология. 1995. № 1. С. 61 – 68.
- Михайлов В. Н.* Гидрологические процессы в устьях рек. М. : ГЕОС, 1997. 176 с.
- Михайлов В. Н.* Гидрология устьев рек. М. : Изд-во МГУ, 1998. 176 с.
- Монаков А. В.* Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.
- Муравейский С. Д.* Животный планктон реки Керженца // Реки и озера. М. : Гос. изд-во геогр. лит., 1960. С. 308 – 326.
- Никитина Н. А., Чалов Р. С.* Узлы слияния рек и их морфологические типы // Геоморфология. 1988. № 4. С. 64 – 70.
- Одум Ю.* Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные : Губки, Книдарии, Турбеллярии, Коловратки, Гастротрихи,

Нематоды, Волосатики, Олигохеты, Пиявки, Мшанки, Тихоходки. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1994. 396 с.

Т. 2. Ракообразные : Листоногие, Ветвистоусые, Веслоногие, Остракоды, Кумовые, Мизиды, Изоподы, Декаподы, Амфиподы. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1995. 628 с.

Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые : Акариды, Орибатиды, Галакариды, Гидрахниды, Пауки, Ногохвостки, Поденки, Веснянки, Стрекозы, Клещи. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1997. 448 с.

Т. 4. Высшие насекомые : Двукрылые насекомые (Комары, Мухи). СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1999. 1000 с.

Т. 5. Высшие насекомые: Ручейники, Бабочки, Жуки, Большешкрылые, Сетчатокрылые. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2001. 836 с.

Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2004. 528 с.

Фон Ферстер Г. О самоорганизующихся системах и их окружении // Самоорганизующиеся системы. М. : Мир, 1964. С. 113–139.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1968. 224 с.

Dyer K. R. Coastal and estuarine sediment dynamics. New-York : Wiley-Interscience Publ., 1986. 324 p.

Lisitzin A. P. The continental-ocean boundary as a marginal filter in the World Ocean // Biochemical cycling and sediment ecology. Dordrecht : Kluwer, 1999. P. 69 – 105.

Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago : Univ. Chicago Press, 1968. 111 p.

Odum E. P. The strategy of ecosystem development // Science. 1967. Vol. 164. P. 262 – 270.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.711(470.40)

COTONEASTER INTEGERRIMUS MEDIK. (ROSACEAE) В ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНАХ

В. М. Васюков¹, О. А. Полумордвинов²

¹ *Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: vvasjukov@yandex.ru*

² *Пензенский государственный педагогический институт им. В. Г. Беллинского
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37
E-mail: entomol-penza@yandex.ru*

Поступила в редакцию 05.02.12 г.

***Cotoneaster integerrimus* Medik. (Rosaceae) в Пензенской области и сопредельных регионах.** – Васюков В. М., Полумордвинов О. А. – Приводится характеристика *Cotoneaster integerrimus* Medik. в Пензенской области и сопредельных регионах; дан ключ для определения видов рода *Cotoneaster* на территории центра и юго-востока Европейской России. Локальное распространение и низкая численность вида дает основание для включения *Cotoneaster integerrimus* в списки охраняемых растений региона.

Ключевые слова: *Cotoneaster integerrimus*, редкие виды, Пензенская область.

***Cotoneaster integerrimus* Medik. (Rosaceae) in the Penza region and adjacent territories.** – Vasjukov V. M. and Polumordvinov O. A. – *Cotoneaster integerrimus* Medik. in the Penza region and adjacent territories is characterized; a key for *Cotoneaster* species identification in the central and southeastern European Russia is given. The local distribution and low abundance of the species provides the basis for inclusion of *Cotoneaster integerrimus* into the protected plant lists of the region.

Key words: *Cotoneaster integerrimus*, rare species, Penza region.

Род *Cotoneaster* Medik. в центре и на юго-востоке Европейской России представлен дикорастущими – *C. integerrimus* Medik. (= *C. pyrenaicus* Gand., *C. alaunicus* Golist.), *C. niger* (Wahlb. ex Fr.) Fr. (= *C. melanocarpus* (Bunge) Loudon) и культивируемым, иногда дичающим – *C. lucidus* Schlecht. (Флора СССР, 1939; Цвелев, 2000; Флора Восточной Европы, 2001; Маевский, 1964, 2006; Sennikov, 2011).

Cotoneaster integerrimus Medik. – кизильник красноплодный (кизильник цельнокрайный) – редкий вид в Европейской России, включенный в Красную книгу Российской Федерации (2008) под названием кизильник алаунский – *C. alaunicus* Golist.

По мнению А. Н. Сенникова (2011, письменное сообщ.; Sennikov, 2011), отличий от средневропейского *C. integerrimus* s. str. у *C. alaunicus* нет. В Средней России находится дизъюнктивный фрагмент ареала *C. integerrimus*, но поскольку вид горный и заселил территорию давно, его восточная часть ареала стала сильно фраг-

ментирована (еще есть фрагменты на Кавказе, Южном Урале, у Байкала, в Средней Азии). Степень опушенности верхней стороны листа, по которой иногда пытаются отличать среднерусские растения, вариабельна и не может служить для различения микротаксонов (l. c.).

На территории Пензенской области к настоящему времени достоверно известно два местонахождения *C. integerrimus*.

1. г. Кузнецк, за городом, в районе мясокомбината, по склону и на вершине гор, огибающих город с юго-западной стороны, на щебнисто-песчаной почве, очень редко, единичными экземплярами, около посадок сосны, 30.05.1969, Е. Т. Малютина (LE) – данные А. Н. Сенникова (2011, письменное сообщ.). Происхождение этого местонахождения выглядит несколько сомнительным, но сбегавшим из культуры этот вид встречается редко.

2. Камешкирский район, 4 км ЮВ пос. Русский Камешкир, степной склон (E 46°7'12.33", N 52°49'23.90"), 17.VII.2011 и 23.10.2011, 4 куртины, О. Полумордвинов, Д. Поликанин (РКМ – Гербарий им. И. И. Спрыгина Пензенского государственного педагогического института, РВБ – Гербарий Института экологии Волжского бассейна РАН), det. М. С. Князев (*C. alaunicus*) и А. Н. Сенников (*C. integerrimus*) (рис. 1).



Рис. 1. Кизильник красноплодный (*Cotoneaster integerrimus*): 4 км ЮВ пос. Русский Камешкир Пензенской области, 17.VII.2011 и 23.X.2011 (О. Полумордвинов)

Вид рекомендован нами к включению в готовящееся второе издание Красной книги Пензенской области с категорией 1 (E) – вид, находящийся под угрозой исчезновения.

Ближайшие местонахождения *C. integerrimus* (рис. 2) достоверно известны по данным А. П. Сенникова (письменное сообщ.) в Республике Мордовия: Ардатовский район, к югу от дер. Олевка, долина ручья – правого притока р. Мени, по ЮЮЗ склону холма, 19.06.1985, В. Новиков, К. Октябрева, А. Рубина (LE). Новый вид для флоры Республики Мордовия (Силаева и др., 2010). Кроме того, есть

COTONEASTER INTEGERRIMUS MEDIK. (ROSACEAE) В ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

сбор из Тамбовской области: Уметский район, 2 км севернее дер. Ольховка, в зарослях кустарников и подроста деревьев (сирень, дуб, клен, жимолость), 9.VIII.1995, А. П. Сухоруков, скорее всего, является остатком старой культуры (Сухоруков и др., 2010; MW, LE). Вид редок в западных районах Рязанской области (Казакова, 2004).

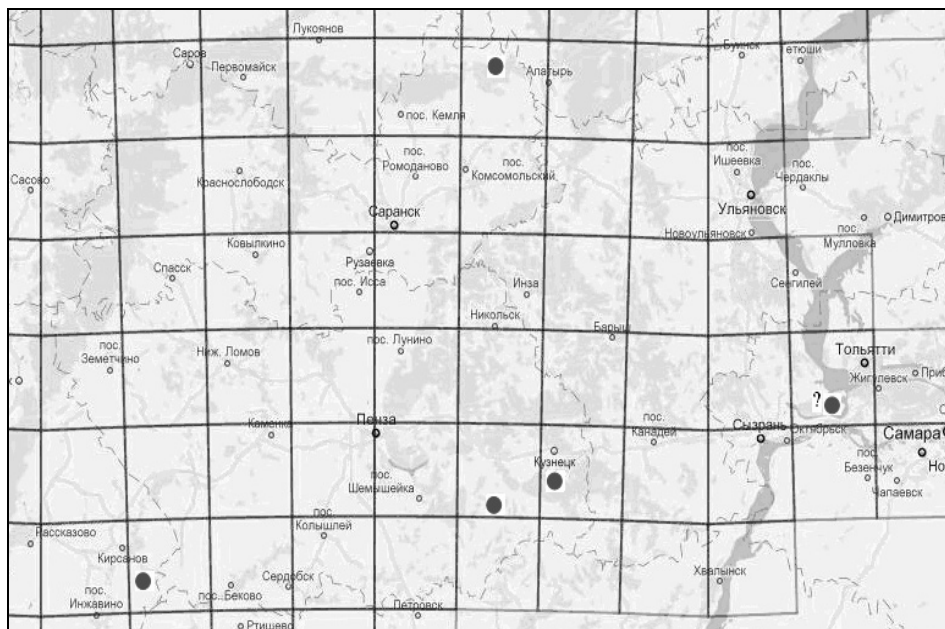


Рис. 2. Местонахождения кизильника красноплодного (*Cotoneaster integerrimus*) на территории Среднего Поволжья (по сетке Atlas Florae Europaea)

Проведенные полевые исследования в Среднем и Нижнем Поволжье и анализ гербарных материалов (PKM, PVB, VOLG и др.) не подтверждают приводимые ранее местонахождения *C. integerrimus* (*C. alaunicus*) для Волгоградской (Красная книга..., 2006) и Самарской (Плаксина, 2001; Красная книга..., 2007) областей. Все известные из данных областей образцы принадлежат кизильнику черноплодному *C. niger*, в том числе теневые формы из ЮВ окрестности с. Смолькино Сызранского района (det. А. Н. Сенников).

В других сопредельных регионах – Саратовской (Еленевский и др., 2008) и Ульяновской (Благовещенский, Раков, 1994) областях *C. integerrimus* не зарегистрирован.

Второй редкий в Пензенской области вид – кизильник черноплодный *C. niger* (*C. melanocarpus*) – известен на каменистых склонах в Лунинском, Никольском, Пензенском районах (Чистякова, Новикова, 2001; Красная книга..., 2002). Во вре-

мя полевых исследований 2011 г. выявлены новые местонахождения *C. niger* на территории Пензенской области.

1. Пензенский район, 7 км восточнее пос. Кондоль, степная балка на левом коренном берегу р. Ивановка (Е 45°9'55.12", N 52°47'36.69"), 9.VII.2011, низкорослый кустарник, Д. Поликанин, О. Полумордвинов (РКМ).

2. Камешкирский район, 7 км восточнее с. Пестровка, южная остепненная опушка дубравы (Е 46°12'29.97", N52°46'11.46"), 23.VII.2011, несколько кустов, Д. Поликанин (РКМ).

Ниже приведем ключ для определения видов рода *Cotoneaster* на территории центра и юго-востока Европейской России (А. П. Сенников, ined. с доп.).

1. Листья треугольно-яйцевидные или ланцетно-яйцевидные, в верхней половине с почти прямыми краями, снизу с прижатыми волосками, сверху слабо опушенные или почти голые. Гипантии в нижней части б. м. волосистые. Чашелистики треугольные, острые. Кисти 5 – 12-цветковые, обычно не менее 1 см дл. Плоды продолговатые, черные *C. lucidus* (культивируется в садах и парках, на улицах населенных пунктов и иногда дичает).

– Листья яйцевидные, продолговато-яйцевидные или продолговатые, в верхней половине с округлыми краями, снизу с тонким войлочным опушением из спутанных волосков, сверху с рассеянными прижатыми волосками. Гипантии голые. Чашелистики трапециевидные или округлые, не бывают острыми. Плоды шарообразные, красные или черные 2.

2. Кисти обычно 1 – 3-цветковые, на довольно коротких (менее 5 мм дл.) общих ножках. Плоды темно-красные, при засыхании и сушке приобретающие слабый чернильный оттенок. Лепестки очень короткие, примерно равные чашечке. Чашелистики трапециевидные. Листья яйцевидные, острые, сверху гладкие и нередко глянцевые, почти голые или рассеянно опушенные, снизу тонковолочные

C. integerrimus (по степным склонам) – рис. 3(1).

– Кисти обычно 3 – 15-цветковые, на довольно длинных (обычно длиннее 5 мм) общих ножках. Плоды черные (недозрелые – красноватые или фиолетовые), с сизым налетом. Лепестки более длинные, заметно превышающие чашечку. Чашелистики б. м. округлые. Листья продолговатые или яйцевидные, обычно слабо заостренные, сверху морщинистые (с сильно вдавленными жилками) и тусклые, рассеянно



Рис. 3. Кизильник красноплодный (*Cotoneaster integerrimus*) (1) и кизильник черноплодный (*Cotoneaster niger*) (2) (Mossberg, Stenberg, 2003)

или густо опушенные, снизу плотноволочные *C. niger*
(по степным склонам, иногда культивируется в садах и парках) – рис. 3 (2).

Авторы выражают свою искреннюю признательность и благодарность за помощь в проведении исследования Д. В. Поликанину и за ценные консультации А. Н. Сенникову, М. С. Князеву, Л. А. Новиковой, Н. С. Ракову, С. В. Саксонову и А. П. Сухорукову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Благовещенский В. В., Раков Н. С.* Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области / Филиал МГУ. Ульяновск, 1994. 116 с.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И.* Конспект флоры Саратовской области. Саратов : Изд. центр «Наука», 2008. 232 с.
- Казакова М. С.* Флора Рязанской области. Рязань : Русское слово, 2004. 388 с.
- Красная книга Волгоградской области : в 2 т. Т. 2. Растения и грибы. Волгоград : Изд-во «Волгоград», 2006. 236 с.
- Красная книга Пензенской области. Пенза : Пензенская правда, 2002. 160 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
- Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2007. 372 с.
- Плаксина Т. И.* Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара : Самарский университет, 2001. 387 с.
- Маевский П. Ф.* Флора средней полосы Европейской части СССР. Л. : Колос, 1964. 880 с.
- Маевский П. Ф.* Флора средней полосы Европейской части России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
- Силаева Т. Б., Кирюхин И. В., Чугунов Г. Г., Левин В. К., Майоров С. Р., Письмаркина Е. В., Агеева А. М., Варгот Е. В.* Сосудистые растения Республики Мордовия / под ред. Т. Б. Силаевой. Саранск : Изд-во Мордов. гос. ун-та, 2010. 352 с.
- Сухоруков А. П., Баландин С. А., Агафонов В. А., Алексеев Ю. Е., Бузунова И. О., Ефимов П. Г., Иваненко Ю. А., Лазьков Г. А., Линдман Г. В., Луферов А. Н., Мавродиев Е. В., Нилова М. В., Сенников А. Н., Татанов И. В., Хлызова Н. Ю., Щольц Х., Щербаков А. В., Юрцева О. В.* Определитель сосудистых растений Тамбовской области / под ред. А. П. Сухорукова. Тула : Гриф и К, 2010. 350 с.
- Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. : Мир и семья, 2001. 670 с.
- Флора СССР. Т. 9. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. 542 с.
- Чистякова А. А., Новикова Л. А.* О произрастании кизильника черноплодного в Пензенской области // Экологические и социальные гигиенические аспекты окружающей человека среды : материалы республ. науч. конф. Рязань : Изд-во Рязан. гос. пед ун-та, 2001. С. 269 – 272.
- Цвелев Н. Н.* Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. : Изд-во С.-Петерб. гос. химико-фармацевтической академии, 2000. 781 с.
- Mossberg B., Stenberg L.* Den nya nordiska floran. Stockholm : Wahlström et Widstrand, 2003. 928 p.
- Sennikov A. N.* Atlas Florae Europaea notes 18. Synonymy and distribution of some native and alien species of *Cotoneaster* (Rosaceae) in eastern Europe and the Caucasus // Ann. Bot. Fennici. 2011. Vol. 48. P. 325 – 336.

УДК 581.52+502.13(470.54-751.2)

СИНАНТРОПИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПАМЯТНИКОВ ПРИРОДЫ р. ЧУСОВАЯ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

О. В. Ерохина, Л. А. Пустовалова

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

Поступила в редакцию 21.02.12 г.

Синантропизация растительного покрова памятников природы р. Чусовая (Средний Урал). – Ерохина О. В., Пустовалова Л. А. – Изучен растительный покров скальных обнажений р. Чусовая (Свердловская область, Пермский край); дана оценка современного состояния растительного покрова с применением индексов синантропизации и апофитизации. На основе полученных данных показано, что в целом растительность скальных обнажений р. Чусовая находится на уровне умеренной синантропизации, а отдельные из изученных объектов – на уровне сильной.

Ключевые слова: флора и растительность скальных обнажений, антропогенная трансформация, охраняемые территории.

Synanthropization of the vegetation cover of nature monuments along the Chusovaya River (Middle Urals). – Erokhina O. V. and Pustovalova L. A. – The vegetation cover of rock outcrops along the Chusovaya river (Sverdlovsk region, Perm territory) was studied, the current status of vegetation was assessed with the use of synanthropization and apophytization indices. These data show that, in general, the vegetation of the rocky outcrops along the Chusovaya River is at a moderate synanthropization level, although some of the objects studied are at a strong one.

Key words: flora and vegetation of rocky outcrops, anthropogenic transformation, protected areas.

Синантропизация растительного покрова как результат деятельности человека имеет негативные последствия: внедрение в состав сообществ пришлых растений – антропофитов, усиление позиций и активизация некоторых представителей местной флоры – апофитов, что сопровождается общим обеднением региональных и местных флор, заменой их автохтонного элемента аллохтонным, унификацией фитоценозов (Горчаковский, Телегова, 2005).

Одной из форм сохранения фиторазнообразия является организация сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Однако эти территории, хотя и исключены из активной хозяйственной деятельности, также подвергаются антропогенной трансформации. Памятники природы представляют собой наиболее уязвимую в плане режима охраны категорию. При этом их растительный покров своеобразен, они служат местами локализации редких и исчезающих видов растений. С целью определения закономерностей синантропизации растительного покрова памятников природы нами изучен ряд скальных обнажений р. Чусовая на Среднем Урале. Это Камни Омутной, Олений, Дождевой, Дыроватый и Васькина гора на территории Свердловской области и Камни Печка, Великан, Гребешки, Мултык в Пермском крае.

Петрофитная флора и растительность долины р. Чусовая издавна привлекали внимание ботаников. Сведения о находках отдельных видов и описания растительных сообществ оставили П. Н. Крылов (1881), П. В. Сюзев (1912), К. Н. Игошина (1925), П. Л. Горчаковский (1969) и другие. Большое значение для познания современной флоры скальных обнажений имеет работа М. С. Князева (2009), где приводятся списки петрофитных видов и рассматриваются вопросы флорогенеза.

Исследования проводились с использованием стандартных геоботанических методов. В качестве показателя степени нарушенности аборигенной флоры в результате деятельности человека использован индекс синантропизации – доля синантропных видов, выраженная в процентах, от общего числа видов, известных для данной территории, и индекс апофитизации (% апофитов от общего числа синантропных видов) (Горчаковский, 1999). Для выделения и характеристики синантропного компонента флоры использовались работы П. Л. Горчаковского (1999) и О. В. Телеговой (2004), а также сводка по урбанофлоре г. Екатеринбурга (Третьякова, 2011).

В результате проведенных исследований в составе растительных сообществ скальных обнажений отмечено 176 видов сосудистых растений из 45 семейств и 124 родов. В таксономическом спектре аборигенной флоры преобладают семейства *Asteraceae* Dumort, *Rosaceae* Juss, *Poaceae* Barnhart, *Fabaceae* Lindl., *Caryophyllaceae* Juss. В синантропной фракции флоры выявлено 32 вида, относящихся к 29 родам и 14 семействам, наиболее многовидовые: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Plantaginaceae* Juss. Это согласуется с мнением М. А. Березуцкого (1999) об устойчивости к антропогенной трансформации тех семейств, многие виды которых лучше приспособлены к экстремальным условиям обитания – *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae* Burnett. В семейственно-видовом спектре синантропной флоры Висимского государственного природного биосферного заповедника, находящегося в том же геоботаническом округе (Чусовском предгорно-низкогорном) ведущими также являются *Poaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae* (Телегова, 2005), что, очевидно, свидетельствует о сходстве процессов антропогенной трансформации на этой территории. В результате анализа жизненных форм установлено, что синантропная фракция флоры скальных обнажений включает 90.6% гемикриптофитов, 6.3% терофитов, 3.1% геофитов. По продолжительности жизни выделяются 93.7% поликарпических видов и 6.3% монокарпических. В экологическом отношении 84.4% мезофиты и 15.6% ксеромезофиты. В ценотическом плане основу синантропной фракции флоры скальных обнажений составляют опушечные виды (75%). Проведен ботанико-географический анализ синантропного компонента флоры. При рассмотрении его результатов прежде всего необходимо отметить, что все виды в составе синантропного компонента флоры исследуемой территории являются эвритопными (растения с широкой экологической амплитудой). Выявлено, что в широтном отношении преобладают виды плюризональной группы (43.8%), в долготном отношении – евразийской (78.1%).

Растительность скальных обнажений в основном представляет собой сочетания сосновых редколесий остепненных с фрагментами петрофитных степей. Тенистые склоны заняты сосновыми лесами кустарничково-зеленомошными.

Индекс синантропизации флоры изученных скальных обнажений равен 18,2%. Это соответствует уровню умеренной синантропизации, сообщества сохраняют богатый видовой состав и сложную структурную организацию. Индекс апофитизации равен 96,8%, что свидетельствует о незначительном притоке инорайонных растений и устойчивости растительных сообществ в настоящее время.

Отдельные памятники природы р. Чусовая характеризуются различной степенью антропогенной трансформации растительности (таблица).

Основные характеристики изученных растительных сообществ памятников природы р. Чусовая

Название скального обнажения	Индекс синантропизации, %	Общее проективное покрытие, %	Число видов в сообществе	Число видов, внесенных в региональные Красные книги, %
Васькина гора	34.5	60	37	9.2
Камень Омутной	25.5	35	28	13.4
Камень Олений	26.7	35	28	12.7
Камень Дождевой	19.2	60	26	3.8
Камень Дыроватый	17.8	50	31	4.5
Камень Печка	29.0	60	31	12.9
Камень Великан	18.1	25	31	10.5
Камень Гребешки	31.9	25	19	10.5
Камень Мултык	18.8	25	27	10.0

По классификации П. Л. Горчаковского (1999), растительные сообщества скальных обнажений Камней Дождевой, Дыроватый, Великан, Мултык могут быть отнесены ко II уровню синантропизации (умеренной), а Камней Омутной, Олений, Печка, Гребешки и Васькина гора – к III уровню (сильной). Наибольший индекс синантропизации флоры имеют памятники природы Васькина гора и Камень Гребешки. Значительное число синантропных растений в составе сообществ Васькиной горы, по нашему мнению, связано с туристической стоянкой у ее подножья. Подтверждает это наблюдение уменьшение индекса синантропизации при подъеме по склону (46,8% у подножья и 22,2% во второй трети склона). Высокие показатели общего проективного покрытия и видового богатства со значительным участием охраняемых видов говорят о начальных этапах трансформации растительного покрова этой ООПТ. Растительность вершины Камня Гребешки, находящегося в черте с. Кын-завод, нарушена в значительной степени: в составе фитоценозов треть составляют синантропные растения, флористическое богатство невелико, отдельные участки вытоптаны. Редкие виды растений, включенные в Красную книгу Пермского края (2008) – *Dianthus acicularis* Fischer ex Ledebour, 1842 и *Aster alpinus* Linnaeus, 1753 – сохраняются здесь лишь в трещинах между камнями по краю площадки. Усиление антропогенной нагрузки на этот памятник природы в дальнейшем угрожает их существованию. Один из зубцов Камня Олений занят сообществом с доминированием *Plantago media* Linnaeus, 1753, с участием *Taraxacum officinale* Wiggers, 1780, *Plantago major* Linnaeus, 1753, *Erigeron acris* Linnaeus, 1753 и других синантропных видов, общее проективное покрытие 10-

СИНАНТРОПИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

12%, в центре площадки проходит тропа. На Камне Омутном у смотровой беседки нами описан участок, где проективное покрытие сведено до 5 – 7%, число видов в сообществе наименьшее, из них 46% синантропные.

В заключение отметим, что в целом растительность скальных обнажений нарушена незначительно, хотя отдельные фитоценозы в наиболее посещаемых местах (стоянки, смотровые площадки и т.д.) испытывают чрезмерную антропогенную нагрузку, при которой структура сообществ упрощается, уменьшается видовое разнообразие. Синантропизация растительного покрова изученных памятников природы р. Чусовая осуществляется в основном за счет апофитов. Для сохранения редких, внесенные в региональные Красные книги видов растений, отмеченных на скальных обнажениях, необходима система мониторинга состояния растительных сообществ и их компонентов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березуцкий М. А.* Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 8 – 15.
- Горчаковский П. Л.* Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. филиала АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. 286 с.
- Горчаковский П. Л.* Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 1999. 156 с.
- Горчаковский П. Л., Телегова О. В.* Сравнительная оценка уровня синантропизации растительного покрова особо охраняемых природных территорий // Экология. 2005. № 6. С. 1 – 6.
- Игошина К. Н.* Некоторые дополнения к флоре Западного Предуралья // Изв. Биологического науч.-исслед. ин-та и биологической станции при Перм. ун-те. 1925. Т. 4, вып. 5. С. 221 – 236.
- Князев М. С.* Петрофитная растительность в долине реки Чусовой // Ботанические исследования на Урале : материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посвящ. памяти П. Л. Горчаковского. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2009. С. 177 – 182.
- Красная книга Пермского края. Пермь : Книжный мир, 2008. 256 с.
- Крылов П. Н.* Материал к флоре Пермской губернии // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1881. Т. 4, вып. 6. 304 с.
- Сюзев П. В.* Конспект флоры в пределах Пермской губернии. М., 1912. 206 с.
- Телегова О. В.* Закономерности синантропизации растительного покрова особо охраняемых природных территорий разного ранга (на примере Среднего Урала) : дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 210 с.
- Телегова О. В.* Закономерности синантропизации растительного покрова Висимского государственного природного биосферного заповедника (Средний Урал) // Бот. журн. 2005. Т. 90, №5. С. 723 – 730.
- Третьякова А. С.* Флора Екатеринбурга. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. ун-та, 2011. 192 с.

УДК 632.752.2(470.44)

МИКРОБОЦЕНОЗ ЯБЛОННОЙ ТЛИ (*APHIS POMI* DEG., 1773) В НЕКОТОРЫХ РАЙОНАХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М. С. Малышина, Е. В. Глинская, А. М. Петерсон

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: elenavg-2007@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.12.12 г.

Микробоценоз яблонной тли (*Aphis pomi* Deg., 1773) в некоторых районах Саратовской области. – Малышина М. С., Глинская Е. В., Петерсон А. М. – Проанализирован состав микробоценоза яблонной тли из трех районов Саратовской области. Из организмов тли выделено 39 видов бактерий, количественные показатели которых варьировали от 10^3 до 10^7 КОЕ в пробе. Индексы общности видового состава яблонной тли, собранной в разных районах Саратовской области, не превышали 20%. Из организмов тли всех исследованных районов были выделены бактерии *Bacillus clausii*, *B. pseudomycoides* и *Pantoea agglomerans*.

Ключевые слова: микробоценоз, яблонная тля, Саратовская область.

***Aphis pomi* Deg., 1773 microbiocenosis in some districts of the Saratov region.** – Malyshina M. S., Glinskaya E. V., and Peterson A. M. – The specific composition of the ecological systems of *Aphis pomi* from three districts of the Saratov region was analyzed. 39 bacterial species were isolated, the quantity of bacteria ranging from 10^3 to 10^7 CFU per sample. The community species composition indices of *Aphis pomi* from different districts of the Saratov region did not exceed 20%. *Bacillus clausii*, *B. pseudomycoides*, and *Pantoea agglomerans* were isolated from aphid organisms in all the districts studied.

Key words: microbiocenosis, *Aphis pomi*, Saratov region.

Тли являются широко распространенными вредителями сельскохозяйственных культур. Питаясь растительным соком, они вызывают скручивание и увядание листьев, искривление побегов и общее угнетение развития кормового растения (Бей-Биенко, 2008). В Саратовской области наиболее распространённым вредителем плодовых деревьев и кустарников является яблонная тля (*Aphis pomi* Deg., 1773). Этот вид повреждает не только различные культурные и дикие сорта яблонь, но и наносит большой ущерб груше, айве (Бондаренко, 1991). Может питаться также на рябине, боярышнике, кизильнике, черемухе, персике, сливе, абрикосе, миндале (Бергун, 2004; Берим, 2009).

Интерес к микробоценозам тли обусловлен несколькими причинами. С одной стороны, выявление спонтанного микробоносительства этих насекомых позволяет выявить их способность сохранять в себе фитопатогенные микроорганизмы. С другой стороны, выявление и изучение симбиотических микроорганизмов тли открывает возможности контроля численности этих вредителей через воздействие на их симбионтов (Nadarasah, Stavrinides, 2011).

В связи с этим целью данной работы явилось изучение микробоценоза яблонной тли в некоторых районах Саратовской области.

МИКРОБОЦЕНОЗ ЯБЛОННОЙ ТЛИ (*APHIS POMI* DEG., 1773)

Объектом исследования являлись особи яблонной тли, собранные с побегов и листьев яблони в Энгельском, Саратовском и Базарно-Карабулакском районах Саратовской области. Исследования проводились в 2011 – 2012 гг. Всего было исследовано 900 особей яблонной тли (по 300 особей из каждого района). Идентификация насекомых проводилась профессором кафедры энтомологии Саратовского государственного университета им. Н. И. Вавилова Б. С. Якушевым.

Непосредственно перед бактериологическим посевом насекомых усыпляли, обрабатывали в 96%-ном этаноле в течение 5 мин для уничтожения микроорганизмов, обитающих на внешних покровах тлей, затем дважды промывали в стерильном физиологическом растворе. 10 экземпляров тлей, обработанных таким образом, растирали в ступке с 0.5 мл физиологического раствора. Средняя масса 10 особей тли составляла 0.005 г, таким образом, исходное разведение соответствовало 10^{-2} . По 0.1 мл полученной суспензии засеивали на ГРМ-агар (Россия, Оболенск) и картофельную среду (Меджидов, 2003). Посевы инкубировали при температуре 28°C в течение 48 – 72 ч.

Идентификацию выделенных микроорганизмов проводили на основании изучения морфологических, культуральных, биохимических признаков (Определитель бактерий Берджи, 1997; Bergey's manual of Systematic Bacteriology, 2007, 2009).

Индексы общности видового состава микробоценозов тли рассчитывали как отношение видов, общих для двух сравниваемых групп, к общему количеству выделенных из них видов, выраженное в процентах (Беклемишев, 1970).

В результате проведенных исследований из организма яблонной тли изолировано 39 видов бактерий, принадлежащих к 17 родам (таблица).

Микробоценозы яблонной тли в исследуемых районах

Виды	Районы исследования		
	Энгельский	Саратовский	Базарно-Карабулакский
1	2	3	4
Грамположительные споровые палочки			
<i>Bacillus asahii</i>	–	–	+
<i>B. badius</i>	–	–	+
<i>B. benzoovorans</i>	–	–	+
<i>B. clausii</i>	+	+	+
<i>B. coagulans</i>	–	–	+
<i>B. drentensis</i>	–	+	–
<i>B. farraginis</i>	+	–	–
<i>B. funiculus</i>	+	–	–
<i>B. halodurans</i>	–	+	+
<i>B. horti</i>	+	–	–
<i>B. neidei</i>	+	–	+
<i>B. pseudomycooides</i>	+	+	+
Грамположительные неспоровые палочки			
<i>Aureobacterium flavum</i>	+	–	–
<i>A. barkeri</i>	–	+	–
<i>Curtobacterium flaccumfaciens</i>	–	+	–
<i>C. plantarum</i>	–	+	–

Окончание таблицы

1	2	3	4
<i>Kurthia sibirica</i>	+	–	–
<i>K. zopfii</i>	–	–	+
<i>Microbacterium foliorum</i>	+	–	–
<i>M. lacticum</i>	–	–	+
<i>Pimelobacter simplex</i>	+	–	+
Грамположительные кокки			
<i>Marinococcus albus</i>	–	+	–
<i>Micrococcus agilis</i>	–	–	+
<i>Staphylococcus auricularis</i>	+	–	–
<i>S. hominis</i>	–	–	+
Грамотрицательные палочки			
<i>Aeromonas bestiarum</i>	–	+	–
<i>A. eucrenophila</i>	–	–	+
<i>A. hydrophila</i>	–	–	+
<i>A. nudia</i>	–	+	–
<i>A. trola</i>	–	–	+
<i>Brenneria nigrifluens</i>	+	–	–
<i>Pantoea agglomerans</i>	+	+	+
<i>P. ananatis</i>	–	–	+
<i>P. dispersa</i>	+	–	–
<i>Pectobacterium cacticida</i>	+	+	–
<i>Pseudomonas pseudoalcaligenes</i>	–	+	+
<i>Salmonella choleraesuis</i>	+	–	–
<i>Xanthomonas campestris</i>	–	–	+
<i>Vibrio anguillarum</i>	+	+	–

Такому большому разнообразию микроорганизмов способствует слабое развитие иммунной системы у *Aphidinea*. У тлей отсутствуют многие гены, отвечающие за иммунные реакции у насекомых (Gerardo, 2010; Barribeau et al., 2010).

При сравнении состава микробиоценозов яблонной тли из трех районов Саратовской области выяснилось, что индексы общности между ними были невысоки и не превышали 20% (рисунок).

Низкие значения индексов общности можно объяснить достаточно большим видовым разнообразием микроорганизмов при стабильном выделении 5 общих видов из всех исследуемых районов.

Наиболее высокий индекс общности видового состава наблюдался между микробиоценозами тли из Энгельсского и Саратовского районов и достигал 19.2%. Из этих районов было выделено 5 общих видов: *Bacillus clausii*, *B. pseudomycooides*, *P. agglomerans*, *Pectobacterium cacticida*, *Vibrio anguillarum*.

Индекс общности между микробиоценозами тли, собранной в Саратовском и Базарно-Карабулакском районах, составил 17.2%. В микробиоценозах яблонной тли из этих двух районов общими были 5 видов: *Bacillus clausii*, *B. halodurans*, *B. pseudomycooides*, *P. agglomerans*, *Pseudomonas pseudoalkaligenes*.

МИКРОБОЦЕНОЗ ЯБЛОННОЙ ТЛИ (*APHIS POMI* DEG., 1773)

Индекс общности микробоценозов яблонной тли из Энгельского и Базарно-Карабулакского районов составил 15.6%. Общими видами являлись *Bacillus clausii*, *B. neidei*, *B. pseudomycooides*, *Pimelobacter simplex*, *P. agglomerans*.

В составе микробоценозов тли, собранной в различных районах Саратовской области, обнаружены одни и те же общие виды, которые выделялись в течение всех лет исследования: *Bacillus clausii*, *B. pseudomycooides*, *P. agglomerans*.

Интерес представлял также анализ количественных показателей микроорганизмов, изолированных из организмов яблонной тли.

В Энгельском районе наибольшие количественные показатели (10^7 КОЕ в пробе) были характерны для представителей грамотрицательных палочек *Brenneria nigrifluens*, *P. agglomerans* и грамположительных споровых палочек рода *Bacillus* (*B. clausii*, *B. neidei*, *B. funiculus*).

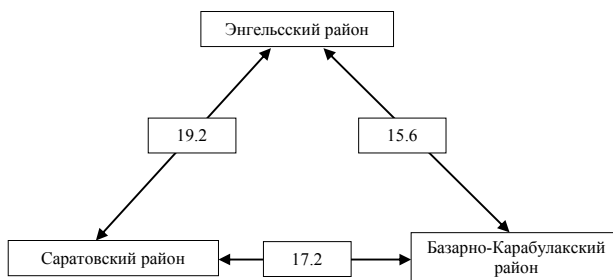
В Саратовском районе максимальные количественные показатели были характерны для представителей грамотрицательных палочек: *Aeromonas bestiarum*, *A. nudia*, *P. agglomerans*, *Pectobacterium cacticida*, *Pseudomonas pseudoalkaligenes*, *Vibrio anguillarum*. Среди грамположительных споровых палочек в наибольшем количестве выделялись бактерии *Bacillus pseudomycooides*.

В Базарно-Карабулакском районе наибольшие количественные показатели были характерны для *Bacillus pseudomycooides*, среди группы грамположительных неспорных палочек – для *Kurthia zopfii*, *Microbacterium lacticum*, *Pimelobacter simplex*, а в группе грамотрицательных палочек – для видов родов *Aeromonas* (*A. eucrenophila*, *A. hydrophila*, *A. trota*) и *Pantoea* (*P. agglomerans*, *P. ananatis*).

Высокие количественные показатели ряда видов свидетельствуют о высокой адаптационной способности бактерий к обитанию и размножению в организме тли.

Большинство выделенных видов являются обитателями окружающей среды. Виды родов *Brenneria*, *Pantoea*, *Pectobacterium*, *Pseudomonas* часто ассоциированы с растениями и могут вызывать различные болезни, главным образом гнили и некрозы (Bergey's manual of Systematic Bacteriology, 2007). Представители рода *Microbacterium* являются типичными обитателями организма насекомых (Пивоваров, Королик, 2000). На протяжении двух лет экспериментов из всех исследуемых районов с наибольшими количественными показателями выделялся вид *P. agglomerans*. Виды рода *Pantoea* изолируются от растений, цветов, семян, овощей, а также из воды и почвы (Bergey's manual of Systematic Bacteriology, 2007).

При сравнении микробоценозов яблонной тли, собранной в различных районах Саратовской области, установлено их высокое видовое разнообразие. Не-



Индексы общности видового состава микробоценозов яблонной тли исследуемых районов

смотря на низкие индексы общности видового состава, во всех исследованных районах из организмов яблонной тли выделялись *Bacillus clausii*, *B. pseudomycooides* и *P. agglomerans*, причем бактерии *P. agglomerans* имели и максимальные количественные показатели. Вероятно, эти виды являются наиболее распространенными обитателями поверхности кормовых растений яблонной тли в различных районах области, откуда и попадают в организм насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Биенко Г. Я.* Общая энтомология. СПб. : Проспект Науки, 2008. 486 с.
- Беклемишев В. Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. : Наука, 1970. 502 с.
- Бергун С. А.* Экологические аспекты мониторинга зеленой яблонной тли (*Aphis pomi* Deg.) в яблоневых садах центральной зоны Краснодарского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2004. 22 с.
- Берим М. Н.* *Aphis pomi* Degeer – Зеленая яблоневая тля // Агрэкологический атлас России и сопредельных стран : экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения / ред. А. Н. Афонин, С. Л. Грин, Н. И. Дзюбенко, А. Н. Фролов. 2009. http://www.agroatlas.ru/ru/content/pests/Aphis_pomi/ (дата обращения : 25.11.2012).
- Бондаренко Н. В., Поспелов С. М., Персов М. П.* Общая и сельскохозяйственная энтомология. Л. : Агропромиздат, 1991. 432 с.
- Меджидов М. М.* Справочник по микробиологическим питательным средам. М. : Медицина, 2003. 208 с.
- Определитель бактерий Берджи : в 2 т. М. : Мир, 1997. Т. 1. 432 с. ; Т. 2. 368 с.
- Пивоваров Ю. П., Королик В. В.* Санитарно-значимые микроорганизмы. М. : Икар, 2000. 268 с.
- Barribeau S. M., Sok D., Gerado N. M.* Aphid reproductive investment in response to mortality risks // BMC Evol. Biol. 2010. Vol. 10. P. 251.
- Bergey's manual of Systematic Bacteriology / eds. G. M. Garrity, D. J. Brenner, N. R. Krieg, J. T. Staley. New York ; Dordrecht ; Heidelberg ; London : Springer, 2007. Vol. 2. 1136 p.
- Bergey's manual of Systematic Bacteriology / eds. P. De Vos, G. M. Garrity, D. Jones, N. R. Krieg, W. Ludwig, F. A. Rainey, K. Schleifer, W. B. Whitman. New York ; Dordrecht ; Heidelberg ; London : Springer, 2009. Vol. 3. 1450 p.
- Gerardo N. M.* Immunity and other defenses in pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* // Genome Biology. 2010. Vol. 11, № 2. P. 106 – 123.
- Nadarasah G., Stavrinides J.* Insects as alternative hosts for phytopathogenic bacteria // Federation of European Microbiological Societies Microbiology Reviews. 2011. Vol. 35. P. 555 – 575.

УДК 599.32:502.172:470.44

СТЕПНАЯ ПЕСТРУШКА (*LAGURUS LAGURUS* PALLAS, 1778) В СТЕПЯХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А. А. Цветкова, М. Л. Опарин

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

Поступила в редакцию 24.05.13 г.

Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pallas, 1778) в степях Саратовской области. – Цветкова А. А., Опарин М. Л. – Приводятся результаты исследования плотности популяций степной пеструшки в настоящих степях Заволжья и Правобережья. Показано, что после длительной депрессии степная пеструшка появилась в природных и антропогенных местообитаниях – в степи, на залежах, на полях. Средняя относительная численность вида – 4,0 экз. на 100 л-с. Отмечено высокое обилие и других типичных степных обитателей – серого хомячка и хомячка Эверсмана.

Ключевые слова: степная пеструшка, степь, залежи, динамика численности, саратовское Заволжье, саратовское Правобережье.

***Lagurus lagurus* Pallas, 1778 in steppes of the Saratov region.** – Tsvetkova A. A. and Oparin M. L. – The results of our survey of the population density of *Lagurus lagurus* in true steppes of the Trans-Volga region and right-Volga-bank region are reported. After a long depression, *L. lagurus* is shown to appear in natural and anthropogenous habitats (steppes, fallow lands, and fields). The average relative abundance of *L. lagurus* is 4.0 ind per 100 trap/days. The high abundance of other typical steppe inhabitants, *Cricetulus migratorius* and *Allocricetulus eversmanni*, is noted.

Key words: *Lagurus lagurus*, steppe, fallow lands, abundance dynamics, Saratov Trans-Volga region, Saratov right-Volga-bank region.

В настоящих степях Заволжья и Правобережья Саратовской области плотность популяции степной пеструшки, некогда широко распространенного вида, на протяжении последних десятилетий оставалась стабильно низкой. Депрессию численности вида можно объяснить длительной антропогенной нагрузкой на зональные экосистемы Поволжья. Распашка целинных степей – основной фактор, отрицательно влияющий на популяции степных пеструшек, питающихся преимущественно вегетативными и корневыми частями растений. На распаханых полях создаются неблагоприятные условия для их жизнедеятельности (Карасева, 1961; Страутман, Шубин, 1960 и др.). Для степных пеструшек характерна высокая амплитуда колебаний численности, типичны редкие кратковременные подъемы, которые происходят в годы их массового размножения, и длительные затяжные периоды депрессии, когда присутствие зверьков в течение ряда лет трудно обнаружить, пеструшки практически исчезают с территории (Огнев, 1950; Бобринский и др., 1965 и другие).

Материалом для нашего сообщения послужили результаты полевых работ, проведенных в 2012 – 2013 гг. в разнообразных местообитаниях Приволжской воз-

вышенности, а также в Приерусланской степи в окрестностях села Лепехинское Краснокутского района: на залежах разного возраста, на полях, в полевых полосах и в природных биотопах – сухой степи, в Дьяковском лесу. Отлов животных проводили давилками, конусами и живоловками, всего отработано 2175 ловушко-суток (л-с), отловлено 456 экз. мелких млекопитающих. Отловы животных и камеральную обработку проводили по стандартным методикам (Карасева и др., 2008; Гупилова, 1964).

Анализ литературных данных о распространения степной пеструшки в Саратовском Поволжье позволил выявить в динамике численности несколько четких подъемов, которые приходились на самый конец XIX в., на 1920-е – 1930-е гг. и середину прошлого столетия. Следует отметить, что подъемы численности и массового размножения степной пеструшки на территории Правобережья и Заволжья практически совпадают во времени (Силантьев, 1894; Козлов, 1929; Орлов, Кайзер, 1933; Елпатьевский и др., 1950; Огнев, 1950; Строганова, 1954; Давидович, 1964; Ларина, Гурылева, 1968). Согласно работам М. Л. Опарина (2005, 2007) и М. Л. Опарина с соавторами (2010) с 1990-х гг. по 2000-е гг. в Заволжье степная пеструшка находилась в состоянии депрессии и не давала всплеск массового размножения. На посевах зерновых культур доминировала малая лесная мышь (*Sylvaeus uralensis* Pall., 1811), ей содоминировали хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) и домовая мышь (*Mus musculus* Linn., 1758), пеструшка на полях не отлавливалась (Опарин, 2007).

По нашим данным, собранным в 2003 – 2011 гг. в настоящих степях Приволжской возвышенности, в последние десятилетия численность степной пеструшки также была стабильно низкой, доля вида в общих уловах составляла 0.24%. Зверьки отлавливались только в настоящей степи на пастбищных участках (Цветкова, 2008, 2010; Цветкова и др., 2005, 2008). Степная пеструшка предпочитает участки настоящей степи с интенсивным выпасом (Опарин и др., 2006). В сопредельной Пензенской области степная пеструшка отмечена как редкий вид (Ильин и др., 2006).

В результате общего снижения интенсивности сельскохозяйственного производства в начале 1990-х гг. в Саратовской области резко сократились площади, занятые посевами сельскохозяйственных культур, возникли залежи различного возраста, снизилась пастбищная нагрузка (Опарин, 2005, 2007). Происходят залежные сукцессии растительности, и постепенно формируется вторичная целина, что вызывает качественные и количественные изменения в сообществе мелких млекопитающих. Естественно, что подобные процессы в первую очередь должны отражаться на современной структуре населения типичных степных видов, к которым относится степная пеструшка. Такие изменения наблюдались в Заволжье в сентябре 2012 г. Так, в окрестностях с. Лепехинское на разновозрастных залежах после долгих лет отсутствия вновь появились поселения степной пеструшки, относительная численность вида составила от 2.0 до 4.0 экз. / 100 л-с. Молодые зверьки широко расселились по территории, предпочитая 2 – 3-летнюю молодую залежь с остатками соломы зерновых. Доля вида в уловах в таких местообитаниях составила 9.2%. В результате жизнедеятельности пеструшек на залежах появилось много

СТЕПНАЯ ПЕСТРУШКА (*LAGURUS LAGURUS* PALLAS, 1778)

свежевырытых и обновленных нор, расположенных по естественным трещинам, у входных отверстий которых обычно имеются кучки свежесрезанной растительности. Осенью этого года еще один представитель степной фауны – хомячок Эверсмманна – встречался во всех обследованных местообитаниях: на залежах всех типов, на полях, в полевых полосах, доля вида в общих уловах приведена в табл. 1.

Таблица 1

Видовой состав, соотношение видов и средняя численность мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях в Заволжье

Виды	Относительная средняя численность, экз. на 100 л-с / доля вида в общем улове, %	
	2012 г.	2013 г., весна
<i>Sylvaeus uralensis</i>	21.7 / 58.0	13.3 / 71.4
<i>Mus musculus</i>	4.5 / 10.3	0 / 0
<i>Allocricetulus evermanni</i>	2.2 / 7.0	2.5 / 3.3
<i>Lagurus lagurus</i>	3.5 / 4.7	3.8 / 19.0
<i>Microtus arvalis</i>	5.6 / 15.0	2.6 / 6.0
<i>Crocidura suaveolens</i>	2.3 / 4.5	0 / 0
<i>Sorex araneus</i>	1.0 / 0.5	0 / 0

По данным Г. Б. Юрикова с соавторами (2003), на молодых залежах в этом районе плотность населения хомячка может составлять до 10 особей на 1 га. Однако фоновыми видами в сообществе мелких млекопитающих по-прежнему остаются лесная, домовая мышь, обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* Pall., 1778) (см. табл. 1). Относительная численность обыкновенной полёвки на старых залежах достигала 11.3 экз. / 100 л-с. На молодых залежах отмечена высокая плотность популяции малой белозубки (*Crocidura suaveolens* Pall., 1811), показатель попадания составил от 1.0 до 4%.

На следующий год численность степной пеструшки на молодых залежах сохранилась на прежнем уровне, а показатель обилия составил от 2.0 до 4.0 экз. / 100 л-с. В сухой белопольной степи с выраженной пастбищной депрессией плотность популяции пеструшки была самая высокая, обилие составило в среднем 4.6 экз. / 100 л-с. Отмечено много небольших по размеру колониальных поселений, приуроченных к островкам зеленой травянистой растительности с многочисленными мелкими норками (старыми и свежими) с ходами, натоптанными в трещинах почвы. В степи, несмотря на большое количество выставленных ловушек, живоловок и конусов, наряду с пеструшкой был пойман только хомячок Эверсмманна, прочие виды отсутствовали. Появилась степная пеструшка и на посевах озимой пшеницы, обилие составило 2% попадания, лесной мыши – 1.3 экз. / 100 л-с, зверьки ловились вдоль края поля, около свежевырытых нор складированы свежие колоски пшеницы. В общих уловах пеструшка заняла второе место (см. табл. 1).

В Заволжье в 2012 – 2013 гг. в популяции степных пеструшек преобладали самки. Все особи активно участвовали в размножении, перезимовавшие самки в мае принесли по два помета, прибылые имели по одному выводку (табл. 2). Средняя величина выводка соответствует видовой характеристике (Громов, Ербаева, 1995).

В Правобережье в 2012 г. показатель обилия степной пеструшки на пастбищных участках с низким уровнем пастбищной нагрузки в пойме нижнего течения

р. Чардым составил 4.0 экз. / 100 л-с. На таких участках настоящей ковыльной степи с куртинками белой полыни отмечено совместное обитание двух видов – обыкновенной полёвки, находящейся в 2012 г. в состоянии очень высокой численности

Таблица 2
 Величина выводка и вес тела перезимовавших и прибылых самок степной пеструшки в Заволжье в 2012 – 2013 гг.

Годы	Вес тела самок, г	Величина выводка
	M±m n	M±m n
2012	13.7±0.8 n = 6	4.14±0.7 n = 8
2013, весна	22.1±2.3 n = 8	6.0±0.3 n = 10

(30.0 экз. / 100 л-с) и степной пеструшки. В данных местообитаниях видны явные следы колониальных поселений, много тропинок, свежих нор. По литературным данным, норы обыкновенной полёвки и степной пеструшки имеют значительное архитектурное сходство (Наумов,

1948, Огнев, 1950). Однако для местообитаний степных пеструшек характерно преобладание более сухих участков, поросших типчаком и полынью, в то время как обыкновенные полёвки предпочитают более увлажненные места в понижениях и впадинах. Доля степной пеструшки в уловах 2012 г. составила 1.4%.

Все зверьки активно размножались, самки принесли по два помета, средняя величина выводка составила 5.5±0.9. По данным П. С. Козлова (1929), в окрестностях г. Вольска величина выводка колебалась от 4 до 7 экз., период размножения продолжался с апреля по сентябрь. Практически во всех литературных сводках, посвященных биологии этого вида, многочисленные авторы отмечают, что степная пеструшка может принести в год до 6 пометов и способна к размножению в зимнее время.

Следует отметить, что плотность популяции серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall., 1773), представителя степной фауны, в Правобережье в этом году также была высокой, на полях показатель обилия достигал 6.0 экз. / 100 л-с. Средний показатель попадания лесной мыши составлял 20.0%.

Итак, с середины прошлого столетия до настоящего времени продолжалась глубокая депрессия степной пеструшки в сухих и типичных степях Заволжья и Правобережья. В 2012 – 2013 гг. в сообществе мелких млекопитающих произошли существенные изменения, вновь появилась степная пеструшка, которая поселилась на разновозрастных залежах, полях, достигла высокой численности в сухих степях Заволжья. Как известно, лимитирующими факторами для степной пеструшки являются антропогенные изменения коренных биотопов: распашка сухих и ковыльно-типчаковых степей, влияние выпаса сельскохозяйственных животных, воздействие внешних факторов, хищники. Что способствовало прекращению глубокой депрессии и восстановлению численности пеструшки? Скорее всего, главным положительным фактором увеличения плотности популяции степной пеструшки является значительное уменьшение интенсивности сельского хозяйства в 1990 – 2000-е гг. и, как следствие, появление площадей, пригодных для жизнедеятельности вида. Возможно, этому благоприятствовали и изменения климата, связанные с многовековыми и внутривековыми циклами. Данные процессы содействовали созданию условий для массового размножения пеструшек, резкому приросту числен-

СТЕПНАЯ ПЕСТРУШКА (*LAGURUS LAGURUS* PALLAS, 1778)

ности и достижению высокой плотности популяции после длительной депрессии. Следует отметить, что высокая численность популяций отмечена также у других представителей степного фаунистического комплекса – у серого хомячка на Приволжской возвышенности и хомячка Эверсмана в Заволжье. Однако доминирующим видом в природных и антропогенных местообитаниях пока остается лесная мышь.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-05-00401а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П.* Определитель млекопитающих СССР. М. : Просвещение, 1965. 384 с.
- Громов И. М., Ербаева М. А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные и грызуны) / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1995. 522 с.
- Давидович В. Ф.* Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1366 – 1372.
- Елпатьевский В. С., Ларина Н. И., Голикова В. Л.* Млекопитающие Саратовской области // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1950. Т. 26. С. 59 – 63.
- Ильин В. Ю., Быстракова Н. В., Добролюбов А. Н.* Конспект фауны млекопитающих Пензенской области // Изв. Пензен. гос. пед. ун-та им. В. Г. Белинского. Естественные науки. 2006. Т. 1, вып. 5. С. 73 – 89.
- Карасева Е. В.* Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в Северном Казахстане // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 5. С. 768 – 773.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. : Лаки, 2008. 416 с.
- Козлов П. С.* Биология степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) Вольского округа // Тр. Вольского окруж. науч.-образоват. музея. 1929. 26 с.
- Ларина Н. И., Гурьева Г. М.* Эколого-фаунистические комплексы млекопитающих // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 105 – 132.
- Наумов Н. П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.
- Огнев С. И.* Грызуны // Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. 706 с.
- Орлов Е. И., Кайзер Г. А.* Охотпромысловое значение Приерусланских песков АССР Немцев Поволжья // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1933. Т. 10, вып. 2. С. 111 – 158.
- Опарин М. Л.* Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2005. Т. 306: Систематика, палеонтология и филогения грызунов. С. 82 – 101.
- Опарин М. Л.* Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Цветкова А. А.* Влияние распашки на мелких млекопитающих степи // Поволж. экол. журн. 2006. № 1. С. 32 – 39.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Матросов А. Н., Кузнецов А. А.* Динамика фауны млекопитающих степей Волго-Уральского междуречья за последнее столетие // Поволж. экол. журн. 2010. № 1. С. 71 – 85.

Рюриков Г. Б., Суров А. В., Тихонов И. А. Хомячок Эверсманна (*Allocricetulus evermanni*) в саратовском Заволжье : экология и поведение в природе // Поволж. экол. журн. 2003. № 3. С. 251 – 258.

Страутман Е. И., Шубин И. Г. К биологии степной пеструшки и узкочерепной полевки в Северном Казахстане // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1960. С. 217.

Строганова А. С. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья // Тр. ЗИН АН СССР. 1954. Т. 16. С. 30 – 116.

Силантьев А. А. Фауна Падов // Пады. Имение В. А. Нарышкина : естественно-исторический очерк. СПб. : Типография Е. Евдокимова, 1894. С. 235 – 390.

Тупикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М. : Медиздат, 1964. С. 154 – 191.

Цветкова А. А. Численность и сезонные изменения в распределении мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 368 – 374.

Цветкова А. А. Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 423 – 437.

Цветкова А. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Видовое разнообразие и особенности распространения мелких млекопитающих в степях Приволжской возвышенности в Саратовской области // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : прошлое, настоящее, будущее : материалы Междунар. совещ. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 204 – 207.

Цветкова А. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Роль мелких млекопитающих в природных и антропогенных ландшафтах саратовского Правобережья // Экология. 2008. № 2. С. 134 – 140.