



СОДЕРЖАНИЕ

Беляченко А. В., Пискунов В. В., Беляченко А. А. Современное распространение и оценка обилия степного жаворонка (<i>Melanocorypha calandra</i>) и просянки (<i>Miliaria calandra</i>) (Passeriformes, Aves) на севере Нижнего Поволжья и сопредельных территориях	3
Бергман И. Е. Влияние выбросов медеплавильного завода на форму ствола ели сибирской (<i>Picea obovata</i> Ledeb.) и пихты сибирской (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.) (Pinaceae, Pinopsida)	17
Березуцкий М. А. Характеристика и основные направления антропогенного флорогенеза на юге Приволжской возвышенности	29
Герасимов Ю. Л., Кленова Н. А., Орлова С. А. Аэробная и факультативно анаэробная микробиота городских водоёмов (г. Самара)	41
Котюков Ю. В. О двукратном заселении нор обыкновенным зимородком <i>Alcedo atthis</i> (Alcedinidae, Aves)	49
Минеева Н. М., Андреева А. М., Рябцева И. П. Содержание свободных нуклеотидов и хлорофилла в планктоне водохранилищ Верхней Волги	61
Равкин Ю. С., Ядренкина Е. Н., Интересова Е. А., Богомолова И. Н., Юдкин В. А., Лялина М. И., Косарева А. М. Пространственная неоднородность ихтиофауны Северной Евразии и её районирование	72
Сажнев А. С. Состав и структура населения Heteroceridae (Coleoptera) в условиях прибрежной зоны водных объектов Саратовской области	85
Сенатор С. А. Флористическое богатство физико-географических районов и схема флористического районирования Среднего Поволжья	94
<i>Содержание журнала за 2015 г.</i>	106
<i>Авторский указатель за 2015 г.</i>	112
<i>Правила для авторов</i>	116



CONTENTS

Belyachenko A. V., Piskunov V. V., and Belyachenko A. A. Calandra Lark (<i>Melanocorypha calandra</i>) and Corn Bunting (<i>Miliaria calandra</i>) (Passeriformes, Aves) current distribution and abundance assessment in the Northern Lower-Volga region and adjacent territories	3
Bergman I. E. Effect of copper smelter emissions on the stem shape of Siberian spruce (<i>Picea obovata</i> Ledeb.) and Siberian fir (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.) (Pinácea, Pinopsida)	17
Berezutsky M. A. Characteristics and main directions of anthropogenic florogenesis in the southern Volga Uplands	29
Gerasimov Yu. L., Klenova N. A., and Orlova S. A. Aerobic and facultative anaerobic microbiota of urban water bodies (Samara City)	41
Kotyukov Yu. V. On repeated settlement of burrows by Common Kingfisher <i>Alcedo atthis</i> (Alcedinidae, Aves)	49
Mineeva N. M., Andreeva A. M., and Ryabtseva I. P. Free nucleotides and chlorophyll contents in the plankton of the Upper Volga reservoirs	61
Ravkin Yu. S., Yadrenkina E. N., Interesova E. A., Bogomolova I. N., Yudkin V. A., Lyalina M. I., and Kosareva A. M. Spatial heterogeneity of the ichthyofauna of Northern Eurasia and its biogeographical division	72
Sazhnev A. S. Composition and structure of the Heteroceridae (Coleoptera) population in the shore zone of water objects in the Saratov region	85
Senator S. A. Floristic richness of physical-geographical areas and a floristic subdivision scheme of the Middle-Volga region	94
<i>Table of contents 2015</i>	106
<i>Author index 2015</i>	112
<i>Rules for authors</i>	116

УДК 598.283+598.296.4(470.44)

**СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОЦЕНКА ОБИЛИЯ
СТЕПНОГО ЖАВОРОНКА (*MELANOCORYPHA CALANDRA*)
И ПРОСЯНКИ (*MILIARIA CALANDRA*) (PASSERIFORMES, AVES)
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ**

А. В. Беляченко¹, В. В. Пискунов¹, А. А. Беляченко²

¹ *Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского*

Россия, 410028, Саратов, Астраханская, 83

² *Саратовский государственный технический университет имени Гагарина Ю. А.*

Россия, 410054, Саратов, Политехническая, 77

E-mail: veliger59@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.14 г.

Современное распространение и оценка обилия степного жаворонка (*Melanocorypha calandra*) и просянки (*Miliaria calandra*) (Passeriformes, Aves) на севере Нижнего Поволжья и сопредельных территориях. – Беляченко А. В., Пискунов В. В., Беляченко А. А. – В рамках проекта создания «Атласа гнездящихся птиц Европейской России» исследованы особенности пространственного размещения и динамики обилия степного жаворонка и просянки на севере Нижнего Поволжья. Выявлено, что за последние 10 – 15 лет произошли существенные изменения границ ареалов степного жаворонка в северном и просянки в северо-восточном направлениях. Сделан прогноз пределов расширения ареалов изученных видов в Европейской части России.

Ключевые слова: степной жаворонок, просянка, пространственное размещение, ареал, динамика, Европейская Россия.

Calandra Lark (*Melanocorypha calandra*) and Corn Bunting (*Miliaria calandra*) (Passeriformes, Aves) current distribution and abundance assessment in the Northern Lower-Volga region and adjacent territories. – Belyachenko A. V., Piskunov V. V., and Belyachenko A. A. – Features of the Calandra Lark and Corn Bunting spatial distribution and abundance dynamics in the Northern Lower-Volga region were studied in the framework of the «Atlas of breeding birds of European Russia» project. Significant habitat boundary changes to the north (Calandra Lark) and north-east (Corn Bunting) were found over the last 10 – 15 years. Extension limits of the habitat boundaries of both species studied in the European Russia were forecast.

Key words: Calandra Lark, Corn Bunting, spatial distribution, habitat, dynamics, European Russia.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-3-16

ВВЕДЕНИЕ

Распространение многих видов животных на периферии ареалов отличается в современных условиях высокой динамичностью. Перемещения границ обитания птиц на сотни километров происходят нередко за сравнительно небольшие промежутки времени в 10 – 15 лет, что обуславливает необходимость тщательного мониторинга этого явления. В последние годы Европейский совет по учётам птиц (European Bird Census Council, 2014) готовит второе издание «Атласа гнездящихся птиц

Европы» (ЕВВА2) (European Breeding Bird Atlas, 2014). Это связано, прежде всего, с тем, что со времени выхода первого издания атласа (Hagemeijer, Blair, 1997) произошли заметные изменения в размещении и обилии многих видов, а также с ограниченностью и неточностью данных, полученных в то время с территории России (Tucker, Heath, 1994). В рамках проекта ЕВВА2 планируется создание «Атласа гнездящихся птиц Европейской России», материалы из которого войдут в Европейский атлас. В настоящее время Российской рабочей группой (М. В. Калякин, О. В. Волцит, Зоологический музей МГУ; В. В. Морозов, ВНИИ охраны природы; Е. С. Преображенская, ИПЭЭ РАН) при участии многих орнитологов со всей России сформирована база данных (хотя ещё далеко не полная) по распространению и обилию гнездящихся птиц (Фауна и население птиц..., 2013, 2014 а, б).

В ходе подготовки материалов к «Атласу гнездящихся птиц Европейской России» обследован регион севера Нижнего Поволжья, где проходят северная граница ареала степного жаворонка (*Melanocorypha calandra*) и северо-восточная граница обитания просянки (*Miliaria calandra*). Особенности пространственного размещения этих видов были исследованы ранее (Пискунов, Давиденко, 2003; Пискунов, 2006; Опарин, Опарина, 2006; Завьялов и др., 2007; Беляченко, 2008; Sawjalow et al., 2003), однако за последние 5 – 7 лет появились новые факты, связанные с их распространением и динамикой обилия. Анализ этих фактов посвящена настоящая работа. Вопросы, касающиеся возможных гипотетических причин значительных флуктуаций ареалов этих видов, выходят за рамки статьи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Оценки статуса пребывания и обилия степного жаворонка и просянки в квадратах проекции Меркатора 38UMC, 38UNC, 38UPC, 38UMB, 38UNB, 38UPB, 39UUT, 39UVT, 39UUS, 39UVS, 38UPA, 39UUR проводились в 1993 – 2014 гг. по методам, использованным при создании «Атласа гнездящихся птиц Европы» (Hagemeijer, Blair, 1997), «Атласа гнездящихся птиц Каталонии» (Estrada et al., 2004) и второго издания ЕВВА2. Описания методов подробно изложены на сайте Европейского совета по учётам птиц (ЕВВА2 Methodology, 2014). В период исследований протяженность пеших и автомобильных учетных маршрутов на территориях Саратовского, Аткарского, Новобурасского, Лысогорского, Красноармейского, Ровенского, Краснокутского, Питерского, Новоузенского, Александровогайского, Озинского, Перелюбского, Краснопартизанского районов Саратовской области и сопредельных районов Волгоградской, Ульяновской, Самарской областей и Западного Казахстана составила около 5000 км.

Статусы пребывания видов в квадратах определялись по достоверно установленным фактам гнездования или особенностям брачного поведения и включали следующие категории (ЕВВА2 Methodology, 2014). *Возможное гнездование*: А1 – вид наблюдался в гнездовой период в местообитаниях, подходящих для его гнездования, А2 – слышали в гнездовой период пение самцов; *вероятное гнездование*: В3 – пара наблюдалась в гнездовое время в подходящем для гнездования биотопе, В4 – территориальное поведение самца на постоянном участке в течение хотя бы двух дней за неделю, В5 – брачное поведение и демонстрации, В6 – посещение

птицами вероятного места гнездования; *подтверждённое гнездование*: С11 – обнаружено жилое гнездо, С12 – встречены слётки, С15 – найдено гнездо с кладкой. Точки обнаружения птиц или их гнёзд в местообитаниях регистрировались на GPS-навигаторе и с помощью программы MapInfo 8.5 наносились на оцифрованную карту м 1:100000. В результате были получены региональные границы современного распространения изученных видов.

Численность степного жаворонка и просянки градуировалась по логарифмической шкале 1 – 10, 11 – 100, 101 – 1000 пар на квадрат площадью 2500 км² или 50×50 км, который получается путём разбланковки стандартного квадрата Меркатора 100×100 км (ЕВВА2 Methodology, 2014). Первый интервал (1 – 10) соответствует очень низкой плотности птиц не более 1 пары на 250 км². Во втором интервале (11 – 100) плотность составляет не более 1 пары на 25 км²; в третьем (101 – 1000) – не более 1 пары на 2.5 км². Приведённые величины плотности являются усреднёнными для всего квадрата.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современные ретроспективные оценки распространения и особенно обилия многих видов птиц на территории Нижнего Поволжья отличаются большой неточностью и субъективностью, поскольку исходные полевые данные первой половины и середины прошлого века, как правило, фрагментарны по периодам времени и территориям. Это в полной мере относится и к изучаемым видам, что, однако, не исключает возможности выделить многолетние тренды движений границ ареалов и численности, учитывая значительно более полный фактологический материал второй половины XX в. и начала нынешнего столетия.

Распространение и обилие степного жаворонка (*Melanocorypha calandra*). Подробный анализ имеющихся данных литературы сделан в предшествующих публикациях (Пискунов, 2006; Завьялов и др., 2007, 2011), поэтому мы остановимся лишь на самых важных особенностях распространения степного жаворонка в изучаемом регионе в прошлом. В конце XIX в. этот вид был вполне обычен в степных местообитаниях Правобережья и Заволжья (Ососков и др., 1901); в первой четверти XX в. жаворонки обитали в окрестностях г. Саратова (Барабаш, Козловский, 1941), но в 1930-е гг. в Правобережье уже стал редок (Мельниченко, 1938). Популяции вида в 1960-е гг. отмечены у г. Саратова, сел Ивановское, Рыбушка и Горючка (Варшавский и др., 1994). К этому периоду относятся сведения о существовании поселений жаворонка в Самойловском и Аткарском районах Саратовской области (Завьялов и др., 2007). В Левобережье вид был обычен и широко распространен всю первую половину прошлого века, что отмечали многие орнитологи. Л. А. Лебедева (1967) считала северной границей ареала вида долину р. Большой Ирғиз. На основании этих данных можно провести границу распространения степного жаворонка к середине XX в. (рис. 1, полилиния 1).

К концу прошлого века гнездовые популяции жаворонков были сосредоточены в пределах Александровогайского, Новоузенского, Дергачёвского и Озинского районов, где занимали разрозненные участки типчаковых-ковыльных, житняковых и полынно-злаковых степей. Наши исследования, проведённые в 1993 – 1994 гг. в

25 км севернее пгт. Озинки, не выявили тут гнездящихся пар. В этот период в пределах региона граница ареала вида, по-видимому, наиболее сильно отступила к юго-востоку (рис. 1, полилиния II).

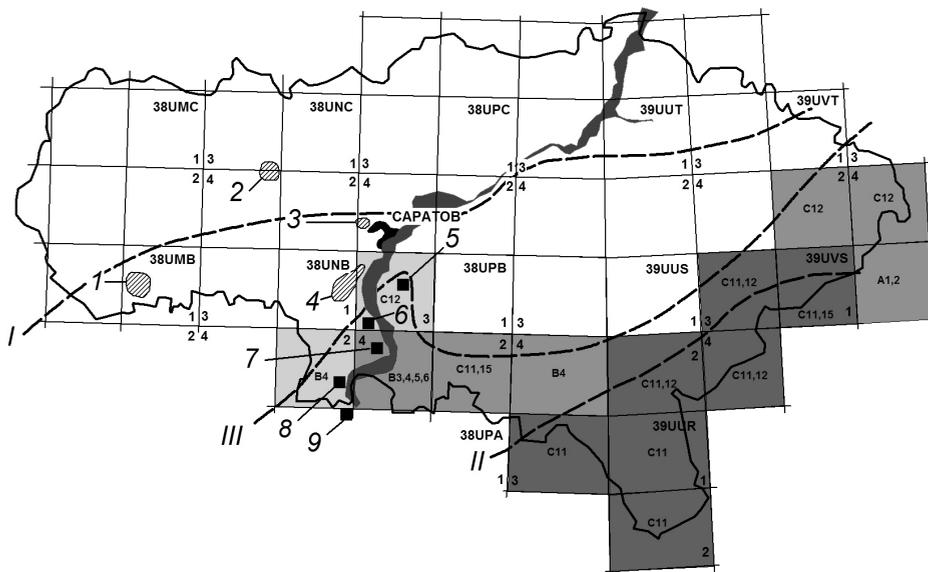


Рис. 1. Распространение степного жаворонка (*Melanocorypha calandra*) на севере Нижнего Поволжья: в квадратах проекции Меркатора 50×50 км показаны современный статус вида (A1, 2; B3, 4, 5, 6; C11, 12, 15) и уровень обилия (светло-серый цвет – 1 – 10 пар; серый – 11 – 100; тёмно-серый – 101 – 1000); размещение существовавших в прошлом популяций вида (1 – Самойловская; 2 – Аткарская; 3 – Саратовская; 4 – Ивановско-Рыбушкинская) и современных популяций (5 – Новопоповская; 6 – Ахматская; 7 – Рёвинско-Ваулинская; 8 – Нижнебанновская; 9 – Щербаковская); I – граница распространения степного жаворонка в середине прошлого века; II – граница устойчивого гнездования в конце прошлого века; III – современная граница гнездования

С начала нынешнего века и по настоящее время появляется много новых фактов обнаружения отдельных особей, локальных поселений и гнёзд на обширных территориях, где ранее степного жаворонка не наблюдали в течение предшествующих десятилетий. Опишем подробнее расширение ареала этого вида, опираясь на собранные полевые наблюдения и данные других исследователей (рис. 1, полилиния III).

В 1998 – 2000 гг. отдельные редкие встречи вида в гнездовой период зарегистрированы авторами на залежах в окрестностях сел Дьяковка и Усатово Краснокутского района (38UPB2); этот факт отмечал также М. Л. Опарин с соавторами (2000). В следующее пятилетие было установлено, что жаворонки начали гнездиться на таловом участке Приерусланской степи (Опарин, Опарина, 2006). С этого же времени существует постоянное поселение вида южнее с. Ясновидовка Питерского района (38UPB4).

В первые годы XXI в. степной жаворонок стал встречаться западнее и северо-западнее с. Дьяковка на участках многолетних залежей. Так, пять территориальных самцов были обнаружены в 2003 г. в балке Дьяковка восточнее с. Песчанка Ровенского района (38UPB2). Южнее этой точки, по правому пологому склону долины р. Бизюк в 2004 – 2005 гг. отмечались отдельные, поющие на заброшенных полях самцы, которые после распашки залежей под бахчи в 2006 г. исчезли и больше не появлялись. Ещё южнее, на залежах у с. Мирное Ровенского района 23.04.2005 был обнаружен поющий самец.

Одна из самых северных в западном Заволжье точек обнаружения степного жаворонка находится в овраге Берёзовом у заброшенного с. Новопоповка Энгельсского района, где в мае – июне 2002 г. на двухлетней залежи постоянно держались 7 – 10 пар. На этом же участке при обследовании квадрата 38UNB3 1, 7 и 12 июня 2014 г. зафиксированы 4 – 5 токующих самца (Беляченко и др., 2014 *a*), что свидетельствует о наличии устойчивой гнездовой популяции.

На восточных границах Саратовской области и Западного Казахстана расселение степного жаворонка происходило на более ограниченной территории. В конце XX в. северные пределы ареала вида доходили до пгт. Озинки, где обитание птиц было зафиксировано на КОТР «Синие горы» (Морозов, 2000). К 2012 г. граница поднялась к северу до широты с. Кочумбетово Перелюбского района и проходила на запад вдоль р. Камелика примерно до места впадения в неё р. Большая Чалыкла (39UVT2, 39UVT4). В этих квадратах жаворонок является спорадически распространённым, обычным гнездящимся видом; его обилие составляет 11 – 100, 101 – 1000 пар.

В начале XXI в. степной жаворонок стал регулярно встречаться в гнездовое время на правом берегу Волги, по восточному макросклону Приволжской возвышенности южнее г. Саратова. Первые птицы появились весной 2001 г. на залежах в окрестностях с. Щербаковка Камышинского района Волгоградской области (38UNA1, 38UNA3), но их гнездовой статус остался неподтвержденным. Следует отметить, что в течение неоднократных посещений этого района в 1994 – 1997 гг. жаворонок выявлено не было. Несколько позже (с 6 по 14 мая 2003 г.) птицы наблюдались у с. Щербаковка Т. О. Барабашиным (Завьялов и др., 2007). В этом же году территориальный самец жаворонка был замечен авторами на степном участке Дурман-горы (Утёс Степана Разина), ещё через год два поющих самца были обнаружены по правому склону Даниловской балки, на южной границе Саратовской области (38UNB2).

К этому же периоду (09.06.2003 г.) относятся наблюдения О. В. Бородиным (устное сообщение) нескольких птиц в 45 км к северу – в окрестностях с. Рёвино Красноармейского района (38UNB4). Однако в 2004 – 2006 гг. на этом участке в результате «весенних палов» бурьянистые залежи выгорели и жаворонок обнаружено не было. В июне 2005 г. территориальный самец держался на участке степи, нарушенном перевыпасом, в 2 км к северо-востоку от с. Нижняя Банновка Красноармейского района (Пискунов, 2006). К 2013 г. структура участка сильно изменилась в результате естественного восстановления степной растительности – и жаворонок исчез.

Наблюдения 2014 г. свидетельствуют о появлении ещё двух правобережных гнездовых популяций. Впервые 12.06.2014 г. на залежи площадью 180 га у берега Волги между селами Ахмат и Мордово Красноармейского района обнаружено 7 территориальных самцов (38UNB3). По результатам повторных учётов 17.06.2014 г. количество самцов подтвердилось, а 23.06.2014 г. в местообитании замечены слётки (Беляченко и др., 2014 а). В мае-июне 2014 г. авторы обнаружили поселение степного жаворонка в 3 – 4 км западнее с. Рёвино Красноармейского района (38UNB4). Гнездовая популяция в 12 – 18 пар обитала на старозалежных землях, перемежаемых участками сильно сбитой степи (попынная стадия пастбищной дигрессии) и пустошами. В конце июня наблюдались слётки. Вполне возможно, что это та же популяция, которую исследовал О. В. Бородин в 2003 г.

Таким образом, в Нижнем Поволжье за последние 12 – 15 лет произошло значительное смещение границ расселения степного жаворонка в северном и северо-западном направлениях. Это движение происходило разными темпами и отличалось масштабами охваченных территорий на юге и востоке саратовского Заволжья. Наивысшее обилие вида (до 1000 пар на квадрат 50×50 км) и наиболее устойчивые гнездовые популяции связаны с юго-восточными районами Левобережья: Алгайским (39UUR2), Новоузенским (39UUR1) и Озинским (39UUS2; 39UUS4) (Мосолова, Табачишин, 2013, 2014 а, б).

Наименьшие изменения пределов ареала произошли вдоль восточных границ Саратовской области. Здесь территория обитания вида за период исследований расширилась к северу примерно на 40 – 50 км. Жаворонок проник к западу от границы России протяжённостью 180 км между р. Таловая и Дюрским водохранилищем не далее 40 – 60 км. Вдоль южных рубежей Саратовской области участки обитания вида сместились к западу на 140 – 150 км, а по правому берегу Волги жаворонок распространился к северу от границ области на 50 – 60 км. Следует подчеркнуть, что сплошного ареала здесь не существует; имеются изолированные «микрораспространения» численностью 5 – 15 пар, связанные с наиболее подходящими местообитаниями. Обилие жаворонка в квадратах 38UNB3, 38UNB2, 38UNB4 составляет от 1 – 10 до 11 – 100 пар, птицы распределены неравномерно. Так, в 2005 – 2012 гг. на участке между с. Ровное Саратовской области и селами Валувка – Потёмкино Волгоградской области (38UNB4; 38UNA3) не было выявлено обитания этого вида. Не заселены верховья рек Бизюк и Нахой, бассейн р. Тарлыка. Жаворонок отсутствует в центральных районах Заволжья в квадратах 38UPB1, 38UPC4 (Пискунов, Беляченко, 2014 а, б) и 38UPB3 (Беляченко, 2014). С другой стороны, начиная с 2005 г., количество изолированных популяций жаворонка по южным границам Саратовской области постепенно нарастает, и появилось немало новых поселений возрастом всего 1 – 2 года. По нашим оценкам, обилие птиц в постоянных популяциях за последние 3 – 4 года увеличилось вдвое.

Распространение и обилие просянки (*Miliaria calandra*). Исторических сведений об обитании просянки на территории региона совсем немного, так как по происхождению это южноевропейский предгорный вид (Воинственский, 1960), ареал которого в прошлом находился значительно юго-западнее. К известным фактам относится первое обнаружение просянки у с. Новотулка Питерского рай-

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОЦЕНКА ОБИЛИЯ СТЕПНОГО ЖАВОРОНКА

она 12 июля 1968 г. (Варшавский и др., 1994). После почти тридцатилетнего периода, когда просьянка в регионе не встречалась, появляются данные о пребывании вида в 1999 г. у пос. Основной Новоузенского района в квадрате 39UUS2 (Пискунов и др., 2001) и Приерусланской степи (Опарин и др., 2002), отмечены размножающиеся весной 2001 г. особи у с. Комсомольское (бывшее дер. Таловка) Краснокутского района (38UPB2) (Опарин и др., 2001). Наиболее полно сведения о просьянке в Саратовской области, относящиеся к началу XXI в., представлены в статье В. В. Пискунова и О. Н. Давиденко (2003). Приведём наиболее важные факты распространения вида в тот период (таблица).

Места регистрации просьянки в Саратовской области в 2000 – 2002 гг.
(Пискунов, Давиденко, 2003; с изменениями)

№	Дата	Номер квадрата, место регистрации	Кол-во поющих самцов	Местообитание
1	8.05.2000	39UUR1, хут. Новый Жданов, Морозов, с. Канавка, Александровогайский р-н	8	Бурьянистые залежи и пустоши
2	19.06.2001	38UNB2, с. Гвардейское, Красноармейский р-н	2	Бурьянистая пустошь у фермы
3	1.05.2002	38UPB2, с. Луговское, Ровенский р-н	1	Бурьянистая пустошь у фермы
4	26.05.2002	38UNB3, 8 км западнее с. Зеленый Дол, Энгельский р-н	1	Ковыльно-типчачковая степь с зарослями раkitника русского
5	2 – 7.06.2002	38UNB2, 4 км южнее с. Белогорское, Красноармейский р-н	11	Пырейная (2 самца) и бурьянистая (9 самцов) залежи
6	6.06.2002	38UNB2, 5 км южнее с. Нижняя Банновка, Красноармейский р-н	3	Выгоревший участок разнотравно-типчачковой степи с отдельно стоящими деревьями
7	15.06.2002	38UNB3, окр. с. Широкий Буерак, Саратовский р-н	1	Сильно сбита бурьянистая залежь у заброшенной фермы
8	24.06.2002	38UNB2, 4 км севернее с. Нижняя Банновка, Красноармейский р-н	1	Пырейная залежь с отдельно стоящими деревьями

В дополнение, по южной границе области в Правобережье имеются данные по обитанию просьянки в июне 2002 г. на окраине с. Колокольцовка Калининского района (38UMB3), в мае – июне 2002 г. у с. Хрущёвка Самойловского района (38UMB1). Перечисленные сведения позволяют провести границу распространения вида в начале нынешнего столетия (рис. 2, полилиния I).

В последующие годы мониторинг распространения просьянки позволил выявить несколько особенностей. Во-первых, накапливаются факты, подтверждающие длительное использование птицами одних и тех же гнездовых территорий. Например, несколько пар наблюдались 23.05.2012 г. на окраине хут. Морозов Александровогайского района (сравнить со строкой № 1 таблицы); 22.06.2004 г. гнездовая пара была снова замечена в 2 км к югу от с. Белогорское Красноармейского района (строка № 5 таблицы); 5 – 12.07.2005 г. территориальный самец опять держался на участке степи в 6 км южнее с. Нижняя Банновка Красноармейского района (строки № 6 таблицы); 13.06.2004 г. поющий самец вновь обнаружен на окраине с. Колокольцовки.

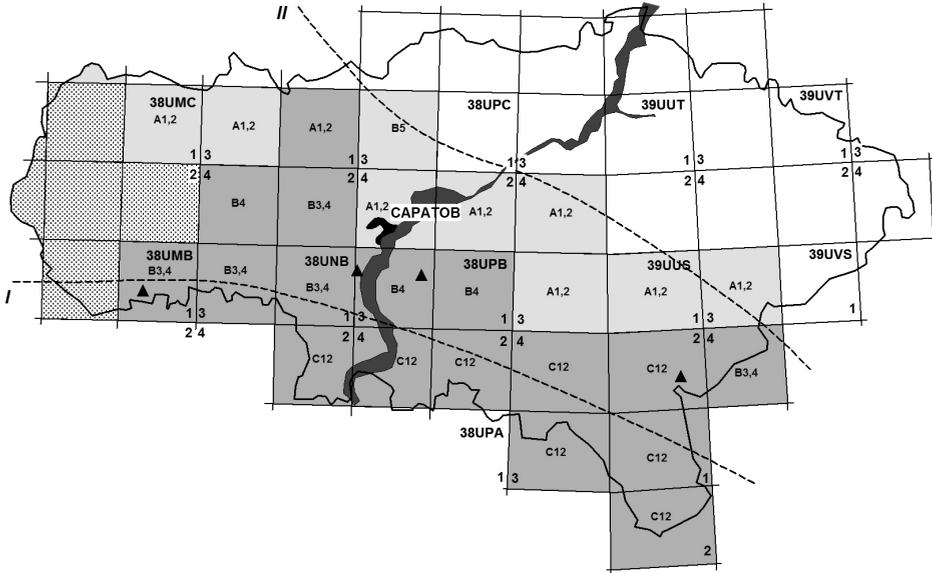


Рис. 2. Распространение просянки (*Miliaria calandra*) на севере Нижнего Поволжья: в квадратах проекции Меркатора 50×50 км показаны современный статус вида (A1, 2; B3, 4; C12) и уровень обилия (светло-серый цвет – 1 – 10 пар; серый – 11 – 100); треугольниками показаны единичные встречи просянки в 1999 – 2002 гг.; точками обозначены необследованные квадраты; I – граница распространения просянки в начале XXI в., II – современное распространение вида

Во-вторых, получены данные о продвижении просянки к северу в Правобережье. Так, 23.05.2006 г. поющий самец был обнаружен на многолетней залежи в 2.5 км западнее с. Курдюм Саратовского района (38UNC2); в июне 2007 г. самцов просянки наблюдали у сел Багаевка (38UNB3) и Свинцовка (38UNC4) Саратовского района; на окраине г. Воскресенск (38UPC2). В Левобережье тенденция расселения просянки также хорошо прослеживается: начиная с 2002 г. отмечено её устойчивое гнездование у южных границ области; в 2012 г. произошло продвижение границ ареала к северу до линии пос. Восточный – пос. Уфимовский Дергачевского района (39UUS3).

В-третьих, были выявлены флуктуации вида в изучаемом регионе. В 2007, 2012 и 2014 гг. обилие просянки заметно повышалось, а в 2005 и 2013 гг., напротив, обнаруживались единичные особи даже в постоянных местах обитания.

Наиболее масштабная экспансия просянки, сопровождающаяся увеличением её численности, произошла севернее и северо-западнее Саратова в 2014 г. Можно привести примеры этого явления, опираясь на опубликованные данные обследований квадратов. Просянка в гнездовой обстановке была обнаружена: в квадрате 38UMC4 (Беляченко А. В., Беляченко А. А., 2014); 38UNC1, 38UNC2, 38UNC3 (Беляченко и др., 2014 а, б, в). Кроме того, просянки были отмечены в первой по-

ловине июня (поющие самцы) и конце августа (молодые птицы) 2014 г. вдоль автотрассы «Саратов – Тамбов» (38UMC1; 38UMD2; 38ULC3), в окрестностях пгт. Екатериновка (38UMC3). В Заволжье самая северная, известная на настоящее время, точка регистрации просянки отмечена 20.06.2014 г. в квадрате 38UPC4, на залежи у полевой дороги между с. Новая Елюзань – с. Кирово Балаковского района (Пискунов, Беляченко, 2014 б). Полученные факты позволяют провести современную границу обитания просянки с запада на восток: г. Петровск – с. Гремячка Новобурацкого района – г. Воскресенск – с. Новая Елюзань Балаковского района – пос. Восточный Дергачевского района (рис. 2, полилиния II).

Установлено, что к югу и юго-западу от этой границы обилие просянки в 2014 г. заметно повысилось. Это проявляется как в увеличении количества птиц в популяциях, так и в большем количестве самих гнездовых популяций в квадратах. Например, исследования 2013 г. показали отсутствие просянки в квадрате 38UMB3 (Мосолова, Табачишин, 2014 в), а в полевой сезон 2014 г. здесь были обнаружены три небольших локальных группы общей численностью в 11 птиц (3 особи в с. Колокольцовка, 4 – в с. Шклово, 4 – в с. Чадаевка).

Подводя предварительные итоги изучения просянки на севере Нижнего Поволжья, необходимо отметить некоторые черты её расселения. За последние 15 лет ареал вида в Правобережье продвинулся к северу и северо-востоку на 130 – 170 км, в Заволжье – на 90 – 110 км. Темп расселения носит ярко выраженный неравномерный, пульсирующий характер, связанный с волнами численности этого вида. Особенно быстро смещение границ распространения произошло в 2014 г. на фоне 3 – 4-кратного увеличения частоты встречаемости особей в учётных квадратах. В целом на севере Нижнего Поволжья просянка остаётся сравнительно редким видом: её обилие в квадратах по южной границе Саратовской области составляет 11 – 100 пар, у северных пределов своего распространения – 1 – 10 пар.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Объективно оценить значение новых фактов, связанных с расселением степного жаворонка и просянки в исследованном регионе, невозможно без привлечения данных по размещению видов в сопредельных областях. Эти материалы имеются в открытом доступе на сайте Зоологического музея Московского государственного университета (Атлас гнездящихся птиц..., 2014; Фауна и население птиц..., 2013, 2014 а, б). На их основе была составлена карта пространственного распределения степного жаворонка и просянки на юге европейской части России (рис. 3). Чёрными квадратами и кружками на карте обозначены центры квадратов Меркатора, в которых были обнаружены птицы двух видов. Мы прекрасно сознаём, что каждая точка наносилась на карту на основании чьих-то оригинальных данных. Однако нет возможности в ограниченной по объёму статье привести ссылки на всех исследователей (их насчитывается более пятидесяти), за что мы приносим им свои извинения и отсылаем всех интересующихся на сайт Зоологического музея Саратовского национального исследовательского государственного университета, где авторы перечислены.

Северная граница расселения степного жаворонка в целом соответствует представлениям о нём как обитателе сухих степей и полупустынь. На территории

Оренбургской области имеется единственная точка, обозначающая современное распространение этого вида: долина р. Шыбында (Давыгора, 2013; Морозов, Корнев, 2013). Далее к западу, вдоль границы Оренбургской области с Казахстаном, а также на юге Самарской области на начало 2015 г. обследованных квадратов нет



Рис. 3. Распространение степного жаворонка (*Melanocorypha calandra*) (I, квадраты) и просянки (*Miliaria calandra*) (II, круги) на юге европейской части России (Фауна и население птиц..., 2013, 2014 а, б): области: 1 – Калужская, 2 – Тульская, 3 – Рязанская, 4 – Нижегородская, 6 – Пензенская, 7 – Ульяновская, 8 – Самарская, 9 – Оренбургская, 10 – Брянская, 11 – Орловская, 12 – Липецкая, 13 – Тамбовская, 14 – Саратовская, 15 – Курская, 16 – Белгородская, 17 – Воронежская, 18 – Волгоградская, 19 – Ростовская, 21 – Астраханская; республики: 5 – Мордовия, 20 – Калмыкия, 23 – Адыгея, 24 – Карачаево-Черкесская; края: 22 – Краснодарский, 25 – Ставропольский

нежской и Саратовской областей) (Гудина, 2014 а, б). Вероятно, можно ожидать появления степного жаворонка в западных районах Саратовской и Волгоградской областей, в местах его бывшего обитания.

Быстрое расселение просянки, сопряженное с увеличением её численности, в северном и северо-восточном направлениях в последние годы отмечают многие орнитологи. Это явление описано в Белгородской (Дьяконова, 2012; Соколов, 2012), Воронежской (Венгеров, 2014), Рязанской (Фионина, Лобов, 2012; Фионина, 2014), Калужской (Елисеев, 2014) областях, северо-восточной Украине (Кныш и др., 2014). В настоящее время самыми северными являются точки регистрации просянки в Нижегородской области (Левашкин, 2014) и Республике Мордовия (Спиридонов, Гришуткин, 2013 а, б), однако статус вида на первой территории А2, на второй – В3, 4. Это свидетельствует о пока ещё недоказанном гнездовании птиц в северных регионах распространения. Далее граница поворачивает к югу и идёт

(см. карту на сайте Зоо-музея МГУ). Вполне вероятно, что жаворонок в ближайшем будущем будет здесь обнаружен, так как от самой северной точки его регистрации на территории Саратовской области до пункта, где сходятся границы Оренбургской, Самарской областей и Западного Казахстана, всего 30 км. На территории Волгоградской области вид встречался в 2013 г. в квадратах 38UNV1, 38UNV4, 38UMU1, 38UNA4. Следует особо отметить регистрацию степного жаворонка (статус В3, 4) в значительно удалённых от привычных границ ареала точках – квадратах 38ULD2 (Тамбовская область) и 38ULC2 (границы Тамбовской, Воронежской и Саратовской областей)

до Саратовской области, причём её профиль носит предположительный характер, поскольку, по состоянию на январь 2015 г., Пензенская область остаётся практически неисследованной в рамках проекта. Весьма вероятно, что просянка там встречается, но опубликованных фактов её обитания не существует. Много «пустых» квадратов и в Самарской области (см. карту на сайте Зоомузея МГУ). К востоку имеется одна точка регистрации в Кувандыкском районе Оренбургской области, но там, скорее всего, была обнаружена залётная птица (Коршиков, Корнев, 2003). Учитывая существующие тренды и скорость расселения просянки, можно предположить, что северо-восточные границы её ареала в ближайшее время сместятся из Саратовской области на территорию соседних Ульяновской, Самарской и Оренбургской областей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас гнездящихся птиц Европейской России // Зоол. музей Московского гос. ун-та имени М. В. Ломоносова. М., 2014. URL: <http://zmmu.msu.ru/musei/podrazdeleniya/sektor-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhsya-ptic-evropejskoj-rossii> (дата обращения: 28.12.2014).

Барабаш И. И., Козловский П. Н. Материалы по авифауне Нижнего Поволжья // Учён. зап. Сарат. гос. пед. ин-та, фак. Естествознания. 1941. Вып. 7. С. 162 – 173.

Беляченко А. В. Пространственное распределение аномалий плотности видов птиц и млекопитающих в бассейнах рек южной части Приволжской возвышенности // Поволж. экол. журн. 2008. № 3. С. 167 – 177.

Беляченко А.А. Квадрат 38UPB3. Саратовская область // Птицы Москвы и Подмосковья. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. М. В. Калякина, О. В. Волцит. М. : Фитон XXI, 2014. Вып. 2. С. 173 – 176.

Беляченко А. В., Беляченко А. А. Квадрат 38UMC4. Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014. Вып. 3. С. 214 – 217.

Беляченко А. А., Беляченко А. В., Пискунов В. В. Квадрат 38UNC1. Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 а. Вып. 3. С. 243 – 246.

Беляченко А. А., Беляченко А. В., Пискунов В. В. Квадрат 38UNC2. Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 б. Вып. 3. С. 247 – 250.

Беляченко А. А., Подольский А. Л., Лобачев Ю. Ю., Беляченко А. В. Квадрат 38UNC3. Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 в. Вып. 2. С. 152 – 157.

Беляченко А. В., Беляченко А. А., Мельников Е. Ю. Квадрат 38UNB3. Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014. Вып. 3. С. 238 – 242.

Варшавский С. Н., Тучин А. В., Щепотьев Н. В. Птицы Саратовской области // Орнитофауна Саратовской области (в помощь учителям биологии). Саратов : Изд-во гос. пед. ин-та, 1994. С. 14 – 62.

Венгеров П. Д. Возвращение просянки *Miliaria calandra* : результат циклических колебаний климата и изменений в сельском хозяйстве (Воронежская область) // Рус. орнитол. журн. 2014. Т. 23, экспресс-выпуск 970. С. 503 – 511.

Воинственский М. А. Птицы степной полосы европейской части СССР : современное состояние орнитофауны и её происхождение. Киев : Наук. думка, 1960. 290 с.

Гудина А. Н. Квадрат 38ULC2. Саратовская, Воронежская и Тамбовская области // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 а. Вып. 2. С. 133 – 137.

Гудина А. Н. Квадрат 38ULD2. Тамбовская область. // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 б. Вып. 2. С. 138 – 141.

Давыгора А.В. Дополнения к орнитологической фауне долины реки Шыбынды и прилегающих территорий // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2013. Вып.18. С. 27 – 40.

Дьяконова Т.П. Новое появление просянки *Miliaria calandra* в окрестностях «Леса на Ворскле» // Рус. орнитол. журн. 2012. Т. 21, экспресс-выпуск 778. С. 1753 – 1755.

Елисеев С.Л. Квадрат 37UCB4. Москва (новые территории), Московская и Калужская области // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014. Вып. 3. С. 109 – 114.

Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Мосолова Е. Ю. Динамика распространения и современная численность степного (*Melanocorypha calandra*) и белокрылого (*Melanocorypha leucoptera*) жаворонков на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. 2007. № 4. С. 297 – 309.

Завьялов Е. В., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В., Якушев Н. Н. Птицы севера Нижнего Поволжья. Кн. 5. Состав орнитофауны. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2011. 360 с.

Кныш Н. П., Статива А. И., Малышок В. М. Материалы по распространению и биологии просянки *Emberiza calandra* на северо-востоке Украины // Рус. орнитол. журн 2014. Т. 23, экспресс-выпуск 977. С. 737 – 751.

Коршиков Л. В., Корнев С. В. Новые интересные орнитологические наблюдения в Оренбуржье в 2003 г // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2003. С. 130 – 133.

Лебедева Л. А. Птицы саратовского Заволжья (эколого-фаунистические особенности орнитофауны) : дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1967. 220 с.

Левашкин А.П. Квадрат 38VMH4. Нижегородская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014. Вып. 2. С. 253 – 258.

Мельниченко А. Н. Птицы лесных полей степного Заволжья и Приволжья и их хозяйственное значение // Учён. зап. Куйбыш. пед. и учительского ин-та, фак. естествознания. 1938. Вып. 1. С. 3 – 38.

Морозов В. В. Синие горы // Ключевые орнитологические территории России. Т. 1. Ключевые орнитологические территории международного значения Европейской России. М. : СОПР, 2000. С. 470 – 471.

Морозов В. В., Корнев С. В. Квадрат 40UCB2. Оренбургская область, Республика Казахстан // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2013. Вып. 1. С. 742 – 745.

Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. Квадрат 39UUR2 Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2013. Вып. 1. С. 619 – 621.

Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. Квадрат 39UUS2. Саратовская область, Республика Казахстан // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 а. Вып. 3. С. 351 – 354.

Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. Квадрат 39UUS4. Саратовская область, Республика Казахстан // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 б. Вып. 3. С. 355 – 358.

Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. Квадрат 38UMB3 Саратовская и Волгоградская области // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякин. М. : Фитон XXI, 2014 в. Вып. 2. С. 142 – 147

Опарин М. Л., Опарина О. С. Динамика населения наземногнездящихся птиц в ходе залежной сукцессии растительности в дерновинно-злаковых степях Заволжья // Поволж. экол. журн. 2006. № 2/3. С. 154 – 163.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратьев Г. П., Трофимова Л. С., Трофимов И. А., Вацке Х., Литцбарски Х. Динамика природных комплексов подзоны сухих степей Заволжья в XX столетии на примере Приерусланской степи // Проблемы природопользования и сохранения биоразнообразия в условиях опустынивания : материалы межрегион. науч.-практ. конф. Волгоград : Изд-во ВНИАЛМИ, 2000. С. 26 – 30.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Трофимова Л. С. Динамика орнитокомплексов кампофилов подзоны сухих степей Заволжья // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России : материалы шк.-семинара молодых учёных «Динамика восстановительных процессов в степных экосистемах». М. : РАСХН, 2001. С. 129 – 140.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Вацке Х. *Miliaria calandra*, *Saxicola torquata* *Melanocorypha leucoptera* в саратовском Заволжье // Рус. орнитол. журн. 2002. Экспресс-вып. 186. С. 506 – 507.

Оскоков П. А., Коростелев Н. А., Гаврилов Н. Г., Сырнев И. Н. Среднее и Нижнее Поволжье и Заволжье // Россия : Полное географическое описание нашего отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей. СПб. : Изд. А. Ф. Девриена, 1901. Т. 6. С. 88 – 95.

Пискунов В. В. Степной жаворонок (*Melanocorypha calandra* Linnaeus, 1766) // Красная книга Саратовской области. Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. С. 454 – 455.

Пискунов В. В., Беляченко А. А. Квадрат 38UPB1. Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 а. Вып. 3. С. 264 – 266.

Пискунов В. В., Беляченко А. А. Квадрат 38UPC4. Саратовская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2014 б. Вып. 3. С. 267 – 270.

Пискунов В. В., Давиденко О. Н. Характеристика растительных сообществ на индивидуальных участках самцов просянки в южной части Приволжской возвышенности // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2003. Вып. 2. С. 89 – 97.

Пискунов В. В., Антончиков А. Н., Беляченко А. В. Современное состояние и тенденции изменений орнитофауны северной части Нижнего Поволжья // Актуальные проблемы изу-

чения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань : Изд-во «Матбугат йорты», 2001. С. 490 – 491.

Соколов А. Ю. Встречи просянки *Miliaria calandra* и зелёной пеночки *Phylloscopus trochiloides* на особо охраняемых территориях Белгородской области // Рус. орнитол. журн. 2012. Т. 21, экспресс-вып. 766. С. 1384 – 1386.

Спирidonов С. Н., Гришуткин Г. Ф. Квадрат 38ULF3. Республика Мордовия, Нижегородская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2013 а. Вып. 1. С. 443 – 448.

Спирidonов С. Н., Гришуткин Г. Ф. Квадрат 38UNF1. Республика Мордовия, Нижегородская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. О. В. Волцит, М. В. Калякина. М. : Фитон XXI, 2013 б. Вып. 1. С. 461 – 464.

Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М. : Фитон XXI, 2013. Вып. 1. 1078 с.

Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М. : Фитон XXI, 2014 а. Вып. 2. 390 с.

Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М. : Фитон XXI, 2014 б. Вып. 3. 592 с.

Фионина Е. А. Уточнение современного состояния некоторых видов птиц, занесённых в Красную книгу Рязанской области // Рус. орнитол. журн. 2014. Т. 23, экспресс-вып. 1011. С. 1839 – 1843.

Фионина Е. А., Лобов И. В. Новые находки просянки *Miliaria calandra* в Рязанской области // Рус. орнитол. журн. 2012. Т. 21, экспресс-вып. 829. С. 3249 – 3253.

EBBA2 Methodology // European Bird Census Consil [Electronic resource]. Nijmegen, 2014. 12 p. Available at: http://www.ebcc.info/wpimages/video/EBBA2_methodology_final.pdf (accessed: 28 December 2014).

Estrada J., Pedrocchi V., Brotons L., Herrando S. Atlas dels Ocells Nidificants de Catalunya 1999 – 2002 [Catalan Breeding Bird Atlas]. Barselona : Lynx Edicions, 2004. 638 p.

European Bird Census Consil [Electronic resource]. Nijmegen, 2014. Available at: <http://www.ebcc.info> (accessed: 28 December 2014).

European Breeding Bird Atlas / European Bird Census Consil [Electronic resource]. Nijmegen, 2014. Available at: <http://www.ebba2.info/> (accessed: 28 December 2014).

Hagemeijer W. J. M., Blair M. J. The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their distribution and abundance. London, 1997. 903 p.

Sawjalow E. W., Tabatschischin W. G., Jakuschew N. N. Gegenwärtige Lage der östlichen Brutarealgrenze der Grauammer (*Emberiza calandra*) im Norden des Niederwolgagebietes // Mauritianiana. 2003. Bd. 18, heft 3. S. 435 – 439.

Tucker G. M., Heath M. F. Birds in Europe : their conservation status. Cambridge : BirdLife International, 1994. P. 352 – 353, 469.

УДК 504.5:669.2/.8:582.475

**ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА
НА ФОРМУ СТВОЛА ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA OBOVATA* LEDEB.)
И ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (*ABIES SIBIRICA* LEDEB.)
(PINÁCEAE, PINOPSIDA)**

И. Е. Бергман

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: 5554505@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.12.14 г.

Влияние выбросов медеплавильного завода на форму ствола ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) (Pináceae, Pinopsida). – Бергман И. Е. – Исследовано влияние промышленного загрязнения на показатели формы ствола деревьев ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской обл., южная тайга). По мере приближения к источнику загрязнения сбег ствола увеличивается при уменьшении его полндревесности. Для ели сибирской показано статистически значимое увеличение сбega в комлевой (на 22.9%), нижней (на 35.7%), средней (на 18.0%) и верхней (на 9.0%) частях ствола. Для пихты сибирской, а также деревьев ели второго яруса значимого влияния зоны загрязнения на форму ствола не установлено. Возможными причинами увеличения сбega может быть усиление ветровой нагрузки на ствол вследствие изменений условий местообитания и перестройки фракционной структуры самого дерева, а также прямое действие поллутантов, снижающее камбиальную активность преимущественно в верхней части ствола.

Ключевые слова: промышленное загрязнение, сбег, полндревесность, ель сибирская, *Picea obovata*, пихта сибирская, *Abies sibirica*, ствол дерева, ярус, ветровая нагрузка.

Effect of copper smelter emissions on the stem shape of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) and Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) (Pináceae, Pinopsida). – Bergman I. E. – The influence of industrial pollution on the stem shape of Siberian spruce and fir trees was estimated in the Middle-Ural Copper Smelter vicinity (Revda, Sverdlovsk region, the southern taiga). As the pollution source is approached, the stem taper increases with a decreasing form factor. A statistically significant increase of the stem taper of Siberian spruce in the butt end (by 22.9%), the lower (35.7%), middle (18.0%) and upper (9.0%) parts of the stem is shown. No significant influence of pollution level was detected for the tree shape of Siberian fir and spruce from the second tree layer. The stem taper increase can be caused by the increased wind load upon the trunk due to changes in habitat conditions and restructuring of the tree's fractional structure, as well as the direct effect of pollutants to decrease the cambium activity (mainly in the upper part of the trunk).

Key words: industrial pollution, stem taper, form factor, Siberian spruce, *Picea obovata*, Siberian fir, *Abies sibirica*, tree stem, tree layer, wind load.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-17-28

ВВЕДЕНИЕ

Форму древесного ствола считают важной морфометрической характеристикой, что определяет ее широкое применение в дендрометрии и лесоведении (Лебков, Каплина, 2001). Несмотря на огромное количество публикаций, посвященных

ее изучению (Кулешис, 1972; Кофман, 1986; Дудина, Макаренко, 1997; Гурский А. А. н., Гурский А. Ак., 2004; Богачев, 2006; Дудина, 2007; Исаев, 2009; Gray, 1956; Larson, 1963; Schinozaki et al., 1964 *a, b*; Chiba, Shinozaki, 1994; Valentine, Gregoire, 2001; Tong, Zhang, 2008 и др.), совершенствование методов оценки формы ствола и моделей его образующей продолжает оставаться актуальной задачей (Петровский и др., 2012; Демаков, 2014; Li, Weiskittel, 2010 и др.). Следует подчеркнуть, что подавляющее большинство работ, связанных с изучением формы ствола, касается ненарушенных территорий и крайне мало публикаций посвящено изменению формы в условиях промышленного загрязнения (Захаренко, Рунова, 2000; Pretzsch et al., 2010).

В настоящей работе рассмотрены изменения формы ствола у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) по мере приближения к точечному источнику атмосферного загрязнения – Среднеуральскому медеплавильному заводу. Из многих показателей формы ствола мы используем два наиболее информативных – сбеги и полндревесность (Третьяков, 1952; Воропанов, 1963).

В качестве рабочей гипотезы выдвинуто предположение, что по мере приближения к источнику загрязнения величина сбегов увеличивается, а полндревесность – уменьшается. Данная гипотеза базируется на результатах предыдущих исследований формы ствола ели европейской (*Picea abies* L. Karst.) (Pretzsch et al., 2010), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) (Захаренко, Рунова, 2000) в условиях загрязнения, в которых была продемонстрирована именно такая направленность изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного на окраине г. Ревда Свердловской области, в 50 км к западу от г. Екатеринбург. Предприятие действует с 1940 г. и считается одним из крупнейших источников атмосферного загрязнения в России. Основные ингредиенты выбросов – SO_2 и пылевые частицы с сорбированными токсичными элементами (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As, Hg и др.). Полигон исследования был подразделен на три зоны: импактную (расстояние до источника загрязнения 1–2 км), буферную (расстояние 4–7 км) и фоновую (расстояние 30 км). Подробное описание уровней загрязнения, таксационная характеристика древостоев и характер изменения экосистем под влиянием загрязнения приведены ранее (Воробейчик, Хантемирова, 1994; Воробейчик и др., 1994, 2014; Кайгородова, Воробейчик, 1996; Усольцев и др., 2012). Характеристика загрязнения участков представлена в табл. 1.

Для оценки сбегов и полндревесности в градиенте загрязнения были использованы модельные деревья, которые отбирали (в 2008 – 2009 гг.) как средние по диаметру, высоте и размерам кроны для ступени толщины в пределах всего диапазона варьирования их диаметров на участке. Каждое модельное дерево было отнесено к соответствующему ярусу (первый или второй) и группе возраста (средневозрастные – 41 – 80 лет, приспевающие – 81 – 100 лет, спелые – 101 – 160 лет). Подробная характеристика модельных деревьев представлена в нашей работе

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА НА ФОРМУ СТВОЛА

(Бергман, 2011). При выборе модельных деревьев исключали загущенные или открытые участки леса. Общее количество модельных деревьев ели – 33 (из них в фоновой зоне – 7, буферной – 14, импактной – 12), пихты – 32 (в фоновой зоне – 7, буферной – 13, импактной – 12).

Таблица 1

Параметры загрязнения верхнего (0 – 5 см) слоя почвы
на разном удалении от медеплавильного завода

Зона загрязнения	Удаление, км	Концентрация подвижных форм, мкг/г		рН, водный
		Cu	Pb	
Фоновая	30	52.2±21.4	65.9±23.5	4.89±0.06
Буферная	7	424.1±21.9	215.0±14.4	5.03±0.06
	4	366.7±114.3	135.0±45.3	4.55±0.03
Импактная	2	1039.6±146.9	317.1±31.6	4.63±0.09
	1	1084.4±131.7	378.7±46.4	4.60±0.12

Примечание. Сост. по: Трубина и др., 2014. Приведено среднее ± ошибка, учетная единица – пробная площадь, $n = 5$.

Деревья спиливали на уровне корневой шейки, измеряли общую длину дерева от среза и длину кроны, а также возраст по годичным кольцам на пне. Затем ствол раскряжевывали по относительным длинам – 0; 0.1; 0.2; ... 0.9 H (где H – общая длина дерева) и определяли диаметры сортиментов в коре и без коры в двух взаимно перпендикулярных направлениях (с точностью 0.5 мм). Ствол условно делили на четыре части: 0 H – 0.1 H – комлевая; 0.1 H – 0.4 H – нижняя; 0.4 H – 0.7 H – средняя; 0.7 H – 1.0 H – верхняя. Вблизи отметок 0.2, 0.5, 0.8 H выпиловали диски, древесину и кору у которых взвешивали отдельно, помещали в пластиковые пакеты известной массы и далее сушили при 105°C в течение 2 – 4 суток. По результатам замеров рассчитывали объем древесины дисков и ствола в целом, а также его массу в абсолютно сухом состоянии. При раскряжке ствола часть коры дерева терялась (в виде опилок), поэтому значения сбega и полндревесности в расчетах представлены исключительно без коры.

Классические формулы определения сбega и полндревесности ствола предполагают использование в расчетах диаметра на высоте груди (1.3 м); вместо него мы использовали диаметр на относительной высоте ствола (0.1 H), что необходимо для сравнения показателей формы стволов деревьев, отличающихся по высоте. Сбег ствола ($S_{\text{ств}}$, см/м) определяли по формуле:

$$S_{\text{ств}} = D_{0.1H} / (H - 0.1H),$$

где H – высота дерева (м), $D_{0.1H}$ – диаметр ствола на высоте 0.1 H (см). Сбег комлевой ($S_{\text{комля}}$), нижней ($S_{\text{низ}}$), средней ($S_{\text{средн}}$), верхней ($S_{\text{верх}}$) частей ствола определяли следующим образом: $S_{\text{комля}} = (D_{0H} - D_{0.1H}) / 0.1H$; $S_{\text{низ}} = (D_{0.1H} - D_{0.4H}) / (0.4H - 0.1H)$; $S_{\text{средн}} = (D_{0.4H} - D_{0.7H}) / (0.7H - 0.4H)$; $S_{\text{верх}} = (D_{0.7H} - D_{1.0H}) / (1.0H - 0.7H)$.

Под полндревесностью понимали отношение объема ствола (за исключением объема его комлевой части) к объему цилиндра, имеющего высоту ($H - 0.1H$) и диаметр основания, равный диаметру дерева на высоте 0.1 H .

Фитомассу крон определяли после отделения ветвей от ствола и их последующего взвешивания на 50 килограммовых весах с ценой деления 50 г. Для определения абсолютно сухой массы хвои и ветвей из каждой части кроны были взяты их образцы, которые сразу же взвешивали с точностью 0.01 г и сушили при температуре 100 – 105°C. По полученным значениям рассчитывали абсолютно-сухую массу хвои и ветвей всего дерева. Исследуемые деревья были условно поделены на две категории: с низкой относительной массой кроны (отношение общей фитомассы кроны к общей надземной фитомассе дерева) равно 0.18 – 0.35 (ель) и 0.13 – 0.25 (пихта) и высокой относительной массой кроны – 0.36 – 0.51 (ель) и 0.26 – 0.51 (пихта).

Известно, что возраст, высота, масса кроны дерева играют важную роль в формировании образующей ствола (Кофман, 1986; Doerner, 1965; McMahon, 1975; King, Loucks, 1978), поэтому они выбраны в качестве основных предикторов. Статистический анализ проведен в пакетах Statistica 8.0 и R Portable 2.11.0. Значимость влияния отдельных факторов и их взаимодействия оценена с помощью многофакторного дисперсионного анализа с коррекцией (где это необходимо) на неоднородность дисперсий по методу Хьюбера – Уайта (алгоритм hc3).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние загрязнения на сбег ствола. Сбег ствола изменяется в широких пределах (для ели – 0.91 – 1.92 см/м, для пихты – 0.90 – 1.69 см/м) в зависимости от зоны загрязнения, яруса древостоя, относительной массы кроны и вида дерева (рис. 1, 2).

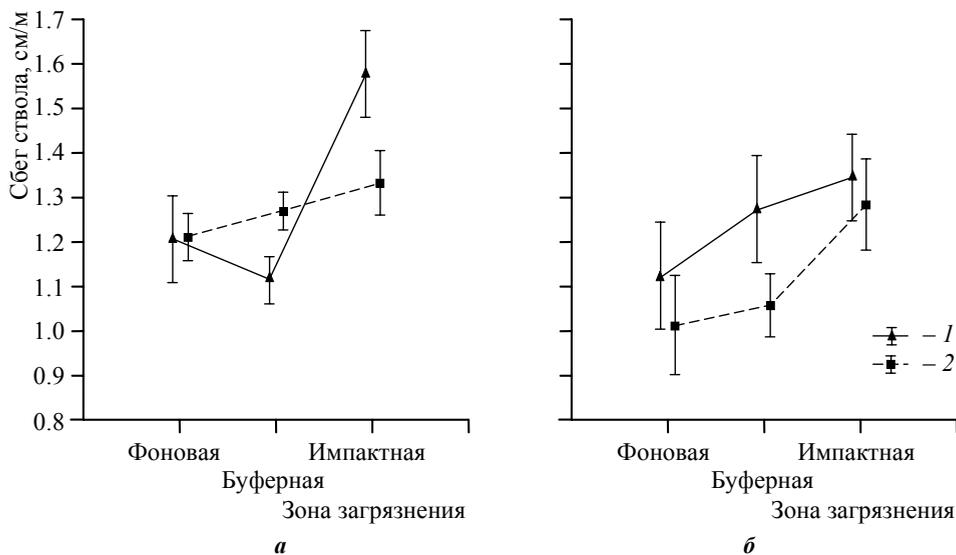


Рис. 1. Сбег ствола ели сибирской (1) и пихты сибирской (2) в зависимости от зоны нагрузки (фоновая, буферная, импактная) и яруса (а – первый ярус; б – второй ярус). Вертикальные линии – стандартная ошибка

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА НА ФОРМУ СТВОЛА

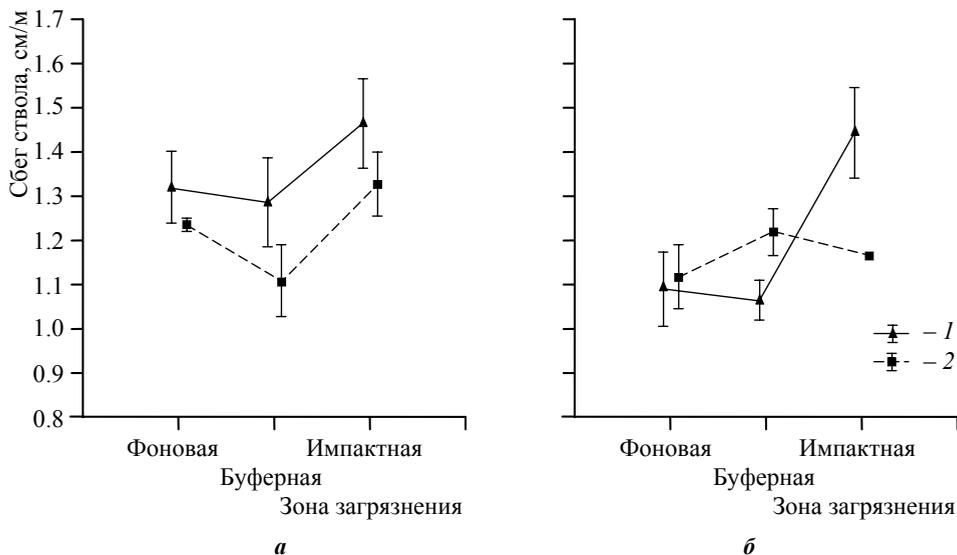


Рис. 2. Сбег ствола ели сибирской (1) и пихты сибирской (2) в зависимости от зоны нагрузки (фоновая, буферная, импактная) и относительной массы кроны (а – высокая относительная масса; б – низкая относительная масса). Вертикальные линии – стандартная ошибка

Из-за ограниченного объема выборки проведение многофакторного дисперсионного анализа с включением всех факторов (зона загрязнения, ярус древостоя, относительная масса кроны, группа возраста, вид дерева) оказалось невозможным, поэтому он был заменен на серию двухфакторных ANOVA (табл. 2). Поскольку влияния группы возраста на показатели формы установлено не было, этот фактор был исключен из последующего анализа.

Изменение значений сбega ствола по зонам загрязнения и ярусам представлено на рис. 1, по зонам загрязнения и относительным массам кроны – на рис. 2. Наиболее ярко влияние зоны загрязнения проявляется на сбегистости ствола ели. С увеличением высоты дерева (переход в первый ярус) и относительной массы кроны сбег ствола ели возрастает на 3.3 и 14.3%, пихты – на 9.1 и 5.5% соответственно.

Сбег не одинаков для разных участков ствола (ель: $F_{3;128} = 61.4$; $p < 0.001$; пихта: $F_{3;124} = 99.3$; $p < 0.001$). В комлевой части из-за корневых наплывов он наибольший: 3.49 ± 0.32 см/м для ели и 2.81 ± 0.17 см/м для пихты. В нижней части ствола сбег наименьший: 0.85 ± 0.05 см/м для ели и 0.82 ± 0.04 см/м для пихты.

В силу того, что не все варианты сочетаний были представлены одинаково по зонам загрязнения (например, практически полностью отсутствовали деревья первого яруса с высокой относительной массой кроны), мы не смогли реализовать полный план дисперсионного анализа (табл. 3).

Таблица 2

Результаты двухфакторных дисперсионных анализов по оценке влияния зоны загрязнения и яруса и относительной массы кроны на сбег стволов ели и пихты

Источник изменчивости	Ель [33]			Пихта [32]	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Влияние зоны загрязнения и яруса					
Зона загрязнения (З)	2	5.33	0.01	3.15	0.06
Ярус (Я)	1	0.39	0.54	5.03	0.03
З×Я	2	2.24	0.13	0.72	0.50
Влияние зоны загрязнения и относительной массы кроны					
Зона загрязнения (З)	2	4.56	0.02	0.44	0.65
Относительная масса кроны (К)	1	2.98	0.10	0.50	0.48
З×К	2	0.63	0.54	1.48	0.25

Примечание. Учетная единица – модельное дерево. Условные обозначения: *df* – число степеней свободы, *F* – критерий Фишера, *p* – достигнутый уровень значимости. Полу жирным выделено значимое влияние фактора. В квадратных скобках – количество модельных деревьев в анализе.

Сбег стволов деревьев, принадлежащих к одному ярусу с одинаковой относительной массой кроны по каждой зоне загрязнения и участку ствола, представлен на рис. 3. В зоне максимального загрязнения величина сбega стволов ели первого яруса с низкой относительной массой кроны на 18.5% (собственно ствол); 22.9% (комлевая часть); 35.7% (нижняя часть); 18.0% (средняя часть) и 9% (верхняя часть) выше, чем у аналогов в фоновой зоне (различия статистически значимы (см. табл. 3). Различий в сбеге ствола пихты, а также ствола ели второго яруса между зонами не установлено (см. табл. 3).

Таблица 3

Результаты дисперсионных анализов по оценке влияния зоны загрязнения и участка ствола дерева на сбег

Источник изменчивости	Ель, первый ярус, низкая относительная масса кроны [11]			Пихта, первый ярус, низкая относительная масса кроны [11]			Ель, второй ярус, высокая относительная масса кроны [13]		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Влияние зоны загрязнения*									
Зона (З)	2	5.09	0.038	2	0.28	0.61	2	0.02	0.98
Влияние зоны загрязнения и участка ствола**									
Зона (З)	2	8.55	0.001	2	0.22	0.65	2	0.13	0.88
Участок ствола (У)	3	144.7	<0.001	3	95.5	<0.001	3	23.4	<0.001
З×У	6	0.28	0.94	6	0.74	0.54	6	1.21	0.32

Примечание. * – учетная единица – модельное дерево. ** – учетная единица – участок ствола модельного дерева. В квадратных скобках – количество деревьев в выборке. Условные обозначения см. табл. 2.

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА НА ФОРМУ СТВОЛА

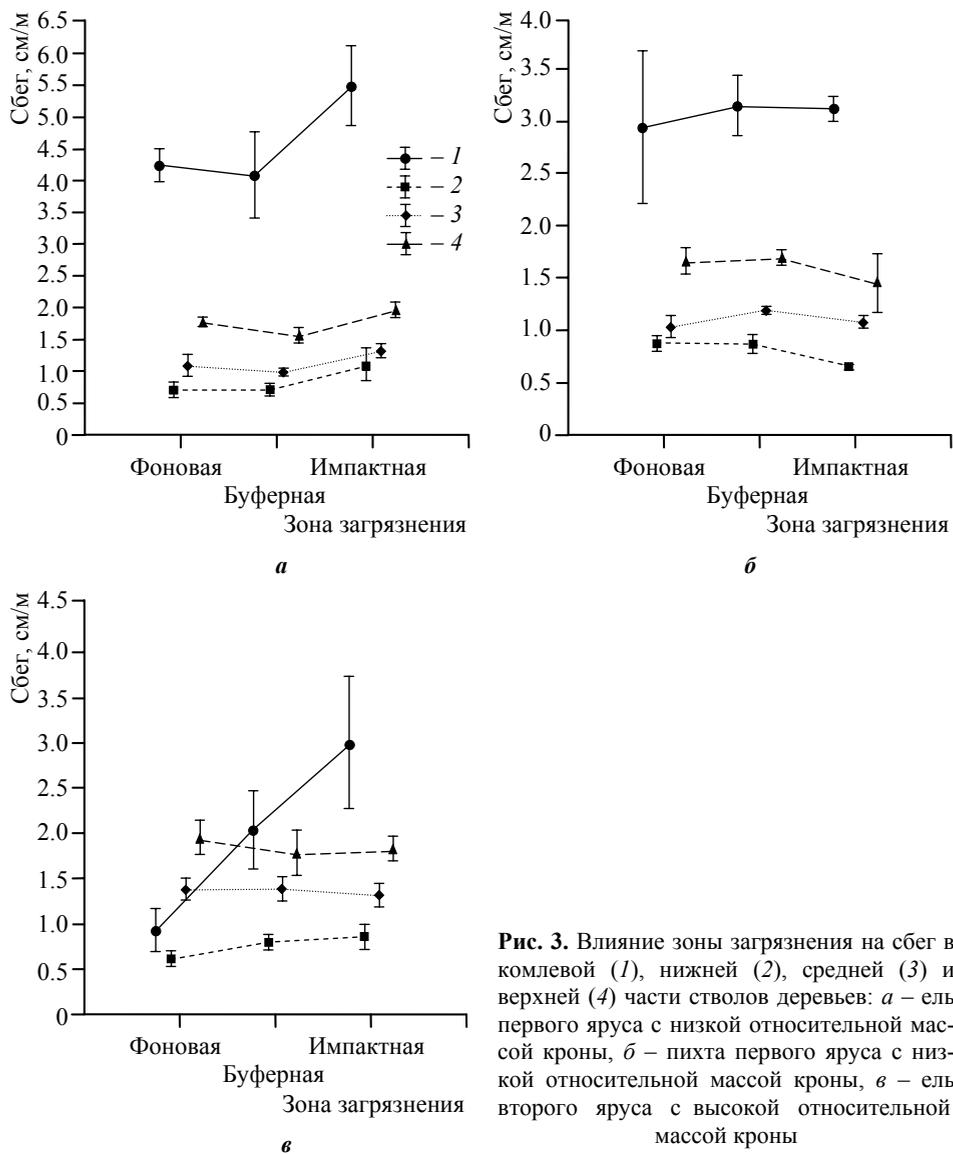


Рис. 3. Влияние зоны загрязнения на сбег в комлевой (1), нижней (2), средней (3) и верхней (4) части стволов деревьев: *а* – ель первого яруса с низкой относительной массой кроны, *б* – пихта первого яруса с низкой относительной массой кроны, *в* – ель второго яруса с высокой относительной массой кроны

Влияние загрязнения на полндревесность и вертикальную структуру фитомассы ствола. Значения полндревесности изменяются в интервале 0.33 – 0.50 (ель) и 0.37 – 0.53 (пихта). Полндревесность ствола ели первого яруса с низкой относительной массой кроны в импактной зоне на 11.4% ниже по сравнению с аналогами в фоновой зоне, а ствола ели второго яруса с высокой относительной

массой кроны – на 8.0%. Однако значимого влияния зоны загрязнения на полндревесность ствола не установлено ни для ели, ни для пихты ($F = 0.08 - 1.18$; $p = 0.33 - 0.79$). С увеличением уровня промышленного загрязнения происходит некоторое перераспределение фитомассы древесины. Так, доля нижней части (включая комлевую часть) стволов на импактной территории выше и составляет $73.3 \pm 0.9\%$ (ель) и $72.4 \pm 1.5\%$ (пихта). Тем не менее, данная тенденция, при одинаковых значениях яруса и относительной массы кроны, статистически не значима для обеих пород ($F = 0.43 - 1.90$; $p = 0.21 - 0.53$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прямое сопоставление полученных нами абсолютных значений сбega и полндревесности с данными других авторов затруднено из-за различий в методических подходах. Тем не менее, наши оценки сбega стволов ели высоких ступеней толщины на фоновой территории сопоставимы с оценками, приводимыми В. К. Захаровым (Грошев и др., 1980), а оценке полндревесности – с приводимыми А. А. Смирновым (2007).

Форма стволов, сохраняя высокий консерватизм (Лебков, Каплина, 2003), всегда несколько различается в зависимости от влияния многочисленных факторов, часто действующих разнонаправлено. Большинство исследователей в качестве основных выделяют следующие: густота древостоя, полнота древостоя, климатические и микроклиматические условия произрастания, возраст дерева, эколого-биологические особенности вида дерева (Кофман, 1987; Gray, 1956; Larson, 1963 и др.). Наша методика позволяет исключить влияние первых двух, а климатические условия разных участков полигона исследования схожи. Следовательно, различия в форме ствола в градиенте загрязнения могут определять микроклиматические условия (ветровой и световой режимы), токсическое действие поллютантов в воздухе и почве, а также эколого-биологические особенности исследуемых видов (газоустойчивость, восприимчивость к болезням и вредителям и т.п.).

Увеличение сбega по мере увеличения высоты ствола и относительной массы кроны дерева логично связать с возрастанием ветровых нагрузок на дерево. Известно, что «деревья всегда тем более сбежисты, чем большему действию ветра они подвергаются; сильные утолщения нижних частей ствола – ответная реакция, увеличивающая прочность стволов верхнего полога и не наблюдающаяся у отставших в росте деревьев второго яруса» (Gray, 1956; цит. по: Кофман, 1986).

Мы не располагаем данными инструментальных измерений ветровых нагрузок на деревья в районе наших исследований. Но косвенные материалы свидетельствуют о том, что действие ветра вблизи завода на стволы деревьев выше, чем в других зонах, что может быть следствием изменений условий произрастания. Во-первых, с увеличением уровня загрязнения доля деревьев низких ступеней толщины увеличивается, а высоких – уменьшается (Фимушин, 1979; Цветков В., Цветков И., 2003; Бергман и др., 2013 и др.). Из-за низкой численности крупных деревьев верхнего полога вблизи завода и их неравномерного распределения ветровая нагрузка на каждое такое дерево возрастает. Увеличение скорости ветра вблизи источника загрязнения показано на основе прямых измерений в районе действия Мончегорского металлургического завода (Kozlov, 2002). Во-вторых, по мере

приближения к источнику выбросов изменяется фракционная структура дерева. Хорошо известна закономерность увеличения массы хвои равновеликих деревьев по мере ухудшения условий произрастания, что характеризует общую тенденцию снижения продуктивности хвои (Усольцев, 1974; Смирнов, 1997; Усольцев и др., 2010, 2012; Бергман, 2011). Увеличение массы ассимиляционного аппарата, в свою очередь, способствует увеличению общей парусности кроны, соответственно действию ветра на ствол возрастает.

Другой возможной причиной увеличения сбега и уменьшения полндревесности ствола ели по мере приближения к заводу может быть прямое токсическое действие выбросов. Так, было установлено увеличение сбега (при незначительном снижении полндревесности) ствола ели европейской при окулировании озоном (Pretzsch et al., 2010). На примере сосны обыкновенной и ели сибирской (Ярмишко, 1996; Чжан, 2009) показано, что снижение интенсивности накопления древесины под влиянием выбросов можно наблюдать на любом участке ствола, но в верхней части этот процесс выражен сильнее, чем в комлевой.

Увеличение сбега в условиях загрязнения, зарегистрированное нами для ели, может рассматриваться как компенсаторно-приспособительная реакция, позволяющая деревьям снижать темп роста в высоту (и, как следствие, перехват поллютантов кроной), которая реализуется за счет уменьшения камбиальной активности преимущественно в верхней части ствола.

Многие авторы (Захаренко, Рунова, 2000; Ярмишко, 2007; Zverev et al., 2013) отмечают существенные изменения формы ствола у деревьев, произрастающих в условиях промышленного загрязнения: карликовость, полустланниковую жизненную форму, скрученность ствола, закомелистость и т.п. Подобные изменения встречаются также у деревьев, растущих в неблагоприятных условиях Крайнего Севера, и подробно описаны в работе В. И. Ермакова (1986). Автор на примере берёзы пушистой (*Betula alba* L.) отмечает, что «...по мере ухудшения условий произрастания, ствол приобретает извилистую (скрученную) форму, что дает возможность ограничивать в большей или меньшей мере развитие кроны в высоту и тем самым располагать жизненно важные органы ближе к поверхности почвы, где экологические факторы менее суровы» (с. 44).

Для пихты статистически значимого влияния загрязнения на изменение формы ствола нами не установлено, что, по всей видимости, связано не столько с большей ее устойчивостью к загрязнению, сколько со стволовой гнилью, поразившей деревья этого вида на всей исследованной территории (Ставищенко, 2010). Значимого влияние поллютантов на форму ствола также не установлено для представителей второго яруса, вероятно всего, благодаря их лучшей защищенности от ветра и поллютантов представителями верхнего полога.

Следует также отметить влияние на форму ствола такого неучтенного нами фактора, как густота древостоя в начальный период формирования дерева, считающегося крайне важным (Лебков, Каплина, 2003). Форма ствола, которую приобрели деревья в молодом возрасте, определяет ее параметры и в более старших возрастах: так, стволы деревьев, формирующиеся в густых насаждениях, менее сбежисты по сравнению с разреженными древостоями (Лебков, Каплина, 2003). Исследуемая нами территория неоднократно подвергалась воздействию со сторо-

ны как природных (пожары, ветровалы, буреломы), так и антропогенных (рубки ухода) факторов, сила действия которых была не одинаковой во времени и пространстве. Учесть периодичность и интенсивность воздействия этих факторов на древостой и тем самым определить начальные условия формирования рассматриваемых модельных деревьев не представляется возможным, что, в свою очередь, несколько затрудняет интерпретацию полученных нами данных.

Следует отметить, что рассмотренные показатели формы ствола в меньшей степени реагируют на промышленное загрязнение по сравнению с другими параметрами, в частности, продуктивностью ассимиляционного аппарата, значение которой вблизи источника выбросов в 2.0 (ель) и 1.2 (пихта) раза ниже, чем на фоновой территории (Бергман, 2011). В то же время амплитуда увеличения сбега ствола сопоставима с увеличением фитомассы ассимиляционного аппарата равновеликих деревьев (ели – на 32.0%, пихты – на 18.0%) по мере приближения к Среднеуральскому медеплавильному заводу (Бергман, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С увеличением уровня промышленного загрязнения увеличивается сбег ствола ели, а его полнодревесность уменьшается, что подтверждает нашу исходную гипотезу. Эти изменения соответствуют перестройке вертикальной структуры фитомассы ствола в сторону увеличения доли нижних его частей. Для пихты, а также для представителей ели второго яруса значимого влияния зоны загрязнения на форму ствола не установлено.

Увеличение сбега ствола вблизи источника загрязнения может быть связано, как минимум, с двумя процессами: 1) увеличением ветровых нагрузок на ствол из-за изменений условий местообитания и перестройки фракционной структуры дерева; 2) токсическим действием поллютантов через угнетение камбиальной активности преимущественно в верхней части ствола.

Таким образом, произрастающие на импактной территории деревья ели первого яруса представляют собой организмы, сумевшие через перестройку формы ствола приспособиться к повышенным ветровым нагрузкам и токсическому действию поллютантов.

Автор выражает благодарность Е. Л. Воробейчику, А. В. Нестеркову за обсуждение и комментарии к тексту рукописи, В. А. Усольцеву, А. Ф. Уразовой, А. В. Борникову, А. С. Жанабаевой и А. С. Касаткину – за помощь в проведении полевых работ.

Работа завершена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-31488) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15-12-4-26).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бергман И. Е. Биологическая продуктивность ели и пихты в градиенте атмосферных загрязнений на Урале : сравнительный анализ и составление таксационных таблиц : дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2011. 156 с.

Бергман И. Е., Воробейчик Е. Л., Жданова Т. Ю. Изменение строения древостоев под действием атмосферного загрязнения : модифицирующее влияние условий экотопа // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2013. № 8. С. 25 – 27.

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА НА ФОРМУ СТВОЛА

- Богачев А. В.* Уравнение образующей ствола // Лесоведение. 2006. № 5. С. 50 – 57.
- Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В.* Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение : зависимость доза-эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31 – 43.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург : УИФ «Наука», 1994. 280 с.
- Воробейчик Е. Л., Трубина М. Р., Хантемирова Е. В., Бергман И. Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448 – 458.
- Воропанов П. В.* Лекции по лесной таксации : в 3 т. Брянск : Облполиграфиздата, 1963. Т. 1. 475 с.
- Грошев Б. И., Синицын С. Г., Мороз П. И., Сеперович И. П.* Лесотаксационный справочник. М. : Лесн. пром-сть, 1980. 288 с
- Гурский А. Ан., Гурский А. Ак.* Изучение формы и определение объемов древесных стволов на основе их математических моделей // Изв. Оренб. гос. аграрного ун-та. 2004. Т. 4, № 4 – 1. С. 68 – 69.
- Демаков Ю. П.* Ствол дерева как деформированный конус // Эко-потенциал. 2014. № 2 (6). С. 72 – 81.
- Дудина В. Н., Макаренко А. А.* Модель образующей ствола деревьев // Лесная наука на рубеже XXI века : сб. науч. работ. Гомель, 1997. Вып. 46. С. 266 – 268.
- Дудина В. Н.* Применение моделей образующей древесного ствола сосны для основных пород Казахстана // Изв. Оренб. гос. аграрного ун-та. 2007. Т. 3, № 15 – 1. С. 46 – 48.
- Ермаков В. И.* Механизмы адаптации березы к условиям Севера / под ред. Л. С. Козловой. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 144 с.
- Захаренко Т. А., Рунова Е. М.* Оценка качества древесины на корню в техногенных лесах // Строение, свойства и качество древесины-2000 : материалы III междунар. симп. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2000. С. 229 – 231.
- Исаев С. П.* Биотический подход в построении математической модели образующей ствола дерева // Изв. С.-Петерб. лесотехн. академии. 2009. Вып. 188. С. 128 – 137.
- Кайгородова С. Ю., Воробейчик Е. Л.* Изменение некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187 – 193.
- Кофман Г. Б.* Рост и форма деревьев. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 211 с.
- Кулешис А. А.* Влияние разных факторов на форму ствола сосны обыкновенной // Изв. высш. учеб. заведений. Лесной журнал. 1972. № 4. С. 10 – 14.
- Лебков В. Ф., Каплина Н. Ф.* Закономерности формы древесного ствола хвойных и лиственных пород // Вестн. Моск. гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2001. № 5. С. 49 – 55.
- Лебков В. Ф., Каплина Н. Ф.* Возрастная динамика формы ствола деревьев сосны обыкновенной и кедра сибирского // Лесной вестн. 2003. № 1 (26). С. 18 – 24.
- Петровский В. С., Малышев В. В., Мурзинов Ю. В.* Моделирование параметров древесных стволов в насаждении // Лесотехнический журн. 2012. № 4 (8). С. 18 – 22.
- Смирнов А. А.* Особенности влияния регулярного ухода за лесом на продуктивность древостоев и качество древесины ели : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Архангельск, 2007. 20 с.
- Ставищенко И.В.* Состояние лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием промышленных аэрополлютантов // Экология. 2010. № 5. С. 397 – 400.
- Третьяков Н. В.* Некоторые положения советской лесной таксации // Справочник таксатора. М. : Гослесбумиздат, 1952. С. 18 – 62.
- Трубина М. Р., Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В., Бергман И. Е., Кайгородова С. Ю.* Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов : быстрое восстановление или продолжение деградации? // Докл. РАН. 2014. Т. 458, № 6. С. 721 – 725.
- Усольцев В. А.* Фитомасса крон спелых березово-осиновых насаждений в Северном Казахстане // Лесоведение. 1974. № 2. С. 86 – 88.

Усольцев В. А., Бергман И. Е., Уразова А. Ф., Борников А. В., Жанабаева А. С., Воробейчик Е. Л., Колтунова А. И. Изменение продуктивности ассимиляционного аппарата деревьев в градиенте промышленных загрязнений на Среднем Урале // Изв. Оренб. гос. аграрного ун-та. 2010. № 1. С. 40 – 43.

Усольцев В. А., Воробейчик Е. Л., Бергман И. Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения : исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. лесотехн. ун-та, 2012. 365 с.

Фимушин Б. С. Закономерности роста сосновых древостоев и методика оценки ущерба, наносимого им промышленными выбросами в условиях пригородной зоны Свердловска : дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск, 1979. 169 с.

Цветков В. Ф., Цветков И. В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск, 2003. 354 с.

Чжан С. А. Особенности вторичных сукцессионных процессов в зонах антропогенного загрязнения // Системы. Методы. Технологии. 2009. № 2. С. 146.

Ярмишко В. Т. Влияние атмосферного загрязнения на состояние лесных экосистем // Влияние атмосферных загрязнений и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы : материалы междунар. науч. конф. : в 2 т. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та леса, 1996. Т. 1. С. 65.

Ярмишко В. Т. Некоторые подходы к оценке состояния лесных фитоценозов, подверженных воздействию аэротехногенного загрязнения // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. шк.-конф. Лекции. Петрозаводск : Карельский НЦ РАН, 2007. С. 377 – 382.

Chiba Y., Shinozaki K. A simple mathematical model of growth pattern in tree stems // Annals of Botany. 1994. Vol. 73. P. 91 – 98.

Doerner K. Some dimensional relationships and form determinants of trees // Forest Science. 1965. Vol. 11, № 1. P. 50 – 54.

Gray H. The form and taper of forest tree stems / Imperial Forestry Institute University of Oxford. Oxford : Oxford University Press, 1956. № 32. 82 p.

King D., Loucks O. The theory of tree bole branch form // Radiation and Environmental Biophysics. 1978. Vol. 15, № 2. P. 141 – 165.

Kozlov M. V. Changes in wind regime around a nickel-copper smelter at Monchegorsk, northwestern Russia // Intern. J. of Biometeorology. 2002. Vol. 46, № 2. P. 76 – 80.

Larson P. R. Stem form development of forest trees // Forest Science. 1963. Suppl. № 4. 42 p.

Li R., Weiskittel A. R. Comparison of model forms for estimating stem taper and volume in the primary conifer species of the North American Acadian Region // Annals of Forest Science. 2010. Vol. 67, № 3. P. 302.

McMahon T. The mechanical design of trees // Scientific American. 1975. Vol. 233. P. 92 – 102.

Pretzsch H., Dieler J., Matyssek R., Wipfler P. Tree and stand growth of mature Norway spruce and European beech under long-term ozone fumigation // Environmental Pollution. 2010. Vol. 158, № 4. P. 1061 – 1070.

Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. I. Basic analysis // Jap. J. Ecol. 1964 a. Vol. 14, № 3. P. 97 – 105.

Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology // Jap. J. Ecol. 1964 b. Vol. 14, № 4. P. 133 – 139.

Tong Q. J., Zhang S. Y. Stem form variations in the natural stands of major commercial softwoods in eastern Canada // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 256. P. 1303 – 1310.

Valentine H. T., Gregoire T. G. A switching model of bole taper // Canadian J. of Forest Research. 2001. Vol. 31, № 8. P. 1400 – 1409.

Zverev V., Kozlov M. V., Zvereva E. L. Changes in crown architecture as a strategy of mountain birch for survival in habitats disturbed by pollution // Science of the Total Environment. 2013. Vol. 444. P. 212 – 223.

УДК 581.9(470.44)

ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ АНТРОПОГЕННОГО ФЛОРОГЕНЕЗА НА ЮГЕ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

М. А. Березуцкий

*Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: berezutsky61@mail.ru*

Поступила в редакцию 28.12.14 г.

Характеристика и основные направления антропогенного флорогенеза на юге Приволжской возвышенности. – Березуцкий М. А. – Рассматривается весь комплекс аспектов антропогенного флорогенеза на южной части Приволжской возвышенности. Сообщается о тенденциях антропогенной динамики локальных флор за последние 100 лет. Отмечается сдвиг на 50 – 100 км на север южной границы ареала у некоторых бореальных видов (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Pyrola rotundifolia* L. и др.). Приводятся сведения об адвентивной флоре и современных миграционных путях растений исследуемой территории. Характеризуется адаптационная активность аборигенных видов ко всему комплексу антропогенных местообитаний региона. Приводятся данные о находках охраняемых растений на антропогенных биотопах. В целом отмечается аридизация и ксерофитизация флоры, а также повышение роли в процессе антропогенного флорогенеза древесных и кустарниковых жизненных форм. Предлагается использовать метод выявления антропохорофильного элемента аборигенной флоры для прогноза адаптации флоры к условиям антропогенных местообитаний.

Ключевые слова: адвентивная флора, охраняемые растения, антропогенные местообитания, современные миграционные пути, Приволжская возвышенность.

Characteristics and main directions of anthropogenic florogenesis in the southern Volga Uplands. – Berezutsky M. A. – The whole range of aspects of anthropogenic florogenesis in the southern part of the Volga Uplands is considered. Trends in the anthropogenic dynamics of local floras during the last 100 years are reported. A 50 – 100 km shift north of the southern boundary of the habitat of some boreal species (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Pyrola rotundifolia* L. etc.) is noted. Data on the adventive flora and contemporary migration paths of the plants in the area under study are provided. The adaptation activity of native species to the full range of anthropogenic habitats in the region is characterized. Data on protected plant findings on anthropogenic habitats are given. In general, the aridization and xerophytization of the flora, as well as an increased role of tree and shrub life forms in the human florogenesis are noted. It is proposed to use the method of revealing the anthropochorophilic element of the native flora to forecast flora adaptation to the conditions of anthropogenic habitats.

Key words: adventive flora, protected plants, anthropogenic habitats, migration routes, modern, Volga Upland.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-29-40

ВВЕДЕНИЕ

Флора представляет собой динамичное объединение видов; изменения в ее составе происходят непрерывно, но особенно сильное ее преобразование, коренная

перестройка, вызывается значительными изменениями климата и сильным антропогенным воздействием. В настоящее время влияние антропогенного фактора приводит к быстрым и, возможно, необратимым изменениям в глобальной экосистеме (Varnosky et al., 2012). В этих условиях наступило осознание сложной взаимосвязи между утратой биоразнообразия и благополучием людей (Shibu, 2012). В некоторых регионах Европы естественная растительность занимает всего лишь несколько процентов от общей площади (Puddu et al., 2012; Amici et al., 2013), и выявление биоразнообразия на этих территориях невозможно без детального изучения современного состояния и тенденций динамики флоры антропогенных экосистем. Инвазивные виды начинают оказывать сильное (вплоть до влияния на эволюционные процессы) воздействие на близкородственные аборигенные виды флоры (Beans, Roach, 2015). По этой причине сейчас особенно важным становится глубокое исследование процессов антропогенного флорогенеза и сравнение их с процессами естественного флорогенеза. Все вышесказанное особенно актуально для флор пограничных территорий, находящихся на стыке различных зон и подзон растительности, флористических областей, провинций, районов. Зональные сообщества, как правило, инвариантны; в то же время узкие переходные полосы находятся в неравновесном состоянии, поэтому экосистемы автоматически обладают здесь повышенной чувствительностью к антропогенным воздействиям (Хмелев, 1999). На этих территориях у большого числа видов проходит граница естественного ареала. На границе естественного распространения виды находятся под постоянным воздействием отрицательных факторов, и в напряженных условиях среды обитания норма реакции вида на антропогенное воздействие отличается от оптимальных (Парфенов, 1979).

Флора южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области), несомненно, относится к флорам пограничных территорий. Здесь проходит граница лесостепной и степной зон (Тарасов, 1977). По реке Волге проходит граница между Волжско-Донским и Заволжским флористическими районами (Флора Восточной Европы, 2004), а в целом примерно у половины видов растений, произрастающих на территории Саратовской области, здесь проходит граница ареала (Скворцов, 1995). Растительный покров данной территории в четвертичный период характеризовался очень высоким динамизмом. Только в голоцене здесь произошло 9 смен растительности и соответствующих ей флористических комплексов, обусловленных сменой климата (Чигуряева и др., 1988). Изменения флоры под влиянием деятельности человека на этой территории, вероятно, начали проявляться уже очень давно и их часто трудно отделить от процессов естественного флорогенеза. Так, по мнению ряда авторов (Хмелев, Кунаева, 1999; Еленевский, Радыгина, 2002 и др.), проникновение на Приволжскую и Среднерусскую возвышенности таких охраняемых видов растений, как *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Onosma simplicissima* L. и других, произошло в период термического оптимума голоцена (7000 – 5000 лет назад). То есть, возможно, эти охраняемые растения мигрировали на исследуемую территорию уже в историческую эпоху, так как по палинологическим данным развитие земледелия у неолитических племен Приволжской возвышенности датируется се-

рединой четвертого тысячелетия до нашей эры (Благовещенская, 1997). В настоящее время на этой территории антропогенный фактор стал главной движущей силой флорогенеза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Процессы антропогенного флорогенеза на южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области) изучались в период с 1984 по 2014 г. При этом нами было использовано три традиционных и один новый подход. Впервые, изучалась временная динамика трех локальных флор: окрестности пос. Октябрьский (Татищевский район), окрестности с. Чемизовка (Аткарский район) и окрестности г. Саратова за период с конца XIX в. – начало XX в. Исходные флористические списки окрестностей пос. Октябрьский были взяты из работы Н. Ф. Смирнова (1885), окрестности с. Чемизовка – А. Я. Тугаринова (1901), окрестности г. Саратова – из публикации «Флора окрестностей Саратова» (Иванова и др., 1976, 1983, 1984). Нами было проведено повторное изучение этих локальных флор с последующим сравнением списков и выявлением процента исчезнувших и появившихся видов в том или ином элементе флоры.

Для изучения процессов адаптации аборигенной флоры к антропогенным местообитаниям было проведено детальное изучение флористических комплексов всех основных типов антропогенных биотопов в исследуемом регионе: урбанизированных территорий, техногенных участков, искусственных лесных насаждений, агроценозов. Полученные данные сравнивались с общим списком флоры региона (Конспект флоры..., 1977, 1979, 1983 *a, б*; Еленевский и др., 2008). В процессе изучения антропогенных территорий выявлялась также адвентивная фракция флоры. Но, поскольку подобными исследованиями не были охвачены другие биотопы на южной части Приволжской возвышенности, наши данные по адвентивной фракции следует считать оценочными и предварительными.

Кроме этих традиционных направлений изучения антропогенного флорогенеза, нами предложено еще одно – выделение и анализ антропохорофильного элемента аборигенной фракции флоры. Оно заключается в выявлении среди аборигенных видов флоры таксонов, для которых известны антропогенные географические миграции, занос в результате деятельности человека за пределы естественного географического распространения. Для этого нами были тщательно проанализированы все доступные отечественные и зарубежные источники по адвентивным фракциям флор различных территорий. Наиболее близка к исследованиям в данном направлении работа Е. Jager (1988), в которой обосновывается необходимость определения на основе литературных данных состава аборигенных видов сем. *Asteraceae* флоры Северной Америки, обладающих потенциальной возможностью к антропохории и способных со временем появиться на территории Европы в качестве адвентиков. Выделение антропохорофильного элемента осуществлялось нами с целью выяснения возможности использования данного подхода для прогнозирования процессов антропогенного флорогенеза.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что антропогенное воздействие привело к значительному обогащению видами сосудистых растений, как локальных флор, так и флоры южной части Приволжской возвышенности в целом. Это связано с тем, что процесс исчезновения аборигенных видов идет значительно медленнее, чем процесс антропогенной миграции во флору адвентивных растений. В целом для исследуемого региона нами выявлено более 400 адвентивных видов сосудистых растений, в то время как за последнее столетие с этой территории не поступали данные о находках не более чем 30 аборигенных видов из собиравшихся ранее. В таксономической структуре адвентивной фракции флоры по сравнению с аборигенной повышена доля семейства Brassicaceae (9.9% от всех адвентивных видов), роль которого при естественном флорогенезе возрастает в экстремальных климатических условиях, а также доля семейств Chenopodiaceae (4.6%) и Boraginaceae (4.0%), характерных для аридных территорий. В биоморфологическом спектре адвентивной фракции по сравнению с аборигенной отмечается возрастание доли древесных (деревья – 9.0%; кустарники – 9.6%) и, особенно, однолетних видов (53.2%) при резком снижении доли многолетников (14.9%). Это также указывает на тенденцию аридизации флоры.

Проникновение адвентивных видов на изучаемую территорию идет самыми различными путями, два из которых (железнодорожные магистрали и долина р. Волги) мы можем выделить как современные миграционные пути флоры, для которых характерны континуальность сходных местообитаний, направленность и повышенная возможность транспортировки диаспор. Миграционные пути не только обеспечивают проникновение во флору новых видов из отдаленных регионов, но и отчасти восстанавливают разорванные системно-информационные связи между изолированными в результате хозяйственной деятельности человека фрагментами ранее целостных природных комплексов (Хмелев, 1996).

Наиболее интенсивный поток растений мигрантов, проникающих на исследуемую территорию по железным дорогам, наблюдается в настоящее время с южного направления. В частности, это *Lagoseris sancta* (L.) K. Maly, *Strigosella africana* (L.) Botsch., *Marrubium catariifolium* Desr., *Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm., *Chaerophyllum aureum* L., *Cerintho minor* L., *Carex liparocarpos* Gaud. и др. С востока на запад продвигаются *Cardaria pubescens* (C.A.Mey.) Jarm., *Artemisia glauca* Pall. ex Willd., *A. dubia* Wall., *Pseudosphora alopecuroides* (L.) Sweet., *Kochia densiflora* (Moq.) Aell. и др. С запада и северо-запада на данную территорию проникли *Senecio viscosus* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. и др. Важным фактором, благоприятствующим миграции растений по железным дорогам, является их непрерывность на огромных расстояниях и широкая представленность на них участков с низким проективным покрытием растительности, подходящих для первоначального поселения мигрирующих видов.

Долина р. Волги примыкает к южной части Приволжской возвышенности с востока и также активно способствует обогащению флоры исследуемой территории. Помимо течения и переноса зачатков растений перелетными птицами, сезонные миграции которых в значительной степени приурочены к долине р. Волги (За-

ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ АНТРОПОГЕННОГО

выялов и др., 2002, 2004), важнейшую роль в этом играет деятельность человека (водный транспорт, грузы, интродукция новых видов растений на дачных участках, в парках домов отдыха, искусственных лесных насаждениях на берегу р. Волги). В качестве ксенофитов и аколотофитов (бессознательный занос) с более южных территорий в последние десятилетия по долине р. Волги проникли такие виды, как *Cyperus glomeratus* L., *Inula caspica* Blum ex Ledeb., *Holosteum glutinosum* (Bieb.) Fisch. et. C. A. Mey, *Senecio noeanus* Rupr. и др. Из культурных насаждений дичают и расселяются по долине многие древесные виды – *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *F. lanceolata* Borkh., *Acer negundo* L., *Amorpha fruticosa* L., *Hippophae rhamnoides* L., *Cerassus tomentosa* (Thunb.) Vall., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. и др.

Процесс обеднения аборигенного компонента локальных флор идет более интенсивными темпами, чем аборигенной флоры всей исследуемой территории. Причем, не всегда показатель потери видов прямо пропорционален степени урбанизированности ландшафта. Так, тотальная распашка степей и почти полное разрушение поймы в окрестностях пос. Октябрьский, расположенного в сельской местности, оказали на флору более глубокое воздействие (8.1% исчезнувших аборигенных видов), чем резкое расширение поселений, сильная рекреационная нагрузка и другие факторы в окрестностях г. Саратова (5.6%). Исчезновение редких аборигенных растений из состава локальных флор и ряда других местонахождений привело к сдвигу у отдельных бореальных видов (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Pyrola rotundifolia* L. и др.) южной границы ареала на север на 50 – 100 км. С учетом проникновения значительной части адвентивных видов из более южных регионов преобладающим направлением антропогенных географических миграций на южной части Приволжской возвышенности в настоящее время является направление с юга на север, что хорошо вписывается в естественный миграционный тренд сосудистых растений в Европе в послеледниковую эпоху.

В таксономической структуре аборигенной фракции исследованных локальных флор наблюдается тенденция сдвига в направлении от бореальных флор к аридным, так как среди семейств, пострадавших сильнее всего за последние 100 лет, преобладают таксоны, характерные для влажной и холодной Бореальной флористической области – Ranunculaceae (4.0 – 20.8% исчезнувших видов в различных локальных флорах) и Сурегасеae (4.1 – 10.5%), а также Caryophyllaceae (7.8 – 11.1%). Группа семейств, пострадавших слабее всего, представлена таксонами, характерными для аридных Ирано-Туранской и Средиземноморской флористических областей – Polygonaceae (0 – 6.6%), Chenopodiaceae (0 – 5.9%), Lamiaceae (0 – 3.2%), Boraginaceae (0 – 7.7%). Но говорить можно лишь о тенденции, так как уязвимость каждого отдельного семейства в различных флорах сильно различается. Очень высокая устойчивость к антропогенному воздействию отмечается у семейства Rosaceae (0 – 2.5% исчезнувших видов). Кроме того, с повышением ранга таксона наблюдается повышение сходства процессов антропогенной динамики в отдельных локальных флорах между собой. На видовом и родовом уровне такое сходство практически отсутствует, на уровне семейств оно проявляется в виде

тенденции, а на уровне классов во всех трех флорах были получены одинаковые результаты. Это сближает процессы антропогенного флорогенеза исследуемой территории с процессами естественного флорогенеза в районах с экстремальными климатическими условиями. Как было показано А. И. Толмачевым (1970, 1974), чем более экстремальные условия характерны для природной зоны, тем более сходными оказываются соотношения между крупными таксонами в отдельных природных флорах, нежели непосредственно их видовой и родовой составы.

Анализ уязвимости по отношению к антропогенному фактору основных экоценотических групп исследованных локальных флор позволяет говорить о том, что наблюдается следующая тенденция: в локальных флорах сильнее всего пострадали виды меловых обнажений (0 – 25.0%), а также виды влажных и переувлажненных местообитаний – луговые (3.3 – 20.5%) и прибрежно-водные (0.1 – 14.8%). Относительно хорошую устойчивость к антропогенному воздействию показывают степные (0.1 – 4.8%), опушечные (2.1 – 4.1%), лесные (1.5 – 5.6%) и сорные (2.2 – 6.3%) виды. Характерно, что сорные виды слабее всего пострадали в окрестностях г. Саратова, а наиболее сильно – во флорах с сельскохозяйственными ландшафтами, из состава которых выпали, прежде всего, некоторые сеgetальные сорняки. В спектре жизненных форм наиболее устойчивыми оказались группы деревьев и кустарников. За последние 100 лет они не потеряли ни одного вида во всех трех локальных флорах.

Флора южной части Приволжской возвышенности показывает хороший адаптационный потенциал по отношению к антропогенным местообитаниям этой территории. На всем комплексе антропогенных биотопов встречается не менее 908 сосудистых растений (65.8% от всей флоры региона). Наибольшим процентом на местообитаниях, созданных человеком, представлены семейства, характерные для аридных территории: *Chenopodiaceae* (83.7% от всех видов данного семейства во флоре южной части Приволжской возвышенности), *Lamiaceae* (80.7%), *Polygonaceae* (75.7%), а также таксоны, роль которых повышена на территориях с экстремальными условиями обитания, – *Roaceae* (72.9%), *Brassicaceae* (72.5%). Высок процент проникновения на антропогенные местообитания в целом и у семейства *Caryophyllaceae* (73.8%). В составе семейства *Asteraceae* особенно высокую адаптационную активность по отношению к антропогенным биотопам проявляют апомиктичные виды. На антропогенно трансформированных биотопах встречается около 90% апомиктичных видов исследованных в этом отношении сложноцветных данного региона и лишь около 40% – амфимиктичных (Кашин и др., 2007). Данный факт позволяет предположить, что апомиктичный способ размножения способствует адаптации видов флоры в целом к антропогенным изменениям. Наименьшим процентом видов на антропогенных территориях среди ведущих семейств представлены семейства *Orchidaceae* (38.9%) и *Cyperaceae* (47.4%). Среди основных экоценотических групп, помимо сорных видов (99.5%), на антропогенных местообитаниях региона лучше представлены опушечные (76.2%) и степные (72.1%) виды. Напротив, худшую адаптационную активность показывают болотные виды (0%), виды меловых обнажений (29.0%), а также водные (42.2%) растения. В биоморфологическом спектре особенно высок процент проникновения на

ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ АНТРОПОГЕННОГО

антропогенные местообитания у древесных жизненных форм (деревья – 93.7%, кустарники – 78.05) и видов с коротким жизненным циклом (однолетние – 80.1%, одно-двулетние – 90.0% и двулетние – 81.0% травы).

Флора антропогенных местообитаний исследуемого региона очень динамична во времени и пространстве, что связано, в первую очередь, с отсутствием на большей части антропогенных биотопов сформировавшихся, устойчивых во времени растительных сообществ. Нестабильность флор антропогенных биотопов особенно сильно проявляется в высокой динамике состава видов с коротким жизненным циклом. Напротив, виды деревьев и кустарников из-за меньшей ценотической зависимости, большей механической прочности и длинного жизненного цикла надолго закрепляются на антропогенных территориях и, как отмечалось выше, являются самыми устойчивыми биоморфами в локальных флорах за последние 100 лет. С учетом повышенной доли этих биоморф в адвентивной фракции древесные жизненные формы, вероятно, будут играть важнейшую роль во флорогенезе исследуемой территории в будущем. Возможно, это следует рассматривать как частное проявление тенденции резкого доминирования во флоре деревьев и кустарников в условиях сильного биотического воздействия (естественные флоры во влажных тропиках).

Особый интерес представляет выявление на антропогенных местообитаниях популяций охраняемых видов. Из 227 сосудистых растений второго издания «Красной книги Саратовской области» (2006), встречающихся на южной части Приволжской возвышенности, на антропогенных территориях обнаружено 58 видов (25.6%). Интересно, что виды «Красной книги Российской Федерации» (2008) показывают намного лучшую толерантность к антропогенным местообитаниям региона: из 30 видов данного издания, характерных для исследуемой территории, на антропогенных биотопах выявлено 12 (40.0%): *Bulbocodium versicolor* (Kergawl.) Spreng., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch., *C. rubra* (L.) Rich., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Hyssopus cretaceus* Dubjan. (образует большие популяции в меловых карьерах), *Iris pumila* L., *Mattiola fragrans* Bunge, *Paeonia tenuifolia* L., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Stipa pennata* L. (встречается сразу на трех типах антропогенных местообитаний – в искусственных лесных насаждениях, техногенных местообитаниях, агроценозах; местами представлен большими популяциями), *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb. Среди различных экоценологических групп охраняемых растений лучше всего на антропогенных местообитаниях представлены опушечные виды (42.3% от всех охраняемых видов этой группы) (таблица). Опушечные виды на естественных местообитаниях произрастают в природном экотоне и обладают большим диапазоном экологической толерантности, который, очевидно, позволяет им выдерживать изменения условий при переходе на антропогенные территории. Опушечные и степные виды «Красной книги Саратовской области» (2006) встречаются сразу на всех четырех типах антропогенных местообитаний. Напротив, худшую толерантность к биотопам, созданным человеком, показывают болотные (0%) и луговые (3.2%) охраняемые растения. Большая часть болотных видов приурочена к олиготрофным субстратам, которые практически отсутствуют на антропогенных территориях. Луговые виды, вероят-

но, плохо переносят уплотненную почву антропогенных биотопов, так как при этом происходит разрушение почвенных капилляров и резкое снижение количества почвенной влаги.

Доля охраняемых сосудистых растений различных экоценотических групп на антропогенных местообитаниях южной части Приволжской возвышенности, число видов / % видов

Эко-ценотическая группа видов	Число охраняемых видов	Доля охраняемых видов на антропогенных местообитаниях				
		Антропогенные местообитания в целом	Искусственные лесные насаждения	Техногенные местообитания	Урбанизированные территории	Агроценозы
Лесные	45	16/35.6	15/33.3	0/0	0/0	1/2.2
Степные	41	11/26.8	4/9.7	9/21.9	2/4.9	3/7.3
Меловых обнажений	38	9/23.7	5/13.1	6/15.8	0/0	0/0
Луговые	31	1/3.2	0/0	1/3.2	0/0	0/0
Опущенные	26	11/42.3	8/30.8	1/3.8	3/11.5	2/7.7
Болотные	16	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Песчаных обнажений	12	5/41.7	2/16.7	3/25.0	0/0	0/0
Прибрежно-водные	9	3/33.3	0/0	3/33.3	0/0	0/0
Засоленных местообитаний	5	1/20.0	0/0	1/20.0	0/0	0/0
Водные	4	1/25.0	0/0	1/25.0	0/0	0/0

Некоторые охраняемые растения образуют на антропогенных местообитаниях популяции, превышающие по числу и плотности особей популяции в естественных биотопах. Так, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р. Fuchs, редкий в естественных лесах, чаще встречается в искусственных сосновых насаждениях. В окрестностях с. Алексеевка Базарно-Карабулакского района этот вид активно осваивает такой субстрат, как трещины на спилах сосновых пней в искусственных посадках. На участке площадью 1 га нами выявлено около 20 особей, приуроченных данному субстрату. Таким образом, наши данные не согласуются с данными авторов «Флоры Нижнего Поволжья» (2006), которые считают, что в регионе этот вид приурочен исключительно к сырым ольшаникам в притеррасных участках пойм и берегам родниковых речек. Плотность и численность особей *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на отдельных участках березовых и сосновых искусственных насаждений превышает таковые у этого вида в естественных местообитаниях. Редкая в степных биотопах *Dodartia orientalis* L. встречается на железнодорожных насыпях и образует большие популяции на полях, удерживаясь там в течение многих лет.

Из 908 видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, лишь около 450 видов образуют сформировавшееся стабильное ядро флоры антропогенных местообитаний (имеют многочисленные популяции с большим числом особей на одном типе антропогенных биотопов или стабильно встречаются и являются нередкими сразу в нескольких их типах). Таксономическая и типологическая структура этого ядра очень близка к структуре флоры исследуемого региона в целом, в отличие от структуры флоры всего комплекса антропогенных местообитаний (908 видов). В таксономической структуре этого ядра наибольшее сходство с современной флорой региона наблюдается на уровне соотношения между классами

ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ АНТРОПОГЕННОГО

цветковых растений, а в типологической структуре – в биоморфологическом спектре. Характерно, что при сравнении нескольких парциальных флор в пределах одного типа антропогенных местообитаний наиболее сходными оказываются именно биоморфологические спектры. Все это позволяет предположить, что данное сходство детерминировано макроклиматом, так как именно он определяет соотношения между основными биоморфами в процессе естественного аллохтонного флорогенеза, и именно макроклиматические условия пока остаются относительно неизменными даже при сильной трансформации всех прочих условий на антропогенных местообитаниях.

Проведенные исследования показали, что флора южной части Приволжской возвышенности обладает также хорошим антропохорофильным потенциалом. Более половины (57.3%) аборигенных видов региона известны (по литературным данным) в качестве адвентиков за пределами своего естественного ареала. Из двух классов цветковых растений класс Magnoliopsida содержит больший процент аборигенных видов (59.4%), для которых характерно антропогенное расширение ареала, чем класс Liliopsida (50.2%). Среди крупнейших семейств Magnoliophyta самый высокий процент антропохорофильных видов характерен для Rosaceae (78.5%) и наиболее космополитического семейства цветковых растений – Poaceae (76.4%), которое одинаково богато представлено видами как в тропической, так и в умеренной зоне. В последнем случае мы наблюдаем совпадение данных по естественным географическим и антропогенным миграциям. Высок данный показатель и у семейств, типичных для аридных территорий Polygonaceae (75.0%), Chenopodiaceae (75.0%), Boraginaceae (67.9%), Fabaceae (65.3%), Lamiaceae (63.3%), а также сем. Brassicaceae (74.8%). Неожиданно высокий процент антропохорофильных видов отмечен у сем. Scrophulariaceae (67.3%), хотя в этом таксоне имеется много симбиотически связанных видов (паразитов и особенно полупаразитов). Напротив, наименьший процент видов, для которых известно антропогенное расширение ареала, содержат семейства Orchidaceae (13.6%), Cyperaceae (33.3%), Ranunculaceae (45.4%). Относительно низок этот показатель у сем. Asteraceae (55.8%), хотя данный таксон считается основным «поставщиком» адвентивных видов во флоре умеренной зоны (Jager, 1988). Но это, возможно, связано не с большей долей видов, склонных к антропогенному расширению ареала в составе данного семейства, а с большим объемом самого таксона. В частности, в изучаемой нами флоре именно сложноцветные содержат наибольшее абсолютное число антропохорофильных видов. Говоря о различных экоценотических группах исследуемой флоры, можно отметить, что наибольший процент видов, проявляющих тенденцию к антропогенным географическим миграциям, помимо сорной (97.1%), характерен для опушечной (68.2%) и луговой (65.6%) групп. У опушечных растений это, очевидно, связано с большей экологической валентностью и меньшей ценотической зависимостью, чем у видов других естественных группировок. То же можно сказать и о луговых видах, многие из которых в обозримом прошлом при массовом сведении лесов в Европе и резком увеличении площади луговых сообществ осуществили ценотические миграции на луга из других ценозов. Напротив, наименьший процент антропохорофильных видов отмечен среди болотных (0%), кальцефильных

(20.6%) и водных (40.5%) растений. Среди основных жизненных форм исследуемой флоры большая доля антропохорофильных таксонов характерна для видов с коротким жизненным циклом (однолетние – 78.8%, одно-двулетние – 83.3% и двулетние – 81.9% травы) и деревьев (64.3%). Сравнение показывает, что элементы исследуемой флоры, содержащие наибольшую долю антропохорофильных видов, в целом проявляют наилучшую толерантность по отношению к антропогенным местообитаниям региона и наоборот. Возможно, это позволит использовать метод выявления антропохорофильного элемента в аборигенной фракции флоры для составления прогноза толерантности (адаптационной активности) тех или иных элементов аборигенной флоры по отношению к антропогенным местообитаниям в целом на территориях, где подобные полевые исследования не проводились, либо там, где воздействие антропогенных факторов еще незначительно и антропогенные биотопы пока отсутствуют, но, вероятно, появятся в будущем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, процессы антропогенного флорогенеза на южной части Приволжской возвышенности, очевидно, детерминируются двумя мощными силами: макроклиматом, который стабилизирует существующие соотношения между элементами аборигенной флоры даже в условиях глубокого разрушения естественных ценозов, и антропогенным воздействием, которое сдвигает эти соотношения в направлениях, характерных для других типов флор. Какой окажется результирующая действия этих сил, в настоящий момент остается неясным, особенно в условиях прогнозируемого изменения макроклимата. Процессы антропогенного флорогенеза являются специфичными и не имеют полных аналогов среди каких-либо типов естественного флорогенеза. Наблюдается лишь сходство отдельных процессов с аллохтонным типом флорогенеза в регионах с экстремальным климатом и флорогенезом в условиях мощного биотического воздействия. Все это говорит о необходимости дальнейшего глубокого изучения антропогенного флорогенеза, с которым связано будущее, как флоры южной части Приволжской возвышенности, так и флор большей части других территорий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Благовещенская Н. В.* Антропогенные изменения растительности Приволжской возвышенности в голоцене // Флора и растительность Средней России : материалы науч. конф. Орел : Изд-во Орлов. гос. ун-та, 1997. С. 106 – 107.
- Еленевский А. Г., Радыгина В. И.* О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2002. Т. 107, вып. 3. С. 39 – 49.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И.* Конспект флоры Саратовской области. Саратов : Изд. центр «Наука», 2008. 232 с.
- Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Якушев Н. Н., Березуцкий М. А., Мосолова Е. Ю.* Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение 7. Динамика распространения птиц под действием антропогенных факторов // Поволж. экол. журн. 2004. № 2. С. 144 – 172.
- Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Лобачев Ю. Ю., Якушев Н. Н.* Животный мир Саратовской области. Кн. 1. Птицы. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2002. 216 с.

ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ АНТРОПОГЕННОГО

Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Рябова Т. П., Чигуряева А. А. Флора окрестностей Саратова // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1976. Вып. 1. С. 60 – 69.

Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Рябова Т. П., Чигуряева А. А. Флора окрестностей Саратова // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1983. Вып. 2. С. 48 – 62.

Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Рябова Т. П., Чигуряева А. А. Флора окрестностей Саратова // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1984. Вып. 3. С. 29 – 49.

Кашин А. С., Березуцкий М. А., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Полянская М. В. Особенности семенного размножения в популяциях видов Asteraceae при воздействии антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1408 – 1472.

Конспект флоры Саратовской области : в 4 ч. / ред. А. А. Чигуряева. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977. Ч. 1. 80 с.

Конспект флоры Саратовской области : в 4 ч. / ред. А. А. Чигуряева. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1979. Ч. 2. 88 с.

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

Конспект флоры Саратовской области : в 4 ч. / ред. А. А. Чигуряева. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1983 б. Ч. 4. 64 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.

Парфенов В. И. Современная антропогенная динамика флоры и растительности Припятского Полесья // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1377 – 1389.

Скворцов А. К. К изучению флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1995. Т. 100, вып. 4. С. 81 – 94.

Смирнов Н. Ф. Явнообратные растения окрестностей с. Николаевского Саратовского уезда // Тр. о-ва естествоиспытателей при Императ. Казан. ун-те. 1885. Т. 14, вып. 3. С. 1 – 48.

Тарасов А. О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1977. 21 с.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1970. № 15. С. 62 – 74.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

Тугаринов А. Я. Материалы к флоре Аткарского уезда Саратовской губернии // Тр. Саратов. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. 1901. Т. 3, вып. 1. С. 1 – 49.

Флора Восточной Европы / ред. Н. Н. Цвелев. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. Т. 11. 536 с.

Флора Нижнего Поволжья / ред. А. Н. Скворцов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. Т. 1. 435 с.

Хмелев К. Ф. Проблемы антропогенной трансформации растительного покрова Центрального Черноземья // Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ «Веневитиново». Вып. 9. Состояние и проблемы экосистем Центрального Подонья. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1996. С. 138 – 143.

Хмелев К. Ф. Некоторые методологические аспекты изучения инвариантности популяций и экосистем Русской лесостепи // Жизнь популяций в гетерогенной среде : материалы семинара. Йошкар-Ола : Изд-во Марийского гос. ун-та, 1999. Ч. 1. С. 69 – 73.

Хмелев К. Ф., Кунаева Т. И. Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. аграрн. ун-та, 1999. 214 с.

Чигуряева А. А., Жидовинов Н. Я., Мичурин В. Г. Изменения растительности и климата Юго-Востока европейской части СССР в четвертичное время // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1988. Вып. 6. С. 53 – 80.

Amici V., Santi E., Filibeck G., Diekmann M., Geri F., Landi S., Scoppola A., Chiarucci A. Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape // J. of Biogeography. 2013. Vol. 40, № 12. P. 2335 – 2347.

Barnosky A. D., Hadly E. A., Bascombe J., Berlow E. L., Brown J. H., Fortelius M., Getz W. M. Approaching a state shift in Earth's biosphere // Nature. 2012. Vol. 486, № 7401. P. 52 – 58.

Beans C., Roach D. An invasive plant alters phenotypic selection on the vegetative growth of a native congener // American J. of Botany. 2015. Vol. 102, № 2. P. 217 – 224.

Jäger E. Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzen ausbreitungen // Flora. 1988. Bd. 180, hf. 1 – 2. S. 101 – 131.

Puddu G., Falcucci A., Maiorano L. Forest changes over a century in Sardinia: implications for conservation in a Mediterranean hotspot // Agroforestry Systems. 2012. Vol. 85, № 3. P. 319 – 330.

Shibu J. Agroforestry for conserving and enhancing biodiversity // Agroforestry Systems. 2012. Vol. 85, № 1. P. 1 – 8.

УДК 574.58(470.43-25)

АЭРОБНАЯ И ФАКУЛЬТАТИВНО АНАЭРОБНАЯ МИКРОБИОТА ГОРОДСКИХ ВОДОЁМОВ (г. Самара)

Ю. Л. Герасимов, Н. А. Кленова, С. А. Орлова

*Самарский государственный университет
Россия, 443011, Самара, Акад. Павлова, 1
E-mail: yuger55@list.ru*

Поступила в редакцию 31.10.14 г.

Аэробная и факультативно анаэробная микробиота городских водоёмов (г. Самара). – Герасимов Ю. Л., Кленова Н. А., Орлова С. А. – Проведено изучение аэробной и факультативно анаэробной микробиоты пяти малых стоячих водоёмов г. Самары в период лето – осень 2013 года. Выявлено превышение общего количества бактерий, наличие энтеробактерий во всех водоёмах, сохраняющееся в осеннее время. Четыре из исследованных водоёмов имеют плохие возможности к самоочищению, что требует принятия мер по контролю за их состоянием и очистке.

Ключевые слова: городские водоёмы; аэробная и анаэробная микробиота.

Aerobic and facultative anaerobic microbiota of urban water bodies (Samara City). – Gerasimov Yu. L., Klenova N. A., and Orlova S. A. – A study was made of the aerobic and facultative anaerobic microbiota of five small standing water bodies in Samara City during the summer–autumn period of 2013. An excess of the total number of bacteria, the presence of enterobacteria in all reservoirs, continuing in the autumn, were revealed. Four of the reservoirs studied have a poor ability to self-purification, which requires taking measures to monitor their condition and treatment.

Key words: urban water bodies, aerobic and anaerobic microbiota.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-41-48

ВВЕДЕНИЕ

На территории городского округа Самара находится более 50 (с учётом пересыхающих) мелких непроточных водоёмов: прудов и озёр. Питание их происходит чаще всего за счёт атмосферных осадков и грунтовых вод, в некоторых сохранились родники. Ряд водоёмов находится в области привычных мест отдыха, прогулочных зонах горожан. В настоящее время в этих местах появляется множество различных кафе, предприятий общественного питания быстрого обслуживания. Отходы данных предприятий очень часто попадают в расположенные рядом водоёмы. Кроме того, здесь обнаруживается много животных, как выгуливаемых хозяевами, так и бродячих. Во время дождей в городские водоёмы попадают сточные воды с взвешенными в них частицами, связанными с процессами жизнедеятельности: экскременты животных, канализационные воды, попавшие в грунт из повреждённых трубопроводов, воды, смываемые с поверхностей улиц, дворов. Весной в городские водоёмы попадает много загрязнений с тающим снегом. Если городские водоёмы остаются без должного ухода и заботы, происходит их постепенная де-

градация, что делает их небезопасными для населения. Исследования бактериопланктона городских прудов не очень многочисленны (Капустина, 2011).

Самарский Центр по мониторингу загрязнения окружающей среды контролирует состояние Воронежских озёр. Сотрудники Самарской государственной социально-гуманитарной академии (ПГСГА) проводили изучение водных цветковых растений в 20 прудах г. о. Самара (Матвеев и др., 1995; Головин, Соловьева, 1995). Гидрохимические исследования малых водоёмов на территории г. Самара выполнялись сотрудниками Института экологии волжского бассейна (ИЭВБ) и Самарского государственного архитектурно-строительного университета (СГАСУ) (Голубая книга Самарской области, 2007; Шабанова, Бауман, 2013).

Сотрудники кафедры зоологии Самарского государственного университета (СамГУ) с 1995 г. изучают ракообразных, коловраток и насекомых городских прудов, к настоящему времени обследовано 24 пруда. Однако микробиологические исследования до 2013 г. проводились только на шести водоёмах (Голубая книга Самарской области, 2007).

Целью данных исследований стал мониторинг аэробной и факультативно-анаэробной микробиоты ряда городских водоёмов г. Самара летом – осенью 2013 г. Для оценки антропогенного загрязнения определяли наличие микробиоты группы энтеробактерий, а возможность водоёмов к самоочищению определяли по наличию и количеству бактерий *Pseudomonas fluorescens*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика водных объектов исследований. Отбор проб производили из пяти прудов, находящихся на территории городского округа Самара, расположенных в различных районах города и условно обозначенных цифрами: 1 – пруд у торгового центра Пирамида, 2 – пруд в парке Металлургов, 3 – пруд возле Ипподрома, 4 – Верхнее Воронежское озеро, 5 – пруд в 13-м микрорайоне.

Пруд 1 – овражный, расположен в 170 м от ул. Ново-Садовой напротив торгового центра Пирамида (Октябрьский район). По улице осуществляется очень оживлённое движение автотранспорта. Жилые 9-этажные дома находятся в 30 – 45 м от пруда. Параметры пруда приведены в табл. 1. По берегам пруда – кольцо старых деревьев. Между улицей и прудом – сквер и детская площадка, деревьев и кустарников здесь нет. Раньше пруд на 25% акватории зарастал густой водовоздушной растительностью, берега были суглинистые, на дне мелководий было много мусора. В 2014 г. в ходе очистных работ растительность и крупный мусор были удалены, берег укреплён габионами. На пруду часто присутствуют дикие крыквы, в 2013 г. для них установлен деревянный домик. Территория вокруг пруда благоустроена (асфальтированные дорожки, урны). На берегах пруда часто присутствуют рыболовы (обитает ротан-головешка), родители с детьми, отдыхающие местные жители. Берега загрязняются пакетами, бутылками, пищевыми отходами. Пруд загрязняется стоком с окружающей территории и атмосферными выпадениями. Экосистема пруда изучалась сотрудниками ПГСГА, СГАСУ и СамГУ (Васин и др., 2012; Герасимов, Шабанова, 2014).

Таблица 1

Морфометрические характеристики изученных прудов *

№ водоёма	Происхождение	Длина макс., м	Ширина средн., м	Площадь, га	Глубина макс., м	Глубина средн., м
1	Овражный	130	60	0.63	2.5	1.0
2	Копанный	270	130	2.85	3.5	2.0
3	Копанный	35	30	0.07	1.7	0.85
4	Овражный	140	40	0.65	3.1	2.0
5	Копанный	40	20	0.01	1.2	1.0

Примечание. * – данные по прудам 1, 2, 4, 5 взяты из работы А. В. Синицкого (2004).

Пруд 2 расположен в центре обширного (более 10 га) старого парка в Кировском районе, до ближайшей улицы с большим количеством автомобилей около 300 м. Пруд копанный, откосы берега и дно бетонированы, по большей части периметра бордюрный парапет. Дно покрыто слоем разлагающихся опавших листьев, обильно развиваются нитчатые водоросли. Это один из самых крупных прудов г. Самары (см. табл. 1). В пруду установлен фонтан, который периодически действует в весенне-летний период, что способствует аэрации воды. В небольшом отгороженном заливе содержат лебедей, отсюда в пруд поступают биогенные элементы. Много диких уток. Вокруг пруда проходит асфальтированная аллея с несколькими кафе, организовано катание отдыхающих на весельных и моторных (с электродвигателями) лодках. На берегах постоянно присутствуют рыболовы. Прилегающая территория содержится в чистоте. Загрязнения поступают в основном из атмосферы, так как парапет препятствует береговому стоку, а мусор постоянно убирается. Экосистема пруда изучалась сотрудниками ПГСГА, ИЭВБ и СамГУ (Герасимов и др., 2011).

Пруд 3 расположен в Кировском районе возле бывшего ипподрома. До ближайших крупных автомагистралей (ул. Ново-Садовая и Московское шоссе) 600 – 700 м, но по проходящей вплотную к берегу дороге постоянно ездят машины из гаражей. Пруд копанный, создан в 1930-е гг. как пожарный водоём возле функционирующей в то время Выставки достижений сельского хозяйства области. Морфометрические характеристики пруда приведены в табл. 1. Вокруг пруда многоэтажный гараж (5 м от берега), группа металлических гаражей и огороды частных жилых домов (заборы в 3 – 5 м от берега). Пруд окружен кольцом крупных старых деревьев и их подростом. Пруд мало посещаем, но к 2013 г. на его берегах и мелководьях накопился почти сплошной слой бытового мусора, а по поверхности воды плавал «остров» из пластиковых бутылок и других отходов, занимающий примерно половину акватории. В начале лета 2014 г. этот мусор был убран (работы организовала районная администрация), но дно не очищалось. Загрязнение пруда происходит за счёт берегового стока, в том числе с огородов и гаражей, в пруду часто можно увидеть гусей (8 – 10 экз.) одного из местных домовладельцев и диких крякв. В 2013 г. в пруду совсем не было водных цветковых растений.

Пруд 4. Верхнее Воронежское озеро (Промышленный район) расположено в большом сквере, расстояние от крупных ул. Стара-Загора и пр. Кирова – 30 м и

450 м соответственно. Воронежские озёра – памятник природы регионального значения (территория вокруг них – экологический парк). Это один из наиболее изученных гидробиологами городских непроточных водоёмов, однако последнее комплексное обследование прошло в 2006 г., с тех пор состояние водоёма изменилось. Верхнее Воронежское озеро – достаточно крупный водоём (см. табл. 1). Прибрежное мелководье почти полностью занято водной растительностью, поверхность воды летом покрывается ряской. На окружающей озеро территории много отдыхающих жителей и, как следствие этого, бытовой мусор – бутылки, упаковки и пищевые отходы. Сюда несколько раз запускали рыбу разных видов и на берегах постоянно присутствуют рыболовы. Озеро активно посещают кряквы. Источники загрязнения те же, что и в вышеописанных прудах.

Пруд 5 расположен на обширном (более 1 га) пространстве между домами в глубине квартала в 13-м микрорайоне (Кировский район). Вокруг пруда жилые многоэтажные дома, техникум (на расстоянии 20 – 30 м), две школы и детский садик (на расстоянии 50 – 100 м). До автомагистралей с оживлённым движением транспорта (ул. Стара-Загора, пр. Кирова, Московское шоссе) 350 – 500 м. Пруд средних размеров (см. табл. 1), но периодически (2012, 2014 гг.) почти полностью пересыхает. В 1970-е гг. был намного полноводнее, в 2000-е гг. вода занимала только нижнюю часть котловины. По периметру – кольцо крупных старых деревьев, скамейки, урны. В мелководной западной части разрастается рогоз, поверхность воды летом покрывается сплошным толстым слоем ряски. На пруду постоянно кряквы (до 50 – 60 особей одновременно). Территория вокруг пруда и полоса мелководья вдоль берега ежегодно во время общегородского субботника очищаются от мусора местными жителями и учащимися техникума и школ, при этом уничтожается и часть зарослей рогоза. Поверхностный сток поступает только с северной стороны, так как остальные берега образованы насыпной дамбой.

Данные по гидрохимическим характеристикам имеются для прудов 4 и 5 (табл. 2).

Таблица 2

Гидрохимические характеристики прудов г. Самара

Показатели	Водоём	
	Воронежские озера	Пруд в 13-м микрорайоне
Перманганатная окисляемость, мгО/л	7.65	–
Бихроматная окисляемость, мгО/л	24.2	–
Сероводород и сульфиды в придонном слое, мг/л	0.11	–
Фосфор неорг., мг/л	0.05	–
Нитраты, мг/л	0.023	0.1
Нитриты, мг/л	0.11	0.25
Аммоний, мг/л	0	0
Нефтепродукты	0.06	0.03

Примечание. Сост. по: Синицкий, 2004; Герасимов и др., 2014.

Во всех исследованных водоёмах функционируют планктонные сообщества, включающие десятки видов ракообразных, коловраток, водных насекомых (прочие группы беспозвоночных пока не изучены). Наибольшее видовое богатство выявлено в Воронежских озёрах, наименьшее – в пруду 13-го микрорайона (Герасимов, 2009; Герасимов и др., 2009).

Отбор проб и методика исследований. Отбор проб осуществляли в стерильные флаконы. Посев и выращивание проводили стандартными для аэробных и факультативно анаэробных гетеротрофов, используя МПА в качестве питательной среды. Количество КОЕ/мл определяли после 6-суточного роста при 28°C. Определение энтеробактерий осуществляли, высевая пробы воды на среду Ресселя, уколом вглубь среды и штрихом по поверхности агара. Наличие и видовую принадлежность энтеробактерий устанавливали после 3-суточного роста при 28°C, руководствуясь изменениями окраски среды и выделением газов.

Учет псевдомонад проводили, используя метод Д. А. Викторова с соавторами (2011). Пробы воды высевали в жидкую среду накопления, а после 24-часового культивирования проводили пересев на плотную дифференциально-элективную среду. Посевы на плотной элективной среде инкубировали при 28°C в течение трёх суток, после чего вели подсчет КОЕ/мл.

Во всех случаях использовали среднее значение из трех повторностей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Посевы проб воды в летний период показали, что количество аэробных и факультативно анаэробных бактерий в обследованных городских водоёмах превышало санитарные нормы в трех (пруды 2, 3, 5) из пяти (табл. 3) (Виноградова и др., 1991; Санитарные правила и нормы..., 2001;). При этом следует учесть, что пруд 2 находится на территории городского парка. В нем летом и осенью обитают лебеди и утки, которых кормят посетители, что приводит к усилению загрязнения озера органическими соединениями. Пруд 5 (на территории жилого микрорайона) очень неухоженный, по берегам валяется мусор, около пруда живет стая бродячих собак, рядом с прудом 3 находятся частные одноэтажные дома, жители которых выпускают в пруд гусей.

Осенью улучшение показателей по общему количеству бактериальной микробиоты наблюдали только для водоёма 4. Возможно оно обусловлено прекращением работы некоторых предприятий общественного питания летнего типа, формирующихся вокруг данного озера в летний период. В остальных водоёмах числен-

Таблица 3
Количество КОЕ/мл, бактерий растущих на поверхности МПА, высеянных летом – осенью 2013 г. из пяти водоёмов, находящихся на территории городского округа Самара

№ водоёма	Количество проб за период		КОЕ/мл	
	Лето	Осень	Лето	Осень
1	3	4	3393±243	6588±497
2	3	2	5570±413	5570±476
3	3	2	5383±330	5970±564
4	3	2	4370±343	5870±276
5	4	2	6460±418	4750±320

ность бактерий либо увеличивалась, либо оставалась на прежнем уровне (см. табл. 3). Стационарное состояние водоёма 2, возможно, связано с активизацией осенью бактерий вида *Pseudomonas fluorescens*, что способствовало естественной самоочистке водоёма (табл. 4). Возможность самоочищения водоёма обусловлена постоянно предпринимаемыми мерами его защиты от засорения бытовым мусором (водоём на территории парка).

Таблица 4

Количество КОЕ/мл бактерий вида *Pseudomonas fluorescens* и обнаруживаемые энтеробактерии в водоёмах городского округа Самара, высеянных летом – осенью 2013 г.

№ водоёма	КОЕ/мл <i>P. fluorescens</i>		Представители энтеробактерий	
	Лето	Осень	Лето	Осень
1	2542±136	3588±219	<i>Salmonella paratifi</i>	<i>Salmonella paratifi</i> , <i>Shigella flexneri</i> , <i>Alcaligenes faecalis</i>
2	4817±357	9730±869	<i>Alcaligenes faecalis</i>	<i>Alcaligenes faecalis</i>
3	4047±291	3095±207	<i>Salmonella paratifi</i>	<i>Salmonella paratifi</i>
4	6445±519	2950±277	<i>Salmonella paratifi</i> , <i>Escherichia coli</i>	<i>Escherichia coli</i>
5	4065±226	3285±294	<i>Shigella flexneri</i> , <i>Escherichia coli</i>	<i>Shigella flexneri</i> , <i>Escherichia coli</i>

Во всех водоёмах обнаруживались представители семейства энтеробактерий. Наиболее загрязненным оказался водоём 1, где в осенний период обнаруживались сальмонеллы, шигеллы и *Alcaligenes faecalis*. Сохранение такого количества энтеробактерий связано со сбросом в данный водоём отходов от деятельности летних кафе, наличием бродячих кошек и собак, а также выгуливанием собак, разжиганием костров жителями окрестных домов с целью организации пикников на берегу озера.

Наши наблюдения показывают, что все исследованные водоёмы загрязняются в основном поверхностным стоком, атмосферными выпадениями и бытовым мусором, кроме того, биогенные элементы вносятся водоплавающими птицами. На территориях вокруг всех прудов, кроме пруда 3, местными жителями производится выгул многочисленных собак, поэтому поверхностный сток содержит биогенные элементы. Все это служит причиной обнаружения значительного количества представителей группы энтеробактерий.

Результаты мониторингового исследования бактериальной микробиоты некоторых городских водоёмов показали ухудшение экологического состояния малых водоёмов, находящихся на территории г. Самара в 2013 г. по сравнению с исследованиями М. В. Уманской 1999 – 2003 гг., когда наибольшее количество обнаруживаемых бактерий составило 5690 КОЕ/мл (Уманская, 2007). В «Голубой книге Поволжья» указано, что «содержание лактозоположительных палочек в воде Воронежских озёр превышает требования ГОСТа 17.1.05.2-80 к зонам рекреации в несколько раз», но цифры не приводятся. Свидетельством неблагоприятного со-

стояния исследованных водоёмов является наличие в них даже в осенний период представителей энтеробактерий, что показывает постоянное фекальное загрязнение акваторий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные мониторинговые исследования пяти стоячих городских водоёмов г. Самара, находящихся на территории жилых микрорайонов и являющихся обычно зонами отдыха населения, показали их неудовлетворительное экологическое состояние. Общее содержание КОЕ/мл аэробных и факультативно анаэробных бактерий превышало санитарные нормы и не снижалось в осенний период. В воде и летом, и осенью обнаруживались представители группы энтеробактерий, что свидетельствует о фекальном загрязнении озёр и может быть небезопасным для жителей города. Количество псевдомонад, являющихся маркерами процессов самоочищения стоячих водоёмов, значительно повышается только в воде озера, находящегося на территории городского парка, где осуществляется регулярный контроль за состоянием водоёма. В остальных исследованных водоёмах самоочищение затруднено, а загрязнение происходит постоянно. В связи с этим необходим тщательный контроль, наблюдение и очистка стоячих городских водоёмов, тем более, что они служат любимыми местами для прогулок и отдыха жителей микрорайонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васин А. Е., Герасимов Ю. Л., Дюжаева И. В., Сачкова Ю. В., Селезнева Е. С.* Беспоночные в экосистеме пруда на ул. Аминова (г. Самара) в 2010 г. // Вестн. Самар. гос. ун-та. Естеств.-науч. сер. 2012. № 3/2 (94). С. 45 – 52.
- Викторов Д. А., Артамонов А. М., Сидорова М. М., Богданов И. И.* Выделение бактерий-нефтедеструкторов рода *Pseudomonas* // Ветеринарная медицина XXI века : инновации, опыт, проблемы и пути их решения : материалы междунар. науч.-практ. конф. Ульяновск : Изд-во Ульян. гос. с.-х. академии, 2011. Т. 3. С. 72 – 75.
- Виноградова Л. А., Пархомчук Т. К.* Комплексные санитарно-микробиологические критерии оценки качества водных объектов в условиях нарастающей антропогенной нагрузки // Гигиена и санитария. 1991. № 2. С. 24 – 26.
- Герасимов Ю. Л.* Коловратки прудов урбанизированных территорий (г. Самара) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. 171 – 176.
- Герасимов Ю. Л., Теньгаев Е. И.* Ракообразные прудов урбанизированных территорий (г. Самара) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т.11, № 1 (4). С. 699 – 701.
- Герасимов Ю. Л., Шабанова А. В.* Рекультивация водоёмов в социально-экономическом развитии территории // Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем : материалы междунар. конф. Тольятти : Кассандра, 2014. С. 69 – 73.
- Герасимов Ю. Л., Дюжаева И. В., Тарасова Н. Г.* Первые сведения об элементах планктонного сообщества пруда в парке Металлургов г. Самары // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1. С. 194 – 198.
- Головин В. Н., Соловьева В. В.* Старинные пруды в городе Самаре // «Зеленая книга» Поволжья : Охраняемые природные территории Самарской области. Самара : Кн. изд-во, 1995. С. 180 – 181.

Голубая книга Самарской области. Самара : Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2007. 199 с.

Капустина Л. Л. Оценка качества воды малых городских водоемов с помощью санитарномикробиологических параметров // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем : сб. материалов междунар. конф. СПб. : Любавич, 2011. С. 156 – 161.

Матвеев В. И., Гейхман Т. В., Соловьева В. В. Самарские пруды как объект ботанических экскурсий. Самара: Изд-во Самар. гос. пед. ин-та, 1995. 44 с.

Санитарные правила и нормы (СанПиН) 2.1.5.980-00 / Минздрав России. М., 2001. 12 с.

Синицкий А. В. Особенности структурной организации зоопланктоценозов малых водоемов урбанизированных территорий : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2004. 167 с.

Уманская М. В. Особенности развития бактериопланктона малых озер Самарской Луки // Озерные экосистемы : биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды : материалы III междунар. науч. конф. Минск : Изд. центр Белорусского гос. ун-та, 2007. С. 262 – 263.

Шабанова А. В., Бауман М. А. Оценка состояния водоемов во внутриквартальной застройке по комплексу гидрохимических и гидробиологических показателей на примере Самары // Экологические проблемы промышленных городов : материалы 6-й Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием. Саратов : Изд-во Саратов. гос. техн. ун-та, 2013. С. 304 – 306.

О ДВУКРАТНОМ ЗАСЕЛЕНИИ НОР ОБЫКНОВЕННЫМ ЗИМОРОДКОМ (*ALCEDO ATTHIS*) (ALCEDINIDAE, AVES)

Ю. В. Котюков

*Окский государственный природный биосферный заповедник
Россия, 391072, Рязанская обл., Спасский р-н, н/о Лакаш, пос. Брыкин Бор
E-mail: kotyukov@rambler.ru*

Поступила в редакцию 12.12.14 г.

О двукратном заселении нор обыкновенным зимородком *Alcedo atthis* (Alcedinidae, Aves). – Котюков Ю. В. – В 1976 – 2000 гг. проводили учёты нор зимородка во время лодочных маршрутов на реках Пра и Ока в Рязанской области. При каждом посещении норы обследовали её содержимое, чтобы установить дату начала и величину кладки, размеры и форму яиц, число и возраст птенцов, отлавливали взрослых птиц. На контрольном участке р. Пра в границах Окского заповедника найдено 1087 жилых нор, из которых 17 было заселено повторно в течение сезона. За пределами контрольного участка на реках Ока и Пра найдено 660 жилых нор, в том числе 11 заселённых повторно. Показано, что повторное заселение нор обусловлено, прежде всего, дефицитом гнездопригодных обрывистых склонов и в меньшей степени – дефицитом времени, необходимого для постройки норы к началу очередной кладки. Случаи повторного заселения нор регистрируются достоверно чаще в те годы, когда увеличивается доля самок, гнездящихся 3 – 4 раза в течение сезона. В заселённых повторно норах, без должной интерпретации находок, можно наблюдать увеличенные относительно видовой нормы размеры кладки и продолжительность цикла гнездования.

Ключевые слова: обыкновенный зимородок, гнездование, повторное заселение нор.

On repeated settlement of burrows by Common Kingfisher *Alcedo atthis* (Alcedinidae, Aves). – Kotyukov Yu. V. – Counts of kingfisher burrows were conducted during our boat routes on the Pra and Oka rivers (the Ryazan region) in 1976 – 2000. At every visit to a burrow, its contents were examined to ascertain the start date and clutch size, the egg size and shape, the number and age of chicks; adult birds were caught. On a control plot of the Pra river within the boundaries of Oka Nature Reserve, 1,087 inhabited burrows were found, of which 17 were re-settled during the season. Outside of the control area on the Oka and Pra rivers, 660 inhabited burrows were found, including 11 ones inhabited iteratively. Such reoccupation of burrows is shown to be primarily due to the scarcity of steep slopes suitable for making burrows and, to a lesser extent, to the deficiency of time needed to build the next hole before ordinary oviposition. Cases of double-settled burrows were recorded significantly more often in those years when the part of the females nesting 3–4 times during the season increased. In the re-inhabited burrows, without proper interpretation of findings, increased (as compared to the species norm) clutch size and duration of the breeding cycle can be observed.

Key words: Common Kingfisher, breeding, re-occupation of burrows.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-49-60

ВВЕДЕНИЕ

Большинство самок европейских популяций обыкновенного зимородка (*Alcedo atthis* Linnaeus, 1758) размножаются 2 и более раз в году. Зимородки западного подвида *A. a. ispida*, сезон откладки яиц которых растянут с начала марта или середины апреля до конца июля – середины августа, в зависимости от наличия

пригодных для устройства гнезда обрывов выращивают по 2-3 выводка в одной норе (Bezzel, 1980) или же используют для каждого гнездования отдельную нору (Kumari, 1939). Зимородки номинативного подвида *A. a. atthis*, гнездящиеся в европейской части России, хотя и имеют более короткий период откладки яиц (с первых чисел мая до начала третьей декады июля), зачастую откладывают 2-3 кладки в течение сезона (Нумеров, Котюков, 1979; Подольский, 1982; Котюков, 1986). В Московской и Саратовской областях отмечено несколько случаев повторного заселения зимородком своих нор (Птушенко, Иноземцев, 1968; Подольский, 1982), несмотря на то, что птицы здесь, видимо, не испытывают недостатка гнездопригодных обрывов.

В Рязанской области, в Окском заповеднике и ближайших его окрестностях исследования экологии зимородка были начаты в 1953 г. Ни в одной из более 100 жилых нор, найденных в берегах рек Пра и Ока в период с 1953 г. по 1958 г., не установлено двукратного заселения (Карташев, 1962). В 1973 г., когда исследования возобновились, в одной из нор была обнаружена крупная кладка из 9 яиц. При этом исследователи (Гуревич и др., 1978) не обратили внимания на то, что часть яиц крупной кладки – остатки предыдущей кладки в этой норе – яйца с неразвившимся эмбрионом и/или неоплодотворённые яйца. Более поздний анализ дневниковых записей подтвердил, что эта нора была заселена дважды в течение сезона (1-я и 3-я кладки самки), а после вылета первого выводка в гнездовой камере оставалось 2 – 4 яйца (Котюков, 1998). Похожий случай откладки яиц в нору с невылупившимися яйцами предыдущей кладки наблюдали в окрестностях Окского заповедника в 1980 г. (Котюков, 1998). Ещё одна крупная составная кладка зимородка и новый случай двукратного заселения норы зарегистрирован на р. Пра, в окрестностях с. Деулино в 1989 г. (Котюков, 1997 б).

Цель настоящего исследования – изучить случаи повторного заселения нор зимородком в Рязанской области и установить причины этого явления.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в весенне-летние сезоны 1976 – 2000 гг. на участке р. Пра от западной границы Окского заповедника до устья (контрольный участок протяжённостью 54 км) и на прилегающих участках рек Пра (~100 км) и Ока (~70 км). Река Пра является наиболее крупным левым притоком Оки (в пределах Рязанской области) и самой крупной рекой Мещёрской низменности. Протяжённость руслового участка р. Пра от оз. Мартыновское до устья составляет 154 км. Река сильно меандрирует (коэффициент извилистости достигает значения 2.0). Ширина реки 20 – 50 м, при глубинах от 0.4 м на перекатах и мелях до 8 м на омутах и ямах. Средний уклон равен 0.16 м/км. От истока из оз. Мартыновское на протяжении около 140 км до начала окской поймы преобладают берега, сложенные песками и супесью. Берега, сложенные тяжёлыми супесями и суглинком, встречаются на этом отрезке редко и приурочены обычно к луговым участкам поймы. В приустьевом участке р. Пра, где она прорезает русло по окской пойме, примерно одинаково часто встречаются как песчаные, так и суглинистые и глинистые берега. Высота обрывистых берегов в межень 1 – 3 м, редко до 6 – 8 м. Большинство вогну-

О ДВУКРАТНОМ ЗАСЕЛЕНИИ НОР ОБЫКНОВЕННЫМ ЗИМОРОДКОМ

тых (обрывистых) берегов реки поросли лесом. Преобладающая порода лесных насаждений берегов р. Пра – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* Linnaeus, 1753). Встречаются также дубравы и смешанные леса. В окской пойме обрывистые берега нередко покрыты ивняком. Здесь же часто встречаются луговые берега.

Река Ока в районе наших исследований имеет ширину от 120 до 200 м и глубину от 2 м на перекатах до 9 – 11 м на ямах. Обрывистые берега Оки обычно сложены суглинком или имеют слоистую структуру из перемежающихся слоёв тяжелой супеси и суглинка. Довольно часто встречаются обрывы, сложенные из глины, и редко – чистые песчаные обрывистые берега. Высота обрывов, как правило, до 6 – 8 м. Большая часть берегов покрыта лугами, древесно-кустарниковая растительность встречается отдельными куртинами, протяженность которых 20 – 50 м и в редких случаях до 200 м береговой линии.

Учёт и картирование нор проводили во время лодочных маршрутов: на контрольном участке р. Пра до 12 раз в течение сезона, за его пределами – до 4 раз. При каждом посещении норы отмечали число яиц и их насиженность, а также число и возраст птенцов. Взрослых птиц отлавливали и метили по методике, описанной ранее (Гуревич и др., 1978). Яйца для измерения доставали через раскоп, сделанный сзади гнездовой камеры, который после окончания работы тщательно заделывался. Все измерения производились одним человеком с помощью штангенциркуля с точностью до 0.05 мм.

Всего было найдено 1087 жилых нор на контрольном участке р. Пра, в которых отмечено 1104 случая гнездования. На реках Ока и Пра за пределами контрольного участка найдена 651 жилиая нора и отмечено 664 случая гнездования. При этом не учитывались недостроенные и готовые пустые норы. Жильями считались норы, в которых найдено, по крайней мере, одно яйцо, а также разорённые хищниками или покинутые птенцами норы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За период исследований зарегистрировано 30 нор зимородка, заселённых дважды в течение одного сезона размножения. Характеристика 28 случаев повторного заселения нор приведена в таблице. Чаще всего (75%) птицы заселяли повторно собственные норы. В том числе в 9 случаях очередная кладка появлялась в норе, когда там находились птенцы предыдущего выводка. Повторная кладка той же пары зимородков после гибели первой кладки отмечена в 6 норах и в 3 случаях удалось установить причину гибели первой кладки. У пары, гнездившейся в 1980 г. на р. Пра возле ст. Подкова Белоярская, нора с насиженной первой кладкой была затоплена в результате паводка, и, как только уровень воды снизился и нора обсохла, в ней появилась повторная кладка (таблица).

В связи с этим необходимо упомянуть, что подобные эпизоды регистрируются у зимородка исключительно редко: повторное гнездование в норе после её затопления паводком отмечено на юге Англии в 1979 г. (Voag, 1982). Первые кладки пар, гнездившихся на р. Пра в 1990 г. (урочище Щавельник) и 1999 г. (урочище Быстрый Ключ), были разорены чужими зимородками, но попытка захвата нор не удалась, и хозяева отложили в них повторные кладки. В некоторых случаях по-

пытка захвата чужой норы была удачной и тогда в ней поселялись другая пара (р. Пра, урочище Бучило, 1991 г.) или самка (р. Пра, ст. Подкова Белоярская, 1997 г.) зимородка. В 1983 г. (р. Пра, Брыкин Бор) вторая самка полигамного самца поселилась в норе после вылета птенцов первой самки. В 1993 г. (р. Ока, Мирская роща) другая самка (или пара) поселилась в чужой норе после гибели первой самки. В двух случаях двукратного заселения нор статус второй кладки установить не удалось.

Сведения о норах обыкновенного зимородка,
заселённых дважды в течение сезона размножения

Год	Место нахождения	Номер кольца и статус* самца	Дата начала первой кладки	Дата начала второй кладки	Статус второй кладки
1	2	3	4	5	6
1979	р. Пра, урочище Мочилово	651781 М	11.5	19.6	Вторая кладка той же пары, к птенцам
1980	То же	538508 Би	11.5	25.6	То же
1980	р. Пра, ст. Подкова Белоярская	?	2.7	23.8	Повторная кладка той же пары
1983	р. Пра, Брыкин Бор	538676 М-Би	6.5	30.6	Кладка другой самки того же самца
1983	р. Пра, оз. Голышка	532721 Би	21.5	5.7	Вторая кладка той же пары, к птенцам
1984	р. Пра, ст. Санкина	XC-006233 Три	14.6	25.6	Вторая кладка другой самки
1984	р. Пра, оз. Ореховское	XC-006199 Тетра	11.6	29.7	Третья кладка той же пары, к птенцам
1988	р. Пра, урочище Паром	XC-548095 М	10.5	12.6	Вторая кладка той же пары, к птенцам
1988	р. Пра, пос. Лесохим	?	10.5	27.7	?
1988	р. Ока, ур. Ниверга	?	23.5	11.7	Вторая кладка той же пары, к птенцам
1989	р. Пра, урочище Паром	XC-548275 М	7.5	16.7	Третья кладка той же пары
1989	р. Пра, Петрунин брод	XC-548289 М	8.6	15.7	Вторая кладка той же пары, к птенцам
1990	р. Пра, урочище Щавельник	XC-548523 М	16.5	1.6	Повторная кладка той же пары
1990	р. Пра, с. Деулино	?	2.6	9.7	Вторая кладка той же пары, к птенцам
1990	р. Ока, затон Шагава	?	14.6	10.7	?
1991	р. Пра, урочище Бучило	XC-548632 М	18.6	28.6	Кладка другой пары
1993	р. Пра, урочище Белый яр	XC-548983 М	6.5	16.7	Третья кладка той же пары
1993	р. Ока, Мирская роща	?	22.5	16.6	Кладка другой самки или пары
1993	р. Ока, ст. Лопата	XC-537580 М	19.6	14.7	Повторная кладка той же пары
1995	р. Ока, урочище Шилище	XC-955266 М	7.5	25.6	Вторая кладка той же пары
1995	р. Ока, затон Толпега	?	8.5	8.7	Вторая кладка той же (?) пары
1997	р. Пра, Верхний омут	XD-666669 М	17.5	29.5	Повторная кладка той же пары

О ДВУКРАТНОМ ЗАСЕЛЕНИИ НОР ОБЫКНОВЕННЫМ ЗИМОРОДКОМ

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6
1997	р. Пра, ст. Подкова Белоярская	XD-666566 М-Би	23.6	4.7	Кладка другой самки того же самца
1997	р. Ока, урочище Борок	XC-955606 М	14.5	22.6	Вторая кладка той же пары, к птенцам
1997	р. Ока, устье р. Пра	XD-666569 Би	26.5	22.6	Повторная кладка той же пары
1999	р. Пра, урочище Быст- рый ключ	XD-666880 М	21.5	6.6	То же
1999	р. Пра, урочище Кор- дон Красинский	XC-955727 М	30.4	15.5	Повторная кладка той же (?) пары
2000	р. Пра, оз. Эстакадное	XD-666901 М	17.5	25.7	Третья кладка той же пары

Примечание. * – Статус самца означает количество самок, с которыми он гнездится одновременно: М – 1 самка, Би – 2 самки, Три – 3 самки, Тетра – 4 самки. М-Би – моногамный самец рекрутировал вторую самку.

Из множества возможных причин, обуславливающих двукратное заселение нор, лишь две являются, на наш взгляд, наиболее значимыми. Это дефицит гнездопригодных обрывов и дефицит времени, необходимого для постройки норы к началу очередной кладки. В Западной Европе уже в начале прошлого века изредка регистрировались случаи повторного заселения нор (Stein, 1927; Ruthke, 1932; Riviere, 1933; Brown, 1934). Однако, как правило, это наблюдалось в тех случаях, когда естественные обрывы, занятые гнездящейся парой, были настолько малы, что в них хватало места лишь для одной норы (Clancey, 1935). Мероприятия по зарегулированию стоков и укреплению берегов рек привели к тому, что значительная часть береговых обрывов, ранее регулярно заселявшихся зимородками, стала непригодной для гнездования (Cramp, 1985). Наибольший урон был нанесён гнездовым стациям зимородка в равнинных регионах континентальной Европы (Timmerman, 1970; Markiewicz, 1973; Hallet, Doucet, 1982). В связи с сокращением площадей гнездопригодных береговых обрывов участились случаи регистрации многократного заселения расположенных в них нор (Bezzel, 1980; Libois-Hallet, 1984). Одновременно стали чаще отмечаться случаи повторного заселения нор, построенных в нетипичных для вида местах: в почве среди корней упавших деревьев (Schmidt, 1981), в карьерах (Ruthke, 1968; Lloyd, Stertkamp, 1996) или в специально приготовленных человеком искусственных обрывах (Svensson, 1960 a; Heun, 1963; Zöller, 1980 и др.). Без сомнения, во всех этих случаях причина повторного использования нор – недостаток места для устройства отдельной норы для каждой кладки.

Вероятность двукратного заселения норы может быть обусловлена также индивидуальными особенностями птиц. Это наглядно иллюстрируют наблюдения за гнездованием зимородков в небольшом береговом обрыве ручья в окрестностях Нойштрелица, в Германии, где ежегодно, в течение 10 лет, пара зимородков выращивала по 2 выводка (Heun, 1963). Однако лишь в течение 5 сезонов птицы гнездились дважды в одной норе. Птицы, гнездящиеся в сходных условиях и выкармливающие по 3-4 выводка, как правило, используют в течение сезона не более

2 нор. Схема их заселения следующая: в одной норе 1-й и 3-й, в другой – 2-й и 4-й выводок (Ruthke, 1968; Svensson, 1978; Zöllner, 1980).

В регионах, где гнездовые станции зимородка не нарушены или слабо нарушены человеком, автор статьи относит к ним и берега рек Ока и Пра, подобные ситуации встречаются редко. Например, в районе Окского заповедника зарегистрировано 17 пар, отложивших 3 нормальных (без повторных) кладки в течение сезона. Из них только 4 пары отложили 1-ю и 3-ю кладки в одной норе. Очевидно эти пары, не испытывавшие дефицита ни места, ни времени, пошли по пути минимизации затрат на размножение. Среди всех случаев зарегистрированных нами повторных заселений нор такую тактику избрало 64.3% пар. Только 2 пары были вынуждены дважды использовать одну нору из-за отсутствия на их территории гнездопригодных обрывов. При этом пара, наблюдавшаяся на р. Пра в 1990 г. (урочище Щавельник), отложила повторную кладку в норе первой кладки по той причине, что большая часть занятого ими обрыва в это время (начало июня) была залита водой. Позднее они отложили вторую (после повторной) кладку в том же обрыве в 25 м ниже. Другая пара, гнездившаяся в 1989 г. на р. Пра, в урочище Петрунин Брод, занимала крошечный обрыв, в то же время все соседние обрывы были заняты другими парами зимородка.

В 6 (21.4%) случаях повторного заселения самец из-за недостатка времени не смог выкопать новую нору к началу следующей кладки самки. Из этих 6 самцов лишь 2 были моногамными. При этом один, гнездившийся на р. Пра в урочище Паром в 1988 г. (см. таблицу), покинул район размножения, вероятно, до начала второй кладки своей самки. Другой моногамный самец, гнездившийся в 1997 г. на р. Ока (урочище Борок), в перерывах между сеансами кормления птенцов в первой норе на расстоянии 2.4 км от неё выкапывал вторую нору. Из-за удалённости второй норы от первой сроки её строительства увеличились, поэтому самка была вынуждена отложить единственное яйцо второй кладки к птенцам первого выводка. Остальные 4 самца размножались в составе полигинических семейных групп, следствием этого был дефицит времени. Справедливости ради заметим, что случаи гнездования самца с 2 – 4 самками в Окском заповеднике регистрируются довольно часто (Котюков, 1991) и большинство их успевают выкапывать норы для очередных кладок всех своих самок. Вероятно, эти 4 самца, составляющие незначительную долю самцов-полигамов, не испытывая недостатка гнездопригодных обрывов, в силу неблагоприятного стечения обстоятельств оказались в цейтноте. В условиях дефицита мест для устройства гнёзд, самки, размножающиеся в составе полигинических семейных групп, могут повторно заселять частично разрушенные норы. Например, в Швеции, вторая самка бигамного самца отложила свою повторную кладку в норе, гнездовая камера которой была разрыта норкой *Mustela (Lutreola) sp.* (Svensson, 1960 b).

Характерная черта гнездовой биологии зимородка – «наложение» выводков, т.е. откладка яиц очередной (2-й или 3-й кладки) до вылета птенцов предыдущего выводка. Это явление отмечено во всех более или менее тщательно изученных популяциях зимородка (Подольский, 1982; Нумеров, Котюков, 1984; Cramp, 1985

О ДВУКРАТНОМ ЗАСЕЛЕНИИ НОР ОБЫКНОВЕННЫМ ЗИМОРОДКОМ

и др.). Случаи «наложения» двух последовательных циклов гнездования в одной норе в восточноевропейских популяциях зимородка регистрируются достоверно чаще, чем в западноевропейских. В Окском заповеднике в 8 норах самки откладывали последовательно 1-ю и 2-ю или 2-ю и 3-ю кладки, из них в 7 норах яйца очередной кладки появлялись до вылета птенцов. В Саратовской области в 4 из 15 дважды заселённых нор отмечено «наложение» гнездовых циклов (Подольский, 1982). В Западной Европе отмечено лишь два подобных случая, при этом из одной норы птенцы двух следующих друг за другом выводков вылетели с интервалом 47 сут., из другой – с интервалом 50 сут. (Brown, 1934). Во всех остальных случаях, когда птицы выращивали в одной норе последовательно 2 выводка, яйца второй кладки появлялись в норе через несколько суток после вылета птенцов (Heup, 1963; Morgan, Glue, 1977).

Следовательно, для зимородка двукратное заселение нор в течение одного сезона можно считать довольно обычным явлением. Этому способствуют многократное гнездование и хорошая сохраняемость большинства нор в течение сезона размножения. В Саратовской области из 116 жилых нор 15 (12.9%) были заняты дважды (Подольский, 1982). В Швеции в 1939 – 1976 гг. обследована 151 нора, из них в 22 (14.6%) птицы гнездились повторно (Svensson, 1978). По-видимому, доля гнёзд, заселяемых дважды в течение сезона, составляет величину такого же порядка, не менее 10 – 15%, и в других регионах Западной Европы. На р. Пра в границах Окского заповедника доля таких гнёзд составляет в среднем 1.6% ($n = 1087$), изменяясь в отдельные сезоны от 0 до 5.7% (1980 г., $n = 35$). Относительная редкость повторного использования гнёзд в Окском заповеднике объясняется тем, что здесь 5 – 54.8, в среднем 23.8% нор, до окончания сезона размножения раскапываются хищниками и/или разрушаются в результате обвала берегов. Кроме того, зимородки, гнездящиеся в береговых обрывах р. Пра, в связи с особенностями гидрологического режима реки (регулярные весенние половодья) вынуждены выкапывать ранние норы близко к поверхности земли при высоте обрыва 40 – 50 см. Во второй половине сезона, когда уровень воды снижается на 1.5 – 2 м, микроклиматические условия в гнездовой камере весенних нор, вероятно, заметно ухудшаются, даже в случае их хорошей сохранности. Поэтому птицы, гнездящиеся в конце сезона размножения, зачастую не используют эти норы, а предпочитают выкопать новую, располагая её глубже от верхнего края обрыва и ближе к поверхности воды. В Западной Европе, напротив, весенние паводки редки, к тому же большинство птиц селится вне береговых обрывов водоёмов. Благодаря этому зимородки имеют возможность выкапывать даже самые ранние норы на оптимальной глубине.

Использование старой норы, по-видимому, не способствует увеличению репродуктивного успеха птиц, избирающих такую тактику размножения. Более того, при увеличении продолжительности экспозиции обитаемой норы возрастает вероятность разорения её хищниками. Учитывая это, а также возможное ухудшение качества гнёзд, зимородки, повторно заселяющие в течение одного сезона собственные или чужие норы, с позиции концепции «затраты – выигрыш», очевидно, не получают ощутимой выгоды. Экономя 7 сут., которые обычно требуются зимородку для постройки норы (Гуревич и др., 1978), птицы рискуют затратить впус-

тую значительно больше времени и энергии. Если считать, что у зимородка затраты на различные фазы гнездового цикла примерно соответствуют таковым у других видов птиц с такой же массой тела (Дольник Т., Дольник В., 1982; Дольник, 1987, 1991), то гнездостроительная активность составляет весьма малую часть бюджета гнездования. Следует учитывать, что, во-первых, самцу зимородка не составляет труда выкопать в течение сезона даже 7 полных нор (Котюков, 1997 а), во-вторых, большую часть или всю работу по выкопке следующей в сезоне норы (для второй, третьей или повторной кладки) совершает именно самец в перерывах между сеансами насиживания яиц или кормления птенцов. Самка может участвовать в выкапывании норы на заключительных этапах её строительства или же, в случае заселения уже использовавшейся норы, очищает гнездо от погадок и помёта. Таким образом, вклад самки в строительство поздних гнёзд минимален, при этом чаще всего они гнездятся в предоставляемых самцами норах. Не имея возможности оценить степень риска потери своей части вклада в будущее потомство, включающей затраты на продукцию яиц и не менее половины затрат на инкубацию и выкармливание птенцов, самки иногда вынуждены откладывать часть яиц или полные кладки в недавно освободившиеся норы или норы, в которых ещё находятся птенцы. Поводом для подобного поведения самок чаще всего является отсутствие новых пустых нор. В свою очередь отсутствие готовых нор ко времени начала кладки может объясняться как невозможностью их постройки из-за недостатка пригодных обрывов на гнездовой территории, так и дефицитом времени, вследствие которого птицы не успевают выкопать нору к нужному сроку. Дефицит гнездопригодных обрывов и/или величины самих обрывистых склонов может быть постоянным на протяжении всего сезона размножения, что характерно для большинства западноевропейских участков ареала вида. Например, в Вестфалии (Германия) ~ 80% обрывов, используемых зимородком для гнездования, имеют ширину <180 см (Lloyd, Stertkamp, 1996). Материалы исследования гнездовой экологии зимородка в Бельгии (Libois, 1994) также свидетельствуют о небольших размерах обрывов: птицы выкапывают норы для второй кладки или в нескольких десятках сантиметров или в 500 – 1400 м от первой норы. В восточной Европе, где местообитания нарушены слабо, недостаток пригодных для устройства норы склонов наблюдается редко или непродолжительное время в течение сезона. В качестве примера таких ситуаций могут служить эпизоды, отмеченные в низовье р. Пра в Окском заповеднике в 1989 и 1990 гг.

Недостаток времени может быть фоновым, постоянно действующим фактором, определяющим повторное заселение нор. Это характерно для зимородков, гнездящихся несколько раз в условиях укороченного сезона размножения. В Саратовской области, например, самки, гнездящиеся трижды, а также часть самок бигамных самцов используют в течение сезона не более 2 нор (Подольский, 1982). Часть популяций зимородка, размножающихся в условиях короткого сезона, успешно решают проблему нехватки времени, сокращая интервал между двумя последующими кладками. Показательно в этом отношении сравнение группировок птиц, гнездящихся на р. Мёз в Бельгии (Libois, 1994), и птиц, размножающихся в бассейне среднего течения р. Ока в районе Окского заповедника. Наиболее позд-

О ДВУКРАТНОМ ЗАСЕЛЕНИИ НОР ОБЫКНОВЕННЫМ ЗИМОРОДКОМ

ние кладки в обеих популяциях появляются в последней декаде июля. В Бельгии начало первых кладок в 1985 – 1993 гг. регистрировалось 18 марта, интервал между очередными кладками ($n = 147$) составлял 34 – 114, в среднем 50.8 сут., в том числе у птиц, гнездившихся дважды в сезоне ($n = 86$), интервал между началом 1-й и 2-й кладок составлял 37 – 114, в среднем – 56.5 сут. (Libois, 1994). Сходные данные получены в Германии. На Верхнем Рейне интервал между датами вылупления птенцов двух последовательных успешных выводков составляет 36 – 109 сут., а медиана интервала в 1976 – 1977 гг. ($n = 45$) – 66 сут., в 1978 ($n = 26$) – 54 сут. (Bezzel, 1980). В центральной Вестфалии тот же интервал составляет 36 – 63 сут. (Md = 46, $n = 54$) у птиц, гнездящихся в предгорьях, и 35 – 75 сут. (Md = 53, $n = 33$) у птиц, гнездящихся на равнине (Bunzel, 1987). При этом сезон откладки яиц в Германии растянут с конца марта до начала августа. В Окском заповеднике в 1987 – 1998 гг. начало наиболее ранних кладок отмечалось в период с 29 апреля по 13 мая, интервал между очередными кладками ($n = 146$) составлял 29 – 67, в среднем – 35.4 сут. Приведённые цифры свидетельствуют о том, что у зимородков, гнездящихся в Окском заповеднике, намного чаще и сильнее, чем у западноевропейских, два последующих цикла гнездования накладываются друг на друга. Вместе с тем у окских зимородков повторное заселение нор регистрируется значительно реже. Из всех возможных причин наиболее вероятна следующая. У птиц, гнездящихся в районе Окского заповедника, в отличие от размножающихся в других регионах, очень развита такая компонента репродуктивного поведения, как строительство гнезда (выкапывание норы). Легкий песчаный, супесчаный или суглинистый грунт большинства береговых обрывов рек Пра и Ока и большая протяженность гнездопригодных склонов благоприятствуют строительству нор. Поэтому ежегодно на обследуемых участках рек появляется множество новых нор. Как правило, часть этих нор остается незаселенной до окончания сезона. Вероятно, отсутствие дефицита мест, пригодных для устройства гнёзд, и механические свойства грунта обрывов в районе Окского заповедника в первую очередь определяют относительную редкость повторного заселения нор.

Колебания плотности населения зимородка не оказывают заметного влияния на частоту двукратного заселения нор. Статистический анализ (ранговая корреляция R Спирмена) показал, что на контрольном участке р. Пра существует умеренная связь числа случаев повторного заселения нор с числом самок, имевших 3 нормальных (без повторных) кладки в течение сезона ($R = 0.465$, $p < 0.05$, $df = 25$) и числом самок гнездившихся 3-4 раза (в том числе и повторно) в течение сезона ($R = 0.548$, $p < 0.01$, $df = 25$). С другими переменными, характеризующими плотность населения и продуктивность популяции, этот показатель достоверно не коррелирует.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог всему сказанному, приходится констатировать, что дефицит обрывистых склонов, пригодных для устройства нор, определяет частоту двукратного заселения последних. Дополнительным условием повторного заселения нор является существование 3-4 циклов гнездования в течение сезона и низкий пресс

хищников, раскапывающих норы зимородка. Полигиния и, как следствие, выкармливание самцом от 3 до 6 выводков, не является обязательным условием повторного заселения гнезд.

Необходимо заметить, что иногда бывает очень трудно установить факт двойного заселения норы. В первую очередь это касается тех нор, в которых самка откладывает свою повторную кладку вскоре после гибели предыдущей, а также нор, в которых новая самка откладывает яйца взамен уничтоженной кладки самки-предшественницы. Выявить такие случаи удастся только при обстоятельных и регулярных наблюдениях за поведением помеченных индивидуально птиц и анализе размеров, формы и степени насиженности яиц. При отсутствии должного контроля не критичная интерпретация этих случаев может привести к сенсационным «открытиям» в сфере биологии гнездования зимородка. Если бы в Окском заповеднике исследование содержимого гнезд было не столь тщательным, а сами проверки не столь регулярными, то продолжительность насиживания кладок могла оказаться на 10 (1 случай в 1991 г.), 11 (1 случай в 1984 г., 1 случай в 1997 г.) и даже 16–17 (1 случай в 1990 г., 2 случая в 1999 г.) суток больше нормы. В некоторых заселенных дважды норах при поверхностной трактовке находок могли быть обнаружены крупные «кладки» из 8 – 10 яиц. Увеличенные кладки можно было зарегистрировать у тех самок зимородка, которые откладывали яйца очередной кладки в гнездо с птенцами (по одному случаю в 1979, 1980, 1984 и 1988 гг.) или яйцами предыдущего цикла гнездования. Подробное описание трёх «крупных кладок» и соответственно трёх не упомянутых выше случаев двукратного заселения нор (в 1973, 1980 и 1989 гг.) опубликовано ранее (Котюков, 1997 б, 1998).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гуревич Я. Д., Нумеров А. Д., Аллёнова Л. В., Крюкова О. В., Лысенко Я. П. Некоторые данные по экологии и продуктивности зимородка // Тр. Окского гос. заповедника. Рязань : Московский рабочий, 1978. Вып. 14. С. 210 – 216.

Дольник В. Р. Затраты энергии на родительскую заботу о птенцах у птиц // Зоол. журн. 1987. Т. 64, № 8. С. 1124 – 1134.

Дольник В. Р. Затраты времени и энергии на строительство гнезда у птиц // Зоол. журн. 1991. Т. 70, № 4. С. 97 – 106.

Дольник Т. В., Дольник В. Р. Продукция и продуктивная энергия при откладке яиц у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе / под ред. В. Р. Дольника / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1982. С. 124 – 143.

Карташев Н. Н. К биологии зимородка в Окском заповеднике // Тр. Окского гос. заповедника. Вологда : Вологод. кн. изд-во, 1962. Вып. 4. С. 271 – 286

Котюков Ю. В. К изучению численности и продуктивности популяции обыкновенного зимородка // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование : тез. докл. 1-го съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и 9-й Всесоюз. орнитол. конф. : в 2 ч. / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1986. Ч. 1. С. 327 – 328.

Котюков Ю. В. Репродуктивное поведение обыкновенного зимородка // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. : в 2 ч. Минск : Наука і тэхніка, 1991. Ч. 2. С. 313 – 314.

Котюков Ю. В. Четыре кладки в течение сезона у обыкновенного зимородка *Alcedo atthis* // Рус. орнитол. журн. 1997 а. Экспресс-выпуск № 12. С. 16 – 19.

О ДВУКРАТНОМ ЗАСЕЛЕНИИ НОР ОБЫКНОВЕННЫМ ЗИМОРОДКОМ

- Котюков Ю. В.* Сдвоенное гнездование зимородка *Alcedo atthis* // Рус. орнитол. журн. 1997 б. Экспресс-выпуск № 17. С. 8 – 15.
- Котюков Ю. В.* Крупная кладка у зимородка *Alcedo atthis* // Рус. орнитол. журн. 1998. Экспресс-выпуск № 34. С. 15 – 18.
- Нумеров А. Д., Котюков Ю. В.* Голубой зимородок // Природа. 1979. № 6. С. 69 – 73.
- Нумеров А. Д., Котюков Ю. В.* Кольцевание в изучении популяционной экологии зимородка // Тр. Окского гос. заповедника. Рязань : Московский рабочий, 1984. Вып. 15. С. 56 – 66.
- Подольский А. Л.* Формы репродуктивного поведения обыкновенного зимородка // 18-й Международный орнитол. конгресс : тез. докл. и стенд. сообщ. М. : Наука, 1982. С. 213.
- Птушенко Е. С., Иноземцев А. А.* Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М. : Изд-во МГУ, 1968. 462 с.
- Bezzel E.* *Alcedo atthis* – Eisvogel // Handbuch der Vögel Mitteleuropas / hrsg. Urs N. Glutz von Blotzheim. Frankfurt am Main : Akademische Verlagsgesellschaft, 1980. Bd. 9. S. 735 – 774.
- Boag D.* The Kingfisher. Poole : Blandford Press, 1982. 120 p.
- Brown R. L.* 1934. Breeding habits and numbers of Kingfishers in Renfrewshire // Brit. Birds. 1934. Vol. 27, № 9. P. 256 – 258.
- Bunzel M.* Der Eisvogel (*Alcedo atthis*) in Mittelwestfalen. Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades des Naturwissenschaften im Fachbereich Biologie. Münster : Wesfälische Wilhelms-Universität, 1987. 236 s.
- Clancey P.A.* On the habits of Kingfishers // Brit. Birds. 1935. Vol. 28, № 10. P. 295 – 301.
- Cramp S.* The Birds of the Western Palearctic / ed. S. Cramp. Oxford : Oxford Univ. Press, 1985. Vol. 4. 960 p.
- Hallet C., Doucet J.* Le martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) en Wallonie : statut des populations et mesures de protection // Aves. 1982. Vol. 19, № 1. P. 1 – 12.
- Heyn D.* Über die Brutbiologie des Eisvogels // Falke. 1963. № 10. S. 153 – 158.
- Kumari E.* Zur Nistökologie des Eisvogels, *Alcedo atthis ispida* L., am Ahja-Fluss. Tartu, 1939. 96 s.
- Libois R.* Demographie du Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) : incidences climatiques sur le succes reproducteur // Gerfaut. 1994. Vol. 84. P. 19 – 38.
- Libois-Hallet C.* Observations éco-éthologiques à propos de quatre nidifications successives chez un couple de Martins-pêcheurs (*Alcedo atthis* (L.)) // Alauda. 1984. Vol. 52, № 2. P. 147 – 151.
- Lloyd T., Stertkamp P.* Der Eisvogel in Ostwestfalen-Lippe – Ergebnisse 20 jähriger Beobachtungen // Charadrius. 1996. Vol. 32, № 2. S. 56 – 61.
- Markiewicz J.* Uwagi o rozmieszczeniu zimorodka *Alcedo atthis* (L.) w północnej części Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej // Prz. Zool. 1973. Vol. 15, № 2. P. 215 – 218.
- Morgan R., Glue D.* Breeding, mortality and movements of kingfishers // Bird Study. 1977. Vol. 24, № 1. P. 15 – 24.
- Riviere B. B.* Some nesting habits of the Kingfisher // Brit. Birds. 1933. Vol. 26, № 9. P. 262 – 270.
- Ruthke P.* Zwei Bruten des Eisvogels in der gleichen Höhle // Beitr. Fortpflbiol. Vögel. 1932. Bd. 14. S. 27.
- Ruthke P.* Drei Jahresbruten beim Eisvogel (*Alcedo atthis*) // Vogelwelt. 1968. Bd. 89, № 4. S. 129 – 137.
- Schmidt H.-W.* Brutbiologische Beobachtungen an Eisvogel und Gebirgstelze // Falke. 1981. Bd. 28, № 1. S. 6 – 9.
- Stein G.* Zweite Brut des Eisvogels in der gleichen Höhle // Ornit. Mon. Ber. 1927. Bd. 35. S. 143.
- Svensson S.* Iakttagelser av häckande kungfiskare (*Alcedo atthis*) i Rönneåns vattensystem i Klippan-trakten 1959 // Vår fågelvärld. 1960 a. Vol. 19, № 4. P. 332 – 333, 355.

Svensson S. Polygami hos kungfiskare (*Alcedo atthis*) och andra iakttagelser vid Klippan 1960 // *Vår fågelvärld*. 1960 b. Vol. 19, № 4. P. 333 – 335, 355 – 356.

Svensson S. Kungfiskaren *Alcedo atthis* i Klippantrakten, Skåne – förekomst och biologi // *Vår fågelvärld*. 1978. Vol. 37. P. 97 – 112.

Timmerman A. De IJsvogel (*Alcedo atthis*) als broedvogel in Nederland // *Limoza*. 1970. Vol. 43. P. 31 – 38.

Zöller W. Vierfach-Schachtelbruten des Eisvogels (*Alcedo atthis*) // *Ornithologische Mitteilungen*. 1980. Jr. 32, № 7. S. 171 – 178.

УДК 574.583(28)581

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Н. М. Минеева, А. М. Андреева, И. П. Рябцева

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 11.08.14 г.

Содержание свободных нуклеотидов и хлорофилла в планктоне водохранилищ Верхней Волги. – Минеева Н. М., Андреева А. М., Рябцева И. П. – Изучено содержание и распределение хлорофилла (Хл) и свободных суммарных нуклеотидов (ССН) в планктоне Ивановского, Угличского (август 2005 г.), Рыбинского и Шекснинского (июль 2007 г.) водохранилищ. При среднем содержании Хл от 7.6 ± 1.5 до 13.1 ± 1.4 мкг/л и содержании ССН от 76 ± 8 до 138 ± 20 мкг/л максимальные величины получены в эвтрофном Ивановском водохранилище. Проанализирована связь Хл и ССН с факторами среды. Показано, что при стабильности внешних условий распределение планктона по акватории водохранилищ характеризуется умеренной изменчивостью. Сделано предположение, что характер связи между Хл и ССН отражает соотношение автотрофных организмов и всего планктона.

Ключевые слова: планктон, хлорофилл, нуклеотиды, водохранилища Верхней Волги.

Free nucleotides and chlorophyll contents in the plankton of the Upper Volga reservoirs. – Mineeva N. M., Andreeva A. M., and Ryabtseva I. P. – The content and distribution of chlorophyll (CHL) and free total nucleotides (FTN) in the plankton of the Ivankovo, Uglich (August 2005), Rybinsk and Sheksna (July 2007) reservoirs were studied. With the average CHL from 7.6 ± 1.5 to 13.1 ± 1.4 $\mu\text{g/L}$ and the average FTN content from 76 ± 8 to 138 ± 20 $\mu\text{g/L}$, the highest values were obtained in the eutrophic Ivankovo reservoir. The relation of CHL and FTN with environmental factors is analyzed. It has been shown that under stable external conditions, the plankton distribution over the reservoirs is characterized by moderate variability. A hypothesis is made of the nature of the relationship between chlorophyll and nucleotides reflecting the ratio of autotrophic organisms and total plankton.

Key words: plankton, chlorophyll, nucleotides, Upper Volga reservoirs.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-61-71

ВВЕДЕНИЕ

Индикаторной значимости биологических сообществ в последнее время уделяют пристальное внимание (Naselli-Flores, Varone, 2011). Интегральные количественные показатели состояния биологических сообществ необходимы при исследовании трансформации вещества и энергии в водных экосистемах. Одним из таких показателей служит содержание хлорофилла *a* – основного фотосинтетического пигмента зеленых растений, с помощью которого оценивают степень развития водорослей, интенсивность и масштабы автотрофных процессов (Винберг, 1960; Минеева, 2004; Сигарева, 2012; Cano et al., 2008; Carstensen, Henriksen, 2009 и др.). Наряду с хлорофиллом используют и другие биохимические маркеры, в частности,

показатель живой биомассы АТФ. Это соединение входит в состав аденилатного комплекса, который управляет потоками вещества и энергии в клетке, регулирует обменные процессы, обеспечивает связь между катаболизмом и анаболизмом. АТФ и восстановители расходуются при фотодыхании, псевдоциклическом электронном транспорте, окислительном фосфорилировании, в циклах углерода, азота и фосфора (Луста, Фихте, 1990; Сысоев, Сысоева, 2005; Forrest, 1965; Holm-Hansen, Booth, 1966; Holm-Hansen, 1970, 1973; Cavari, 1976; Pridmore, Hewitt, 1983; Beardall et al., 2001; Behrenfeld et al., 2004; Kroon, Thoms, 2006). Данные о содержании АТФ, полученные на океанических (Сысоев, Сысоева, 2005; Сысоев, 2014; Hunter, Laws, 1981) и пресноводных (Paerl et al., 1976; Noges, 1989) планктонных сообществах, свидетельствуют о высокой информативности этого показателя, которая возрастает при его рассмотрении вместе с содержанием хлорофилла (Минеева и др., 2014).

В клеточной энергетике, биосинтезе и метаболической регуляции велика роль суммарных нуклеотидов (Karl, Winn, 1984), в состав которых входит азотсодержащая основа (пурины или пиримидины), пентозосахара и связанная с сахарами фосфатная группа (Bianchi, Canuel, 2011). Однако экологическая значимость нуклеотидов, до сих пор не нашедших широкого распространения при оценке состояния водных экосистем, остается недостаточно изученной. Предварительные данные о содержании нуклеотидов в волжском планктоне получены нами ранее (Абрамова и др., 2004; Андреева и др., 2007; Минеева и др., 2007).

Цель настоящей работы – сопряженное исследование содержания свободных суммарных нуклеотидов и хлорофилла *a* в разных экологических условиях на примере планктона водохранилищ бассейна Верхней Волги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводили в разгар биологического лета на Ивановском и Угличском (август 2005 г.), Шекснинском и Рыбинском (июль 2007 г.) водохранилищах. Пробы воды, отобранные метровым пластмассовым батометром с каждого метра от поверхности до дна, смешивали в общем объеме. Содержание хлорофилла (Хл *a*) определяли стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966; Jeffrey, Humphrey, 1975) на спектрофотометре Lambda25 (PerkinElmer). Содержание свободных суммарных нуклеотидов (ССН) в сестоне также определяли спектрофотометрически. Планктон концентрировали на мембранных фильтрах Владисарт с диаметр пор 0.4 мкм. Для экстракции нуклеотидов фильтры с осажженным планктоном помещали осадком вниз в стаканчик с 4 мл кипящего 20 мМ трис-НСl-буфера (рН 7.75) на 10 минут (Holm-Hansen, Booth, 1966). Оптическую плотность экстракта на длинах волн 260 и 290 нм измеряли на мобильном спектрофотометре Genesis 10UV (Thermo Spectronic). Для расчета нуклеотидов в полученных композитах использовали коэффициент молярной экстинкции аденина при 260 нм, равный $13.4 \cdot 10^3 \text{ M}^{-1} \text{ см}^{-1}$, ввиду максимального поглощения аденина среди азотистых оснований (Практикум..., 1989). Концентрацию ССН (мкг/л) рассчитывали по формуле

$$[\text{CCN}] = 38.81 \cdot 1000 \cdot (E_{260} - E_{290}) \cdot l \cdot V_1 / V_2,$$

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА

где 38.81 – коэффициент, рассчитанный для стандартных условий эксперимента на основе коэффициента молярной экстинкции аденина и молярной массы АТФ; E_{260} и E_{290} – оптическая плотность экстракта ССН при 260 и 290 нм; l – длина кюветы, см; V_1 – объем экстракта, мл; V_2 – объем исходной пробы, л.

При анализе данных использовали стандартные статистические программы. Тесноту связи между показателями оценивали с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена, рекомендуемого для малых выборок.

Исследованные водохранилища, относящиеся к бассейну Верхней Волги, – крупные мелководные водоёмы замедленного водообмена (от 0.96 до 1.9 год⁻¹) с невысокой прозрачностью и повышенной цветностью воды (табл. 1). Содержание основных биогенных элементов (общего фосфора и азота) не лимитирует развитие фитопланктона. В пределах Шекснинского, Ивановского и Рыбинского водохранилищ выделяют участки (плёсы), различающиеся морфометрическими и гидрологическими показателями (Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002). По содержанию хлорофилла Шекснинское и Угличское водохранилища характеризуются как мезотрофные, Рыбинское – как умеренно эвтрофное, Ивановское – эвтрофное (Минеева, 2004).

Таблица 1

Абиотические характеристики водной толщи водохранилищ в периоды исследования

Водохранилище	Площадь, км ² *	Средняя глубина, м*	Температура воды, °С		Прозрачность, м		Цветность, град.	
			1	2	1	2	1	2
Шекснинское								
Белое озеро	1284	5.5	20.3–22.5	21.1±0.2 (3)	1.0–1.8	1.2±0.1 (17)	35–150	63±8 (44)
Речная часть	381	3.9	20.7–22.8	21.8±0.2 (3)	0.5–1.5	1.0±0.1 (36)	60–75	70±2 (8)
Ивановское	327	3.4	18.9–27.8	20.3±0.6 (11)	0.4–1.4	0.9±0.1 (32)	45–110	60±4 (25)
Угличское	249	5.0	19.2–20.8	20.2±0.1 (2)	0.8–1.7	1.1±0.1 (23)	45–75	57±2 (12)
Рыбинское	4550	5.6	22.2–24.1	23.2±0.2 (3)	0.5–2.0	1.4±0.1 (28)	35–85	65±3 (19)

Примечание. * – по: Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002; 1 – пределы; 2 – среднее со стандартной ошибкой, в скобках – коэффициент вариации, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение показателей летнего планктона представляет значительный интерес, так как именно в период летней стагнации в экосистеме водоёма наиболее четко проявляются негативные тенденции, вызванные эвтрофированием или изменениями климата. В разгар лета в функционировании планктона водохранилищ четко прослеживается автотрофная фаза – преобладание первичной продукции над деструкцией (Минеева, 1993).

Все исследования выполнены в разгар лета при максимальном прогреве водной толщи и благоприятной для вегетации фитопланктона продолжительной солнечной штилевой погоде. О стабильности внешних условий свидетельствуют низкие коэффициенты вариации абиотических характеристик: 2 – 11% для температуры воды, 8 – 44% для цветности, 17 – 36% для прозрачности (см. табл. 1). Прогрев воды во всех водохранилищах был выше среднего многолетнего для данного периода, при этом в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах – существенно

(Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002). При устойчивой штилевой погоде средние величины прозрачности были достаточно высокими для каждого водохранилища и составляли 0.9 – 1.4 м. В Белом озере прозрачность мало менялась по акватории, ее снижение до 40 – 80 см в основном отмечено на станциях с массовым развитием синезеленых водорослей. На мелководном и узком участке в истоке Шексны низкая прозрачность была обусловлена взмучиванием минеральной взвеси со дна проходящими судами. Цветность незначительно менялась на станциях Углицкого водохранилища и в речной части Шекснинского. Ее локальное увеличение отмечено при поступлении окрашенных вод притоков (р. Ковжа в Белом озере, р. Созь в Ивановском водохранилище), а также в Моложском плёсе Рыбинского водохранилища.

На фоне стабильных внешних условий показатели планктона характеризовались средней и низкой вариабельностью. Диапазон их изменчивости связан с особенностями развития и пространственного распределения автотрофных и гетеротрофных сообществ в водохранилищах с различной морфометрией.

Содержание хлорофилла во всех водохранилищах изменялось в близких пределах. Минимальные (1 – 7 мкг/л) и максимальные (14 – 26 мкг/л) величины различались в 3.5 – 12 раз (табл. 2). В Ивановском водохранилище пониженное содержание пигмента отмечено в Волжском плёсе (станции 1, 2). На границе с Шошинским плёсом и в устьевом участке р. Созь (ст. 3, 4) оно увеличивалось незначительно, а в нижней части (ст. 5, 7) – существенно (рисунок, а). В Углицком водохранилище максимальная концентрация хлорофилла получена в устье р. Нерль (ст. 3), минимальная – перед плотиной на ст. 6 (рисунок, б). В Рыбинском водохранилище содержание хлорофилла было выше, и около половины величин составили 5 – 10 мкг/л. Повышенные концентрации отмечены в Шекснинском плёсе (ст. 10, 11) при высоком содержании биогенов, поступающих с череповецкими сточными водами, а также на границах Главного плеса с Моложским (ст. 6) и Волжским (ст. 2) (рисунок, в), которые можно рассматривать как экотоны. В Шекснинском водохранилище низкие показатели (менее 5 мкг/л) наблюдались в южной части Белого озера (ст. 8, 11) и в центре Сизьменского расширения (ст. 17), максимальные – в северо-восточной части озера (ст. 6) и в истоке р. Шексны (ст. 12). На большей части акватории диапазон концентраций составлял 5 – 12 мкг/л (рисунок, г).

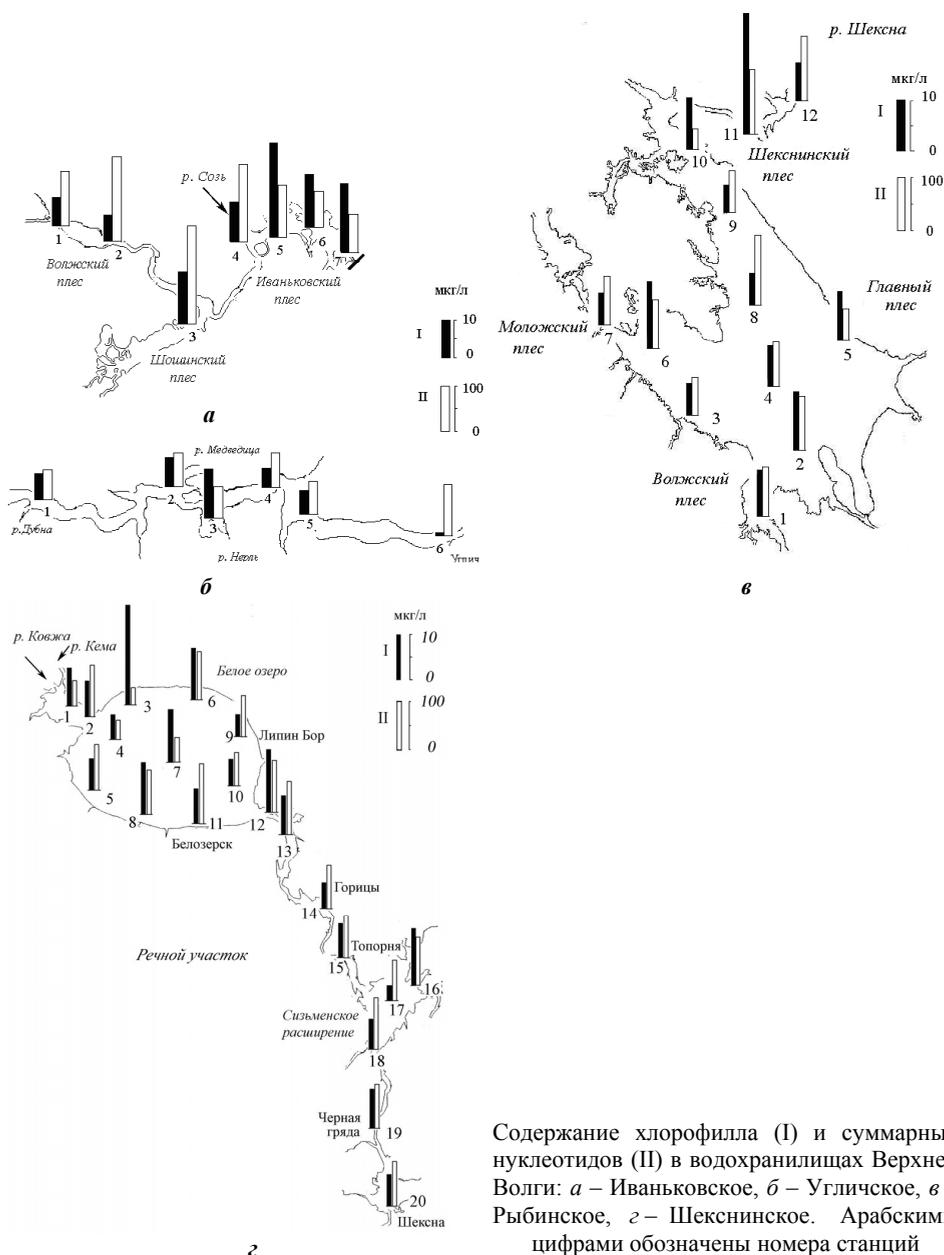
Таблица 2

Содержание хлорофилла и суммарных нуклеотидов (Хл а и ССН, мкг/л)
в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Хл а		ССН		ССН/Хл а*
	1	2	1	2	
Шекснинское					
Белое озеро	3.9–21.8	8.7±1.3 (55)	35–126	81±8 (35)	9.3
Речная часть	3.4–14.0	8.2±1.1 (40)	84–115	98±4 (11)	11.9
Иваньковское	7.2–25.0	13.1±1.4 (40)	78–216	138±20 (39)	10.5
Углицкое	1.1–13.1	7.6±1.5 (69)	60–114	76±8 (25)	10.0
Рыбинское	5.4–26.1	11.5±1.7 (56)	38–205	99±11 (40)	8.6

Примечание. * – вычислено по средним; 1 – пределы; 2 – среднее со стандартной ошибкой, в скобках – коэффициент вариации, %.

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА



Содержание хлорофилла (I) и суммарных нуклеотидов (II) в водохранилищах Верхней Волги: а – Ивановское, б – Угличское, в – Рыбинское, г – Шекснинское. Арабскими цифрами обозначены номера станций

По содержанию хлорофилла в период исследований водохранилища соответствуют своему трофическому статусу. Средние показатели были ниже 10 мкг/л в

мезотрофных Шекснинском и Угличком водохранилищах, но выше этого значения в умеренно эвтрофном Рыбинском и эвтрофном Ивановском. Судя по коэффициентам вариации ($C_v = 40 - 69\%$), распределение фитопланктона по акватории водохранилищ характеризовалось умеренной изменчивостью (см. табл. 2).

Следует отметить, что, несмотря на интенсивный прогрев водной толщи и штиль, развитие фитопланктона не достигало обычных для летнего пика величин. Максимальные и средние концентрации хлорофилла были ниже по сравнению с данными других лет (Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002; Минеева, 2004). По-видимому, это обусловлено ограничивающим влиянием высокой водности на развитие водорослей.

Содержание суммарных нуклеотидов может быть в равной мере связано с двумя стратегически различными механизмами: с метаболизмом клеток, зависящим от обеспеченности питательными веществами, а также с колебаниями численности и видового состава планктона в зависимости от фазы развития и физиологического состояния популяций. При близких температурных условиях размах колебаний ССН в каждом водохранилище был небольшим. Предельные концентрации ССН различались в 1.4 – 5.4 раза, т.е. в меньшей степени, чем хлорофилла. Минимальное содержание ССН составило 35 – 38 мкг/л в Белом озере и Угличком водохранилище, 60 – 84 мкг/л в остальных водоёмах. Максимальные величины достигали 114 – 126 мкг/л в Шекснинском и Угличком водохранилищах, а в Ивановском и Рыбинском они превышали 200 мкг/л. Средний показатель превосходил 100 мкг/л лишь в Ивановском водохранилище. Коэффициенты вариации ССН (11 – 40%) были ниже, чем для хлорофилла (см. табл. 2). По-видимому, распределение всего планктона по акватории водохранилищ характеризовалось меньшей дискретностью, чем распределение его автотрофного звена.

Высокое содержание ССН получено в эвтрофном Ивановском водохранилище, где снижение ССН происходит от верхних станций 1 – 5 к плотине (ст. 6, 7), а максимум отмечен на ст. 3 в нижней части высоко эвтрофного Шошинского плёса (см. рисунок, а). На большей части акватории Углицкого водохранилища величины ССН были близкими (60 – 74 мкг/л), и лишь перед плотиной они превысили 100 мкг/л (см. рисунок, б). В Рыбинском водохранилище с его сложной морфометрией максимум ССН (более 200 мкг/л) зафиксирован в подверженной ветровому нагону открытой литорали наиболее эвтрофированного Шекснинского плёса, против ст. 9 (см. рисунок, в). Показатели, превышающие 100 мкг/л, отмечены в верхней части плёса (ст. 11, 12), а также на центральной ст. 8 и пограничном участке между Главным и Волжским плесами (ст. 2). Этот участок, расположенный в зоне смешения водных масс, традиционно характеризуется повышенной биологической продуктивностью (Минеева, 2004) и, по сути, является экотонем. В Шекснинском водохранилище самое низкое содержание ССН зафиксировано в северо-восточной части Белого озера (ст. 3, 4). Максимальные величины получены в устье р. Ковжа Белозерская (ст. 2), где высокая мутность отрицательно влияет на фито- и зоопланктон (Минеева, 2004; Лазарева и др., 2013), но способствует развитию микрофлоры (Антропогенное влияние..., 1981). Высокие концентрации ССН отмечены в северной (ст. 6) и южной части Белого озера (ст. 10, 11), на выходе из озера (ст. 12,

13), а также по периферии Сизьменского расширения (ст. 16, 18) (см. рисунок, з). Подъем ССН, вероятно, отражает высокий уровень обменных процессов в планктоне в условиях летнего прогрева водной толщи.

Ранее нами было установлено, что среднему содержанию ССН >100 мкг/л соответствуют высокие значения первичной продукции, ассимиляционных чисел, деструкции, развития зоо- и бактериопланктона. При ССН <100 мкг/л все показатели существенно ниже, причем численность и биомасса зоопланктона – на порядок (Минеева и др., 2007). Анализ ССН в разных размерных фракциях планктона позволил предположить, что пул ССН формируется двумя составляющими. Первая, преобладающая при высокой фотосинтетической активности водорослей, состоит из нуклеотидов световой фазы фотосинтеза; энергия их макроэргических связей используется в биосинтетических процессах темновой фазы. Вторая – цитоплазматическая, не имеет отношения к фотосинтетической активности клеток и формируется свободными нуклеотидами цитоплазмы.

Полученные данные позволяют проанализировать особенности распределения планктона по акватории водохранилищ, а также сравнить величины ССН и Хл *a* в водохранилищах разного трофического статуса. Распределение планктона в определенной степени связано с морфометрией водоёма и демонстрирует тенденцию к увеличению на мелководных участках (Сизьменский разлив Шекснинского водохранилища, побережье Шекснинского плёса Рыбинского). Известно, что прибрежные мелководья характеризуются неустойчивым температурным режимом, пониженной прозрачностью и более высоким, по сравнению с глубоководными акваториями, содержанием биогенных элементов (Минеева, 1999). Для распределения планктона в крупных озеровидных водоёмах важны направление и сила ветра, которые формируют систему течений, влияющих на образование локальных скоплений гидробионтов (Современное состояние..., 2002; Ривьер, Литвинов, 2006).

Суммарные нуклеотиды служат характеристикой всего планктонного сообщества, тогда как хлорофилл – лишь автотрофного звена. В зависимости от вклада последнего должен меняться характер связи и соотношение между содержанием Хл *a* и ССН. Умеренная достоверная связь между ними прослеживается только в Рыбинском водохранилище и в речной части Шекснинского: в первом случае отрицательная, во втором – положительная. Достоверные отрицательные коэффициенты корреляции с глубиной станций подтверждают, что на мелководных участках в Угличском и речной части Шекснинского водохранилищ увеличивается обилие фитопланктона, а в Рыбинском – всего планктона. На формирование подводных световых условий, интегральной характеристикой которых служит прозрачность воды, в Рыбинском водохранилище влияет общее обилие планктона, а в Угличском – его автотрофного звена (табл. 3).

Данные, полученные при близкой температуре, не позволяют проанализировать температурное влияние на функционирование планктона, которое, безусловно, существует. Так, сезонные изменения АТФ в Чебоксарском водохранилище характеризовались существенным понижением в осенний период при температуре воды ниже 10°C (Минеева и др., 2014).

Характер связи между Хл *a* и ССН меняется от водоёма к водоёму, что должно соответствовать соотношению показателей развития автотрофных организмов и всего планктона. В речной части Шекснинского водохранилища и в Ивановском получена слабая положительная зависимость между содержанием Хл *a* и ССН. Из литературы известно, что тесная корреляция между содержанием АТФ и Хл *a* свидетельствует о преобладании в планктоне водорослей (Ныгес, 1989; Noges, 1989).

Таблица 3

Коэффициенты ранговой корреляции содержания хлорофилла и ССН с глубиной станции (Гл), прозрачностью (Пр) и содержанием взвешенного вещества (ВВ)

Водоохранилище	Хл <i>a</i>				ССН		
	ССН	Гл	Пр	ВВ	Гл	Пр	ВВ
Шекснинское							
Белое озеро	-0.28	0.17	0.38	-0.48	-0.19	-0.19	0.30
Речная часть	0.54	-0.60	0.01	0.33	-0.26	-0.27	0.33
Иваньковское	0.27	-0.06	-0.06	0.22	-0.30	0.19	0.38
Угличское	-0.14	-0.71	-0.99	–	0.43	0.09	–
Рыбинское	-0.61	0.22	0.25	–	-0.60	-0.72	–

Достоверная обратная зависимость между Хл *a* и ССН получена в Рыбинском водохранилище, а в Угличском водохранилище и в Белом озере она прослеживается лишь на уровне тенденции. Распределение ССН и Хл *a* нельзя в полной мере рассматривать как противоположное, однако рост ССН часто наблюдается на станциях с более низким развитием фитопланктона. Мощный июньский подъем АТФ был отмечен в Чебоксарском водохранилище (Минеева и др., 2014) и совпал с сезонной депрессией фитопланктона на фоне пика биомассы зоопланктона (Шурганова, Кузнецова, 1984). Вероятно, и в наших наблюдениях подъем ССН соответствовал увеличению обилия зоопланктона и потреблению водорослей, которые являются кормовой базой для фильтраторов. Корреляционные связи между разными трофическими группировками планктона в Ивановском и Угличском водохранилищах продемонстрированы ранее. В частности, была показана зависимость развития зоопланктона от пищевого ресурса (наличия водорослей и бактерий), а также – стимулирующее влияние животных на автотрофное сообщество за счет возможного рециклинга биогенных элементов. Содержание ССН положительно коррелировало с показателями продуктивности фитопланктона (пигменты, первичная продукция, ассимиляционные числа), деструкцией и развитием зоопланктона (Минеева и др., 2007).

Интересная картина получается при сопоставлении ССН и Хл *a*. В литературе рассматривают гетеротрофно-автотрофный индекс или отношение концентрации хлорофилла и АТФ (Ныгес, 1989; Paerl et al., 1976; Chianda, Pagnotta, 1978). По нему судят о соотношении автотрофных и гетеротрофных процессов, о вкладе автотрофных организмов в общую биомассу планктона. Если в качестве аналога рассматривать отношение ССН/Хл *a*, то в водохранилищах Верхней Волги величины ≤ 10 получены при отрицательной корреляцией между Хл *a* и ССН, а величины > 10 при положительной корреляции (см. табл. 2). В первом случае мы предполагаем

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА

достаточно высокий вклад зоопланктона в состав планктона и интенсивное потребление водорослей, во втором – более высокое участие фитопланктона в сложении общей биомассы планктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В разгар лета при максимальном прогреве водной толщи, преобладании штилевой погоды и стабильности фоновых характеристик распределение планктона, включая его автотрофное звено фитопланктон, по акватории водохранилищ Верхней Волги характеризуется умеренной изменчивостью. При среднем для водоёмов содержании хлорофилла от 7.6 ± 1.5 до 13.1 ± 1.4 мкг/л и содержании нуклеотидов от 76 ± 8 до 138 ± 20 мкг/л коэффициенты вариации этих показателей составили соответственно 40 – 69% и 11 – 40%, а максимум ССН зафиксирован в эвтрофном Ивановском водохранилище. Обилие планктона, распределение которого связано с морфометрией водоёма, увеличивается на мелководных участках. Характер связи между содержанием хлорофилла и ССН меняется от водоёма к водоёму, что должно соответствовать соотношению обилия автотрофных организмов и всего планктона. В речной части Шекснинского водохранилища и в Ивановском выявлена положительная зависимость между содержанием хлорофилла и ССН, что свидетельствует о преобладании в составе планктона водорослей. Обратная связь между Хл *a* и ССН, отмеченная в Белом озере, Рыбинском и Угличском водохранилищах, вероятно, отражает потребление водорослей зоопланктоном. Рост ССН наблюдается на станциях с более низким развитием фитопланктона. Таким образом, содержание ССН в планктоне в комплексе с традиционными показателями отражает особенности функционирования планктонных сообществ *in situ*. Исследование биохимических показателей позволило получить новые данные о развитии и распределении планктона четырех разнотипных водохранилищ Верхней Волги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Н. Н., Андреева А. М., Минеева Н. М. Об использовании биохимических маркеров при исследовании продукционно-деструкционных процессов // Первичная продукция водных экосистем : материалы междунар. конф. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2004. С. 3 – 5.

Андреева А. М., Минеева Н. М., Лантеева Н. А., Соколова Е. А., Рябцева И. П. Содержание некоторых внутриклеточных метаболитов как показатель состояния пресноводного планктона // Озерные экосистемы. Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды : материалы 3 междунар. науч. конф. Минск : Изд. центр Белорусского гос. ун-та, 2007. С. 120 – 121.

Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 256 с.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск : Изд-во АН БССР, 1960. 328 с.

Лазарева В. И., Столбунова В. Н., Минеева Н. М., Жданова С. М. Особенности структуры и пространственного распределения планктона в Шекснинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2013. № 3. С. 46 – 55.

Луста К. А., Фихте Б. А. Методы определения жизнеспособности микроорганизмов / Ин-т биохимии и физиологии микроорганизмов АН СССР. Пущино, 1990. 186 с.

Минеева Н. М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. С. 114 – 140.

Минеева Н. М. Первичная продукция фитопланктона // Фитопланктон Волги. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1999. С. 149 – 189.

Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М. : Наука, 2004. 156 с.

Минеева Н. М., Абрамова Н. Н., Андреева А. М. Динамика хлорофилла и АТФ в планктоне крупного равнинного водохранилища в период вспышки трофии // Вода. Химия и экология. 2014. № 12. С. 26 – 34.

Минеева Н. М., Андреева А. М., Лаптева Н. А., Соколова Е. А., Ляшенко О. А., Рябцева И. П. Гидробиологическая и биохимическая индикация состояния пресноводных экосистем на примере водохранилищ Верхней Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб. : ЛЕМА, 2007. С. 57 – 61.

Ныгес Т. Х. Экологическое соотношение основных компонентов планктона в пелагиали Чудского озера : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

Практикум по биохимии / под ред. С. Е. Северина, Г. А. Соловьевой. М. : Изд-во МГУ, 1989. 508 с.

Ривьер И. К., Литвинов А. С. Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. // Водные ресурсы. 2006. Т. 33, № 4. С. 1 – 15.

Сигарева Л. Е. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 217 с.

Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2002. 368 с.

Сысоев А. А. Биохимические аспекты оценки стадий продукционно-деструкционной сукцессии микропланктона и физиологического состояния микроводорослей в культурах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2014. 23 с.

Сысоев А. А., Сысоева И. В. Биохимические основы оценки стадии продукционно-деструкционной сукцессии микропланктона вод пролива Брансфилда (Западная Антарктида) в ранне-осенний сезон 2002 г. // Украинский Антарктический журнал. 2005. № 3. С. 108 – 114.

Шурганова Г. В., Кузнецова М. А. Структура зоопланктона р. Волги на участке образования Чебоксарского водохранилища // Наземные и водные экосистемы. Горький : Изд-во Горьковск. гос. ун-та, 1984. С. 54 – 60

Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А. И. Копылова. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2001. 427 с.

Beardall J., Young E., Roberts S. Approaches for determining phytoplankton nutrient limitation // Aquatic Sciences. 2001. Vol. 63. P. 44 – 69.

Behrenfeld M. J., Prasil O., Babin M., Bruyant F. Review in search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis // J. of Phycology. 2004. Vol. 40, iss. 1. P. 4 – 25.

Bianchi T. S., Canuel E. A. Chemical Biomarkers in Aquatic Ecosystems. Princeton : Princeton University Press, 2011. 392 pp.

Cano M. G., Casco M. A., Solari L. C., Mac Donagh M. E., Gabellone N. A., Claps M. C. Implications of rapid changes in chlorophyll-a of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake : an interpretation in terms of a conceptual model // Hydrobiologia. 2008. Vol. 614, № 1. P. 33 – 45.

Carstensen J., Henriksen P. Phytoplankton biomass response to nitrogen inputs: a method for WFD boundary setting applied to Danish coastal waters // Hydrobiologia. 2009. Vol. 633, № 1. P. 137 – 149.

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ НУКЛЕОТИДОВ И ХЛОРОФИЛЛА

Cavari B. ATP in Lake Kinneret: indicator of microbial biomass or of phosphorus deficiency // *Limnology and Oceanography*. 1976. Vol. 21, № 2. P. 231 – 236.

Chianda G., Pagnotta R. Ratio ATP/chlorophyll as an index of rivers water quality // *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1978. Bd. 20, № 3. S. 1897 – 1901.

Forrest W. W. Adenosine-triphosphate pool during the growth cycle in *Streptococcus faecalis* // *J. Bacteriol.* 1965. Vol. 90, № 4. P. 1013 – 1018.

Holm-Hansen O. ATP levels in algal cells as influenced by environmental conditions // *Plant and Cell Physiol.* 1970. Vol. 11, № 4. P. 689 – 700.

Holm-Hansen O. The use of ATP determination in ecological studies // *Bull. Ecological Research Committee, Stockholm*. 1973. Vol. 17. P. 215 – 222.

Holm-Hansen O., Booth C. R. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance // *Limnology and Oceanography*. 1966. Vol. 17, № 4. P. 544 – 555.

Hunter B. L., Laws E. A. ATP and chlorophyll «a» as estimators of phytoplankton carbon biomass // *Limnology and Oceanography*. 1981. Vol. 26, № 5. P. 944 – 956.

Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanzen*. 1975. Bd. 167, h. 2. S. 191 – 194.

Karl D. M., Winn C. D. Adenine metabolism and nucleic acid synthesis: application to microbiological oceanography // *Heterotrophic Activity in the Sea*. New York : Plenum Press, 1984. P. 197 – 216.

Kroon B. M. A., Thoms S. From electron to biomass: a mechanistic model to describe phytoplankton photosynthesis and steady-state growth rate // *J. of Phycology*. 2006. Vol. 42, № 3. P. 593 – 609.

Naselli-Flores L., Barone R. Fight on plankton or phytoplankton shape and size as adaptive tools to get ahead in the struggle for life // *Cryptogamie, Algologie*. 2011. Vol. 32, № 2. P. 157 – 204.

Noges T. ATP as an index of phytoplankton productivity. The Chl *a*/ATP quotient // *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. 1989. Vol. 74, № 2. P. 121 – 133.

Paerl H. W., Tilzer M. M., Goldman C. R. Chlorophyll *a* versus adenosine triphosphate as algal biomass indicator on lakes // *J. of Phycology*. 1976. Vol. 12, № 2. P. 242 – 246.

Pridmore R. D., Hewitt J. E. ATP as short term bioassay response parameter for nitrogen deficiency in algae // *Water Research*. 1983. Vol. 17, № 9. P. 1189 – 1191.

SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*. Montreux : UNESCO, 1966. P. 9 – 18.

УДК 591.9

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ И ЕЁ РАЙОНИРОВАНИЕ

Ю. С. Равкин^{1,2}, Е. Н. Ядренкина¹, Е. А. Интересова¹, И. Н. Богомолова¹,
В. А. Юдкин^{1,3}, М. И. Лялина¹, А. М. Косарева³

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН*

Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11

E-mail: zm@eco.nsc.ru

² *Томский государственный университет*

Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36

³ *Сибирская государственная геодезическая академия*

Россия, 630108, Новосибирск, Плеханового, 10

Поступила в редакцию 09.04.14 г.

Пространственная неоднородность ихтиофауны Северной Евразии и её районирование. – Равкин Ю. С., Ядренкина Е. Н., Интересова Е. А., Богомолова И. Н., Юдкин В. А., Лялина М. И., Косарева А. М. – Районирование Северной Евразии в границах СССР 1991 г. проведено по результатам кластерного анализа конкретных фаун круглоротых и рыб 597 участков, выделенных в базе данных «Биодат». Полученная на основе коэффициентов сходства Жаккара классификация включает 2 региона, 12 подобластей, 8 провинций и 11 округов. Предложенное деление учитывает 67% дисперсии коэффициентов сходства анализируемых фаун, что на 21% больше, чем ранее разработанная схема Л. С. Берга (1962), которая относится к территории значительно большей площади. Связью с выявленными факторами среды и природными режимами можно объяснить 82% неоднородности ихтиофауны (множественный коэффициент корреляции – 0.91). Из них наиболее значимы неортогональные связи с теплообеспеченностью (67% дисперсии коэффициентов сходства), зональность (58%), принадлежностью к бассейнам (57%) и провинциальностью (30%).

Ключевые слова: районирование, фауна, круглоротые, рыбы, Северная Евразия, Палеарктика, кластерный анализ, факторы, корреляция.

Spatial heterogeneity of the ichthyofauna of Northern Eurasia and its biogeographical division. – Ravkin Yu. S., Yadrenkina E. N., Interesova E. A., Bogomolova I. N., Yudkin V. A., Lyalina M. I., and Kosareva A. M. – Biogeographical division of Northern Eurasia (within the former USSR borders) was carried by the results of our cluster analysis of the fish fauna from 597 sites according to the BIODAT database territory division. Our classification obtained on the basis of the Jacquard similarity coefficients includes 2 regions, 12 dominion, 8 provinces, and 11 districts. The offered division considers 67% of the similarity coefficient dispersion of the fauna analyzed, which is by 21% higher than an earlier developed scheme (Berg, 1962) which includes a bigger area of the continent. 82% of the fish fauna heterogeneity can be explained by relations to some revealed environmental factors and natural modes (the multiple coefficient of correlation being 0.91). The most important factors are non-orthogonal relations with temperature regime (67% of the similarity coefficient dispersion), landscape and climatic zoning (58%), connections with river basins (57%), and provinciality (30%).

Key words: biogeographical division, fauna, Cyclostomata, fish, Northern Eurasia, Palearctic area, cluster analysis, factors, correlation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-72-84

ВВЕДЕНИЕ

По критерию присутствия и/или преобладания видов рыб Л. С. Берг (1962) выделил на территории Палеарктики четыре подобласти, 11 провинций и 14 округов. Использование кластерного анализа предопределило возможность несколько иного описания неоднородности фауны рыб и круглоротых Северной Евразии. Кроме того, многие виды рыб в течение XX в. существенно расширили свои ареалы, а за счёт интродуцентов увеличилось видовое богатство и разнообразие фауны во многих водоёмах Палеарктики (Дгебуадзе, 2000; Иванков и др., 2001; Кудерский, 2001; Биологические инвазии..., 2004; Пашков и др., 2004; Попов, 2007; Слынько и др., 2010; Захаров, Бознак, 2011; Ядрёнкина, 2012 и др.). Результат проведённого исследования представляет собой формализованное зоогеографическое районирование Северной Евразии как части Палеарктики по фауне круглоротых и рыб с учетом указанных изменений в их распределении. Всего в расчетах использована информация о 335 видах этих животных, сведения о распространении которых заимствованы из базы данных «Биодат» (Шилин, www.biodat.ru) с учетом собственных данных и материалов, опубликованных другими авторами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу анализа положены данные по видовому составу рыб и круглоротых Северной Евразии как части Палеарктики в границах территории СССР 1991 г. Ограничение территории этими пределами связано с планами единого флорофаунистического районирования и сравнения его результатов отдельно по наземным и пресноводным позвоночным, беспозвоночным и представителям растительного мира. Указанная территория разделена составителями на 597 участков различного размера, которые привязаны к бассейнам рек, природно-географическим зонам и подзонам. Сведения, приведенные в ней, уточнены по Атласу пресноводных рыб России (2002), а по Сибири и Дальнему Востоку дополнены информацией из ряда публикаций (Черешнев, 1996, 1998; Никифоров и др., 1997; Пронин и др., 1999; Вышегородцев, 2000; Шедько, 2002; Журавлев, 2003; Ядренкина, Интересова, 2006; Голубцов, Малков, 2007; Попов, 2007; Интересова и др., 2010; Yadrenkina, 2005, 2012).

Основные методы и подходы к анализу материала и некоторые результаты изложены ранее (Блинова, Равкин, 2008; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин и др., 2015). Классификация конкретных ихтиофаун по участкам проведена на основе коэффициентов сходства Жаккара (Jaccard, 1902), которые, в отличие от коэффициентов корреляции при их использовании в качестве меры связи, не приводят, при отсутствии значимого сходства, к объединению участков по «бедности» сопоставляемых видовых списков.

Использованный нами алгоритм агрегации объединяет классифицируемые объекты в незаданное число групп (классов) так, чтобы учитываемая ими дисперсия матрицы сходства была максимальной. Снятие дисперсии производили за счёт вычитания значения средней внутрикласовой связи из коэффициентов сходства проб, вошедших в соответствующий класс, и прибавления среднего значения межклассового сходства к межклассовым коэффициентам. Для выявления иерархии

таксонов классификации указанных фаун использована информация об очередности (шаге) проявления таксона при разделении совокупности участков и представительности по числу входящих в него участков. Следует отметить, что при кластерном анализе, в том числе по программе «Факторной классификации» (Трофимов, Равкин, 1980), в единую группу могут быть объединены несходные совокупности, если между ними имеется плавный переход и невозможно провести границы между крайними в ряду непохожими участками. Полученная указанным алгоритмом иерархическая классификация представлена четырьмя уровнями таксонов.

1. Регионы – территории, выделенные в результате повторной агрегации кластеров первого разбиения. Условно принято, что каждый регион должен состоять из не менее чем двух подобластей.

2. Подобласти – результат первого деления территории. Принято, что в каждой из подобластей должно быть не менее восьми участков. Различают подобласти анклавные, состоящие из изолированных выделов со сходными условиями среды, например, горных массивов, и неанклавные – из прилежащих друг к другу участков.

3. Провинции – территории, выделенные в результате повторного разбиения представительных по числу участков подобластей. Принято, что каждая провинция так же, как подобласть, состоит из восьми и более участков и может быть анклавной.

4. Автономные (сателлитные) округа имеют ранг подобласти, поскольку тоже выделены при первом разбиении, но каждый из них включает меньше восьми участков, т. е. он менее представлен по площади, чем подобласть. Автономный округ может «примыкать» к подобласти или быть территориально окруженным ею, но если два или более автономных округа связаны максимальным сходством только между собой, то они образуют единую самостоятельную подобласть.

5. Неавтономные округа – территории, выделенные в результате повторного разбиения провинций. Каждый из них тоже состоит из восьми или более участков.

В описании подобластей провинций и округов слова «неанклавная» и «неавтономный» опущены.

Связь неоднородности фауны круглоротых и рыб с основными структурообразующими факторами среды и природными режимами отражают иерархическая классификация, приведённая в легенде карты, и структурный граф. Граф построен по оценкам межклассовых связей на уровне подобластей вместе с их автономными округами. Оценка силы связи факторов среды и фаунистической неоднородности территории проведена по алгоритму линейной качественной аппроксимации (качественного аналога регрессионной модели) (Равкин и др., 1978). Степень проявления факторов среды задана в виде выделенных градаций (например, «много» – «средне» – «мало», или «западная» – «срединная» – «восточная» части). Классификация и карта, построенная на её основе, отражают лишь самые общие представления о неоднородности ихтиофауны в пространстве и иллюстрируют концепцию, а не детали распространения отдельных видов и состава фаун. Кроме того, следует учитывать специфику подходов различных исследователей. Одни главной целью районирования считают отражение истории формирования фауны и используют для этого сведения о распространении аборигенных видов с особым вниманием к эндемичным формам. Другие, в том числе и авторы статьи, сравнивают

рецентные фауны независимо от времени и причин распространения видов – будь то естественное спонтанное или антропогенное (специальное или непреднамеренное) расселение. Такое районирование преследует фактологическую цель и отражает актуальный реально существующий фаунистический состав, поэтому исторические реконструкции мы не проводили и не рассматривали.

Названия круглоротых и рыб даны по Атласу пресноводных рыб России, (2002), а вьюновых и окуневых из нагорно-азиатских рек и озер – по Н. Ш. Мамилу с соавторами (2010). Названия и объём фаунистических комплексов приведены по Г. В. Никольскому (1980).

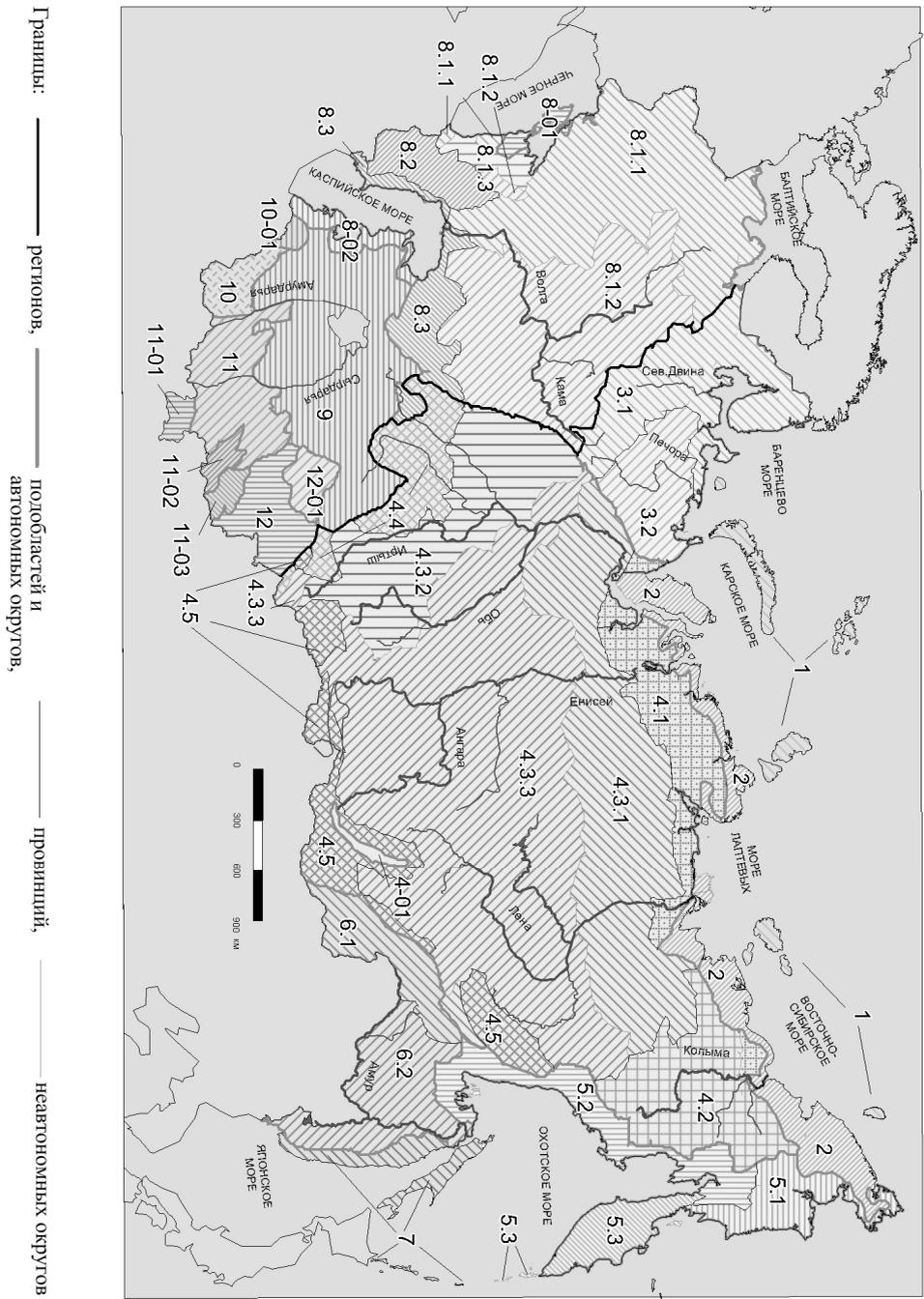
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Районирование Северной Евразии

На территории Северной Евразии в пределах указанных границ выделено два ихтиофаунистических региона: Восточный и Западный (рис. 1). Первый регион разделен на семь подобластей, второй – на пять.

По результатам повторной агрегации фауны подобластей по круглоротым и рыбам так же, как по наземным позвоночным (Равкин и др., 2010, 2014; Holt et al., 2013), прослежена диагональная граница – результат интегрального проявления зональности и провинциальности, хотя и с разной дифференциальностью – углом наклона границ по отношению к природно-географическим зонам. По наземным позвоночным эта граница проходит от Кольского полуострова до Байкала, а по ихтиофауне совпадает с межрегиональной границей, смещена к югу и западу и проведена от Финского залива Балтийского моря до озера Зайсан. Проявление этой границы в какой-то степени связано с распространением и расселением видов средиземноморской фауны, как это показано на примере рыб Западной Европы (Reyjol et al., 2007), с принадлежностью рек к бассейнам с одной стороны Ледовитого океана, а с другой – Балтийского и южных морей Восточной Европы.

При сопоставлении результатов районирования, проведённого Л. С. Бергом (1962) и авторами статьи, выявлено значительное сходство и некоторые различия представлений. Прежде всего, необходимо оговорить недостаточную корректность сравнения результатов районирования, проведённого Л. С. Бергом и другими ихтиологами и нами. Это связано с различием границ территорий, по фауне которых проведено районирование. В работе Л. С. Берга это вся Голарктика, а у нас лишь часть Палеарктики (причина выбора этой территории была оговорена ранее). Сказываются также различия в подходах и методах анализа. Мы использовали формализованный подход с кластерным анализом, что имеет как положительное, так и отрицательное значение. К первому можно отнести жёсткую фиксацию условий анализа, ко второму – доминирование формальных соотношений. Л. С. Берг руководствовался экспертно-умозрительным подходом, что тоже имеет свои достоинства и недостатки. К первым следует отнести максимальное использование всей имеющейся информации о среде как в прошлом, так и в настоящем, сведений по биологии животных и «здравого смысла» в предметной области. Недостатками такого подхода следует считать субъективизм в принятии решений, отсутствие массивной проверки «числом и мерой». Тем не менее, мы сочли возможным сравнить результаты районирования, несмотря на указанные отличия в методах и подходах.



ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ИХТИОФАУНЫ

Рис. 1. Районирование Северной Евразии по фауне круглоротых и рыб. Регионы в легенде пронумерованы римскими цифрами. Подобласти имеют сквозную нумерацию (от 1 до 12), провинции – двузначный код, состоящий из номера подобласти и провинции (например, 8.2). Неавтономным округам присвоен трёхзначный цифровой код. Первая цифра в нём означает номер подобласти, вторая – провинции, к которой он относится, третья – номер округа (например, 8.2.2). Код автономных округов включает номер подобласти, с которой он максимально сходен, или входит в неё. В обоих случаях код имеет и собственный двоичный номер, который следует через тире после номера подобласти (например, код 4-01 означает первый автономный округ, прилежащий к четвёртой подобласти, а с 11-01 по 11-03 – автономные округа, образующие 11-ю подобласть, или 12-01 – в случае, если первый автономный округ входит в 12-ю подобласть). I. *Восточный регион*: 1 – Полярно-островная; 2 – Полярно-материковая приокеаническая; 3 – Европейская Северо-Восточная, 3.1 – Поной-Северодвинская, 3.2 – Мезенско-Печорская; 4 – Сибирская, 4.1 – Уральско-Омолдойская, 4.2 – Колымско-Индибирская, 4.3 – Обь-Енисейско-Ленская, 4.3.1 – Нижний Обь-Енисейско-Ленский, 4.3.2 – Верхний Обь-Иртышский, 4.3.3 – Верхний Обь-Енисейско-Ленский, 4.4 – Тоболо-Ишимская, 4.5 – Алтае-Верхне-Алданская, 4-01 – Байкальский; 5 – Притихоокеанская северо-восточная, 5.1 – Анадырская, 5.2 – Прихотская, 5.3 – Камчатско-Северокорильская; 6 – Приамурская, 6.1 – Шилко-Аргуньская, 6.2 – Амурская; 7 – Приморско-Сахалинско-Курильская. II. *Западный регион*: 8 – Европейская Юго-Восточная, 8.1 – Днепровско-Волжская, 8.1.1 – Днепровский, 8.1.2 – Волжско-Камский, 8.1.3 – Кубанский, 8.2 – Кавказская, 8.3 – Уральско-Нижне-Волжская, 8-01 – Азово-Причерноморский, 8-02 – Прикаспийский восточный; 9 – Приаральская; 10 – Мургабская, 10-01 – Атрекский; 11 – Нарынская, 11-01 – Памирский, 11-02 – Ферганский, 11-03 – Прииссык-Кульский; 12 – Чу-Илийская, 12-01 – Балхашский

Регионы, выделенные нами, занимают часть территорий, близких к подобластям Л. С. Берга, которые выходят за пределы Северной Евразии. Поэтому у нас нет основания считать Амурскую область переходной, а северные форпосты Нагорноазиатской подобласти присоединены к расположенным севернее среднеазиатским территориям. При расширении района работ отличия со схемой Л. С. Берга могут исчезнуть. Поэтому вопрос о различиях в трактовке наших регионов и подобластей Л. С. Берга можно считать пока открытым. Остальные отличия в наших представлениях имеют более определённый характер.

1. Территория выделенной Л. С. Бергом Циркумполярной подобласти в пределах Северной Евразии отнесена нами к Восточному региону и дифференцирована на пять подобластей – две полярных: островную и материковую, а также Северо-Восточную европейскую, Сибирскую и Притихоокеанскую северо-восточную. Причины этих отличий, скорее всего, связаны с разницей в подходах, определяющих желание получить при классификации большую или меньшую дробность и возможность оценить фаунистическое сходство количественно, и отчасти тем, что Л. С. Берг включал в анализ всю территорию Голарктики. Те же причины определяют и часть остальных отличий.

2. Анадырский и Охотско-Камчатский округа (по Л. С. Бергу) в результате проведенной нами классификации разделены на Анадырскую, Прихотскую и Камчатско-Северокорильскую провинции Притихоокеанской северо-восточной подобласти.

3. Балтийская провинция Средиземноморской подобласти (по Л. С. Бергу) в границах изучаемой нами территории входит в состав Днепровско-Волжской провинции Юго-Восточной европейской подобласти Западного региона.

4. Существенно изменились границы Черноморского и Каспийского округов, ранее входивших в состав Понто-Азово-Каспийской провинции Средиземноморской подобласти (по Л. С. Бергу). По-видимому, это связано с существенными антропогенными изменениями. Так, в XX в. в результате строительства судоходных каналов были соединены изолированные ранее речные бассейны. В частности, в единую сеть объединили реки Волгу, Дон, Неву, Северную Двину, Ладожское и Онежское озера. В результате бассейны Чёрного, Каспийского, Балтийского и Белого морей стали сообщающимися системами. Создание водохранилищ повлекло за собой возрастание трофности водоёмов (Слынько и др., 2010), ликвидировало ранее непреодолимые для эстуарных видов пороги в низовьях Дона и Днепра (Мордухай-Болтовский, 1960), что позволило существенно продвинуться на север некоторым «южным» видам.

5. Понто-Каспийско-Аральская провинция Средиземноморской подобласти (по Л. С. Бергу) нами разделена на Юго-Восточную европейскую, Приаральскую, Мургабскую, Нарынскую и Чу-Илийскую подобласти и ряд автономных округов. Последние – это северные форпосты Нагорноазиатской подобласти по Л. С. Бергу.

6. Амурской переходной области (по Л. С. Бергу) нами присвоен статус подобласти. Она названа Приамурской. Это можно объяснить тем, что Л. С. Берг анализировал территорию всей Палеарктики, а мы – только её центральную часть и формально не могли использовать информацию по более южным территориям, где преобладают представители китайского равнинного фаунистического комплекса.

На изменение фауны существенное влияние оказала также интродукция рыб. В течение XX в. объектами акклиматизации в России стал 61 вид круглоротых и рыб (Кудерский, 2001). Масштабы произошедшего расширения их ареалов весьма существенны. Так, в бассейне Волги 24% видов – интродуценты, при этом больше половины из них проникли в бассейн путем саморасселения (Слынько и др., 2010). В бассейне Оби доля чужеродных видов составляет 35% от общего числа. На территории России около 120 видов рыб распространились за пределы своих исторических ареалов (Биологические инвазии..., 2004). В результате высказанное Л. С. Бергом предположение, что при наличии соответствующих условий виды Понто-Каспийско-Аральской провинции распространятся в водоёмы бассейна Ледовитого океана, подтвердилось. В этой связи следует учитывать, что выявленные различия в зоогеографическом районировании территории по круглоротым и рыбам связаны не только с разницей в подходах к оценке неоднородности фауны круглоротых и рыб, но и с произошедшими изменениями их ареалов.

Различия в подходах к районированию могут приводить к существенно неоднозначным результатам, причём нет основания считать одни из них «правильными», а другие – нет. Корректнее утверждать, что при одних условиях анализа целесообразно одно разделение территории, а при других – иное. При этом каждое из них отражает разные детали неоднородности блоков, составляющих анализируемый статистический ансамбль с внешним ограничением.

Пространственная структура и организация ихтиофауны

Структура территориальных изменений ихтиофауны Северной Евразии представлена в виде графа – классификации с учётом межгруппового сходства (рис. 2). Основное предназначение графов сводится к выявлению и иллюстрации основных трендов изменчивости фаун, к поиску факторов среды, определяющих общие тенденции этих изменений. В отличие от дендрограмм при построении графов учитывают и показывают не только вертикальное, но и горизонтальное сходство выше определённого порога. Граф по Северной Евразии иллюстрирует влияние теплообеспеченности на неоднородность фауны круглоротых и рыб в направлении с севера на юг и от океанов внутрь материка, что было отмечено ранее (Решетников, 1980). При этом средняя суммарная встречаемость и видовое богатство рыб уменьшаются к северу и к югу от срединной части территории.

Как известно теплообеспеченность уменьшается не только к северу, но и от берегов морей и океанов вглубь материка (континентальность климата), что определяет провинциальность изменений. Поэтому «шаг» к северу и вглубь материка приводит к сходному уровню условий существования и, соответственно, сходству фаун. Это определяет диагональное смещение границ с северо-запада на юго-восток.

Представители арктического морского фаунистического комплекса преобладают только в полярных подобластях (78 и 62%), а доля арктического пресноводного комплекса более других представлена в Притихоокеанской северо-восточной подобласти (36%) и уменьшается к северу (18%), югу (20%) и западу (28%). Бореальных равнинных видов больше всего в Приаральской и Сибирской подобластях (41 и 38%), при этом значения уменьшаются по всем сторонам света (< 14%). Участие бореальных предгорных форм естественно больше всего близ горных массивов (30 – 38%) и уменьшается к равнинным территориям (< 24%).

Виды понтийского пресноводного комплекса входят в число преобладающих только в Северо-Восточной европейской, Приаральской и Нарынской подобластях (26 – 38%). Амфибореальный фаунистический комплекс значимо представлен на востоке в притихоокеанской части, а также в Северо-Восточной европейской и Чу-Илийской подобластях. Доля этого комплекса здесь колеблется в пределах 11 – 17%.

Китайский равнинный комплекс в наибольшей степени представлен в Приморье и Приамурье (44 и 24%), в Чу-Илийской и Мургабской подобластях (29 и 25%). Передне- и нагорно-азиатские формы преобладают лишь в последних (32 и 21%).

Влиянием теплообеспеченности на неоднородность ихтиофауны Северной Евразии можно объяснить 67% дисперсии коэффициентов сходства. Следует отметить, что теплообеспеченность в наших расчётах включает зональность (с парными сочетаниями градаций, отражающих природные зоны и подзоны), провинциальность и поясность. Индивидуально с ними можно связать 58, 30 и 0.6% дисперсии. Принадлежностью к бассейнам (по Л. С. Бергу (1962)) со всеми сочетаниями можно объяснить 57% дисперсии.

Продолжительность ледостава, сроки весеннего вскрытия рек и минерализацию воды нередко считают факторами, значимо определяющими фаунистическую неоднородность гидробионтов. При индивидуальной оценке их связи с неодно-

родностью фауны круглоротых и рыб ими можно объяснить 36, 30 и 14% дисперсии соответственно. Однако эти факторы скоррелированы с теплообеспеченностью и не дают приращения учтённой дисперсии.

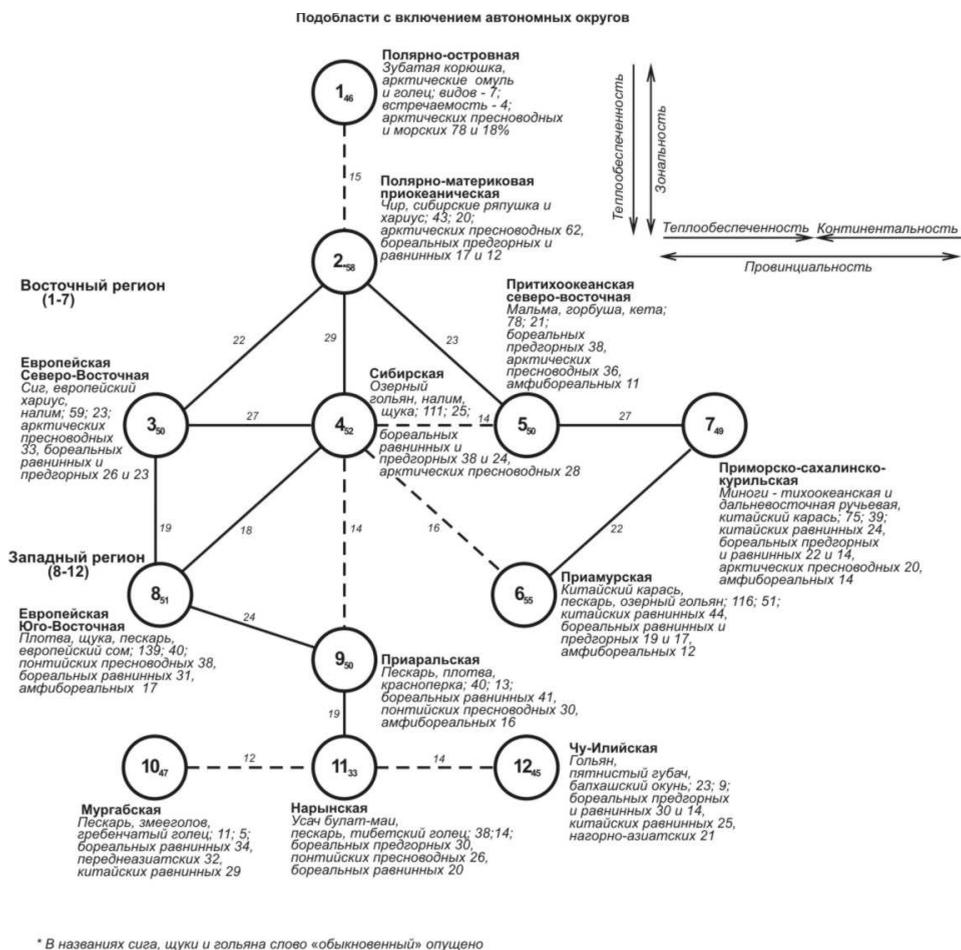


Рис. 2. Пространственная структура ихтиофауны Северной Евразии. Внутри значков приведены номера таксонов соответствующей классификации, индексом – внутригрупповое сходство. Линии между значками означают существенное сверхпороговое сходство. Около этих линий обозначены значения межгруппового сходства. Около значков, кроме названий подобластей, приведены названия трех лидирующих видов, общее число их (видовое богатство), суммарная встречаемость и доля представителей преобладающих типов фауны (10 и более процентов). Стрелки около перечня основных структурообразующих факторов среды указывают направление увеличения их влияния и фаунистические тренды

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ИХТИОФАУНЫ

С природными режимами (объяснением иерархической классификации и структурного графа) можно связать соответственно 67 и 58% дисперсии. Общая информативность изложенных представлений, включая, кроме того, связь с факторами среды, составляет 82%, что соответствует коэффициенту корреляции примерно на уровне 0.91. При этом, степень аппроксимации пространственной изменчивости ихтиофауны вариантами физико-географического, климатического и био-географического районирования (Атлас СССР, 1983; Udvardy, 1975 с уточнением Воронова, Кучерука, 1977) в 2 – 2.5 раза меньше, чем общими результатами кластерного анализа матрицы сходства конкретных фаун круглоротых и рыб.

Информативность иерархической классификационной схемы составляет 67% дисперсии матрицы коэффициентов сходства, что на 21% больше классификации Л. С. Берга, отнесённой к территории Северной Евразии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование методов кластерного анализа позволило провести районирование Северной Евразии по круглоротым и рыбам, которое очень близко к схеме Л. С. Берга. Основные различия связаны с тем, что он рассматривал всю Палеарктику и даже Голарктику в целом, хотя неарктическую её часть не столь подробно. Поэтому все наши подразделения – это части подобластей, выделенных Л. С. Бергом. То, что мы называем Западным регионом, представляет собой северо-восточную окраину Средиземноморской подобласти Л. С. Берга, а Восточный регион – срединную часть Циркумполярной подобласти Голарктики. Ограничение нашего анализа границами СССР 1991 г. не позволяет выделить Амурскую область как переходную. То же следует сказать и про южные Курильские острова: из-за невключения в анализ острова Хоккайдо они максимально сходны по фауне с Сахалином и Приморьем. Ограничение границ рассмотрения определяет и отнесение северной части Нагорно-Азиатской подобласти, выделенной Л. С. Бергом, к Западному региону.

Таким образом, можно считать, что районирование, выполненное Л. С. Бергом, больше соответствует описанной им территории, а предлагаемое нами относится лишь к Северной Евразии как части Палеарктики. Это ограничение связано с объёмом данных, приведённых в базе «Биодат». Основной целью серии наших работ была подготовка к обобщённому флоро-фаунистическому районированию указанной территории, а не сугубо зоогеографическое, в том числе ихтиофаунистическое районирование. Для решения этой задачи в обозримые сроки мы и ограничили своё исследование объёмами уже имеющейся и доступной нам информации. Различия в границах подразделений нашей схемы и схемы Л. С. Берга носят иерархический характер и не препятствуют достижению цели, поставленной в данной работе. Её можно рассматривать как методическую, касающуюся в будущем в основном совместного анализа флоры и фауны, причём не только отдельных типов и классов животных и растений, но и всех их вместе.

Связью с выявленными факторами среды и природными режимами по Северной Евразии можно объяснить 82% неоднородности ихтиофауны (множественный коэффициент корреляции – 0.91). Пространственная неоднородность ихтиофауны,

как и наземных позвоночных, в наибольшей степени связана с теплообеспеченностью (зональностью, провинциальностью, поясностью), а по рыбам и круглоротым, помимо того, с принадлежностью к речным или морским бассейнам. Установление связи между бассейнами за счёт строительства соединяющих их каналов, а также интродукция и последующее расселение рыб повлекли за собой взаимное проникновение представителей различных фаун и объединение некоторых ранее самостоятельных бассейновых таксонов при районировании в единые ихтиофаунистические подразделения.

По круглоротым и рыбам так же, как по наземным позвоночным, по итогам кластерного анализа прослежена диагональная граница – результат интегрального проявления зональности и провинциальности с разным углом наклона границ (дифференностью). По наземным позвоночным она проходит от Кольского полуострова до Байкала, а по ихтиофауне смещена к югу и западу и проведена от Финского залива Балтийского моря до озера Зайсан. Кроме того, проявление этой границы усилено принадлежностью рек, с одной стороны, к бассейну Ледовитого океана, а с другой – Балтийского и южных морей. В какой-то степени это связано и с послеледниковым распространением и расселением видов средиземноморской фауны, как это было показано ранее на примере рыб Западной Европы.

Работа завершена при финансовой поддержке программы ФНИ государственных академий наук на 2013 – 2020 гг. (проект № VI.51.1.8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю. С. Решетникова. М. : Наука, 2002. Т. 1. 378 с.; Т. 2. 252 с.
- Атлас СССР. М. : Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1983. 260 с.
- Берг Л. С.* Разделение Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // *Избранные тр.* Т. 5. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. С. 320 – 360.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкой. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С.* Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // *Сиб. экол. журн.* 2008. Т. 15, № 1. С. 101 – 121.
- Воронов А. Г., Кучерук В. В.* Биотическое разнообразие Палеарктики : проблемы изучения и охраны // *Биосферные заповедники. Тр. I Сов.-амер. симп. СССР.* Л. : Гидрометео-издат, 1977. С. 7 – 20.
- Вышегородцев А. А.* Рыбы Енисея. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 188 с.
- Голубцов А. С., Малков Н. П.* Очерк ихтиофауны Республики Алтай : систематическое разнообразие, распространение и охрана. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 164 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю.* Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // *Виды-вселенцы в Европейских морях России.* Апатиты : Изд-во Карельск. науч. центра РАН, 2000. С. 35 – 50.
- Журавлев В. Б.* Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул : Изд-во Алт. гос. ун-та, 2003. 293 с.
- Захаров А. Б., Бознак Э. И.* Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского северо-востока России // *Рос. журн. биол. инвазий.* 2011. № 1. С. 23 – 33.
- Иванков В. Н., Иванкова З. Г., Рутенко О. А.* Проникновение теплолюбивых видов рыб в северо-западную часть Японского моря в 90-е годы 20-го столетия // *Вопр. ихтиологии.* 2001. Т. 41, вып. 5. С. 710 – 713.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ИХТИОФАУНЫ

Интересова Е. А., Ядрёнкина Е. Н., Васильева Е. Д. Находка вьюна Никольского *Misgurnus Nikol'skiyi* (Cobitidae) на юге Западной Сибири // *Вопр. ихтиологии*. 2010. Т. 50, вып. 2. С. 270 – 273.

Кудерский Л. А. Акклиматизация рыб в водоемах России // *Вопр. рыболовства*. 2001. Т. 2, № 1. С. 6 – 85.

Мамилов Н. Ш., Балабиева Г. К., Койшыбаева Г. С. Распространение чужеродных видов рыб в малых водоемах Балхашского бассейна // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2010. № 2. С. 29 – 36.

Мордухай-Болтовский Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 287 с.

Никифоров С. Н., Гришин А. Ф., Захаров А. В., Шелепаха Г. Н. Состав ихтиофауны и распределение рыб в бассейнах рек Поронай и Тымь (Сахалин) // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37, № 3. С. 329 – 337.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М. : Пищ. пром-сть, 1980. 184 с.

Пашков А. Н., Плотников Г. К., Шутов И. В. Новые данные о составе и распространении видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоёмов Северо-Западного Кавказа // *Изв. ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. Приложение*. 2004. № 1. С. 46 – 52.

Попов П. А. Рыбы Сибири. Новосибирск : Изд-во Новосиб. гос. ун-та, 2007. 526 с.

Пронин Н. М., Кильдюшкин В. А., Сокольников Ю. А. Рыбы Бурятии : систематический состав и распределение по бассейнам // *Биоразнообразии Байкальской Сибири*. Новосибирск : [Б. и.], 1999. С. 88 – 99.

Равкин Ю. С., Куперитох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // *Птицы лесной зоны Приобья*. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253 – 269.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Юдкин В. А. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии // *Сиб. экол. журн.* 2010. Т. 1, № 1. С. 87 – 103.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Николаева О. Н., Железнова Т. К. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распределения // *Сиб. экол. журн.* 2014. Т. 21, № 2. С. 163 – 181.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Фаунистическое районирование Северной Евразии // *Изв. РАН. Сер. геогр.* 2015, № 3. С. 29 – 40.

Решетников Ю. С. Районирование водоёмов Голарктики // *Экология и систематика сиговых рыб*. М. : Наука, 1980. С. 231 – 238.

Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна : состав, векторы, инвазионные пути и темпы // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2010. № 4. С. 74 – 89.

Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // *Количественные методы в экологии*. Л. : [Б. и.], 1980. С. 113 – 115.

Черешнев И. А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток : Дальнаука, 1996. 197 с.

Черешнев И. А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 1998. 130 с.

Шедько С. В. Обзор пресноводной ихтиофауны // *Растительный и животный мир Курильских островов*. Владивосток : Дальнаука, 2002. С. 118 – 135.

Ю. С. Равкин, Е. Н. Ядренкина, Е. А. Интересова и др.

Ядрёнкина Е. Н. Распределение чужеродных видов рыб в озёрах умеренного климатического пояса Западной Сибири // Рос. журн. биол. инвазий. 2012. № 1. С. 98 – 115.

Ядрёнкина Е. Н., Интересова Е. А. Рыбы непромысловых водоемов юга Западной Сибири. Проблема видовой разнообразия // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 7. С. 20 – 25.

Banarescu P. Zoogeography of fresh waters // Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. Wisbaden : Aula Verlag, 1992. 580 p.

Holt B. G., Lessard J.-Ph., Borregaard M. K., Fritz S. A., Araújo M. B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C. H., Graves G. R., Jansson K. A., Nogués-Bravo D., Wang Zh., Whittaker R. J., Fjeldsá J., Rahbek C. An update of wallace's zoogeographic regions of the World // Science. 2013. Vol. 339, № 4. P. 74 – 79.

Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. P. 69 – 130.

Udvardy M. D. F. A Classification of the biogeographic provinces of the World // Occasional № 18 International Union for Conservation of Nature. Morges, Switzerland, 1975. P. 1 – 48.

Reyjol Y., Hugueny B., Pont D., Bianco P., Beier U., Caiola N., Casals F., Cowx I., Economidou A., Ferreira T., Haidvogel G., Noble R., De Sostoa A., Vigneron T., Virbickas T. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish // Global Ecol. Biogeogr. 2007. Vol. 16. P. 65 – 75.

Yadrenkina E. N. Present problems of bio-diversity of Western Siberian fishes // Aquatic ecology at the dawn of XXI century : mater. of Intern. conf. St.-Petersburg, 2005. P. 78.

Yadrenkina E. N. Distribution of alien fish species in lakes within the temperate climatic zone of Western Siberia // Rus. J. of Biological Invasions. 2012. Vol. 3, № 2. P. 145 – 157.

УДК [595.76:574.589](470.44)

**СОСТАВ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ HETERO CERIDAE (COLEOPTERA)
В УСЛОВИЯХ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ
САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

А. С. Сажнев

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: sazh@list.ru*

Поступила в редакцию 28.01.15 г.

Состав и структура населения Heteroceridae (Coleoptera) в условиях прибрежной зоны водных объектов Саратовской области. – Сажнев А. С. – Впервые изучены состав и структура населения гетероцерид в условиях прибрежной зоны водных объектов Саратовской области. Даны основные характеристики исследованных водных объектов. Приведены данные по биотопической приуроченности, сезонной встречаемости и зимовке отдельных видов гетероцерид.

Ключевые слова: прибрежная зона, водные объекты, Heteroceridae, Саратовская область.

Composition and structure of the Heteroceridae (Coleoptera) population in the shore zone of water objects in the Saratov region. – Sazhnev A. S. – The composition and structure of mud-loving beetles in the conditions of the shore zone of water objects in the Saratov region were studied for the first time. Main characteristics of the water bodies surveyed are provided. Data are presented on the biotopical correspondence, seasonal dynamics and hibernation of several species of mud-loving beetles.

Key word: shore zone, water objects, Heteroceridae, Saratov region.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-85-93

ВВЕДЕНИЕ

На всех стадиях развития жесткокрылые семейства Heteroceridae MacLeay, 1825 приурочены к берегам разнотипных водных объектов с неоднородной степенью солёности. Имаго и личинки заселяют зону уреза, сооружая в субстрате разветвлённые сети тоннелей, используемые ими для питания, откладки яиц, окукливания.

Первое упоминание семейства для Саратовской губернии относится к работе А. А. Силантьева (Силантьев, 1894), где приведено два вида гетероцерид. Статья Н. Л. Сахарова (Сахаров, 1905) незначительно дополняет её. Более поздняя сводка Ф. А. Зайцева (1928) по водным жукам Самарской и Саратовской губерний содержит ссылки на предыдущие работы. С учётом синонимии 6 видов Heteroceridae для Саратовской губернии приведены в монументальном труде Г. Г. Якобсона «Жуки России и Западной Европы» (Якобсон, 1913).

За последние годы произошел значительный сдвиг в изучении фауны гетероцерид региона. В частности, был опубликован ряд современных специализированных на семействе работ (Сажнев, 2012, 2013 а – в; Литовкин и др., 2013), составлен

каталог Heteroceridae фауны России (Сажнев, 2015). В настоящее время для Саратовской области приведено 9 видов Heteroceridae, для всех из них, кроме *Heterocerus fossor* Kiesenwetter, 1843, имеется современный фактический материал.

В то же время экология этих жесткокрылых в России почти не изучалась. Только некоторые статьи (Зайцев, 1916; Сажнев, 2013, а – в) или общие фаунистические сводки (Прокин и др., 2002; Дедюхин, Холмогорова, 2006 и др.) касаются биотопической приуроченности отдельных видов Heteroceridae. Состав и структура населения гетероцерид в прибрежной зоне водоёмов и водотоков никогда не были объектом специального исследования. Получить первичные данные об экологической структуре Heteroceridae в условиях прибрежной зоны водоёмов Саратовской области и является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фактический материал собирался с 2006 по 2014 гг., однако его основу составили сборы автора 2011 – 2014 гг., часть жуков получена от коллег, за что автор выражает им искреннюю благодарность. Станции отбора проб находились на территории Правобережья и Левобережья Саратовской области. Для изучения выбирались участки побережья естественных и искусственных водных объектов, в наименьшей степени затронутые антропогенным воздействием.

Учитывая предыдущий опыт (Сажнев, 2014) и тот факт, что прибрежная зона, как правило, обитаема жуками не более чем на 1 м от уреза воды, площадь исследования в пределах выбранных участков была поделена на три равные части: прибрежная зона, принадлежащая суше, зона уреза воды и зона мелководья, принадлежащая водному объекту (рис. 1). Зона уреза рассматривалась в пределах 30 см выше и 30 см ниже уровня воды. Морфологические типы зоны уреза выделялись согласно классификации А. А. Пржиборо (2001). Пробы брались в тройной повторности методами выплескивания и взмучивания с применением ограничительной рамы 25×25 см и эксгаустера. Жуки собирались в пробирки типа Эппендорф с 70%-ным раствором спирта в воде в качестве фиксатора. Для некоторых видов собраны личинки, ассоциированные с имаго. Камеральная обработка проводилась при помощи МБС-9 и микроскопа XSP-101 с использованием сравнительного материала из разных регионов России. Детерминация велась по отечественным и иностранным определителям (Кирейчук, 2001; Литовкин и др., 2013; Aguilera et al., 1998).

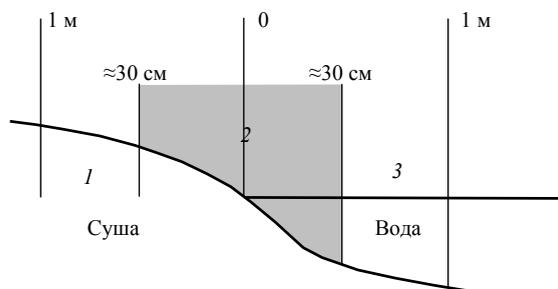


Рис. 1. Зоны водно-наземных биотопов: 1 – прибрежная зона, 2 – зона уреза воды, 3 – зона мелководья

Всего изучено 20 водных объектов, расположенных в 13 различных районах саратовского Право- и Левобережья; собрано около 330 экз. имаго гетероцерид. В

СОСТАВ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ HETEROCERIDAE (COLEOPTERA)

дополнение к перечисленным методам в прибрежной зоне отдельных обследованных водоёмов выполнены сборы имаго с использованием привлечения на свет. Весь материал сохранен в коллекции автора.

Основная информация об изученных водоёмах и участках их прибрежной зоны приведена в табл. 1, 2. Исследованные водоёмы в большинстве своем пресноводные, за исключением солоноватоводных рек Еруслан, Бизюк и луж на солонцовых почвах в районе с. Сторожевка.

Таблица 1

Перечень и характеристика станций отбора проб

№	Топоним	Водный объект	Координаты	Ландшафтные районы	Даты сбора
1	2	3	4	5	6
1	Аткарский р-н, о.п. Красавка	р. Медведица	51.8826N, 45.0563E	Долина р. Медведица	10.06.2012
2	Воскресенский р-н, с. Синодское	р. Терешка	51.9684N, 46.6623E	Долина р. Терешка	15.07.2012
3	Воскресенский р-н, с. Чардым	р. Волга	51.7701N, 46.3037E	Долина р. Волга	9.07.2011
4	Красноармейский р-н, с. Меловое	р. Волга	50.7724N, 45.7046E	Долина р. Волга	27.06.2009
5	Лысогорский р-н, с. Симоньковка	р. Медведица	51.3433N, 44.7942E	Долина р. Медведица	26.06.2012; 8.07.2012
6	Лысогорский р-н, с. Симоньковка	оз. Садок	51.3447N, 44.7971E	Долина р. Медведица	18.06.2013
7	Новобурасский р-н, с. Радищево	р. Чардым	51.8961N, 46.1783E	Долина р. Чардым	23.07.2013
8	Новобурасский р-н, с. Тепловка	Пруд	52.0627N, 46.1466E	Нижне-Терешкинский	1.07.2012
9	Ртищевский р-н, с. Ключи	Пруд	52.2322N, 43.4555E	Изнаир-Аркадакский	10.06.2006; 19.07.2007; 28.06.2008; 23.08.2008
10	Саратов	Лужа	51.5607N, 45.9723E	Чардымо-Курдюмский	26.06.2010
11	Саратовский р-н, с. Тарханы	р. Чардым	51.8429N, 46.2049E	Долина р. Чардым	24.06.2012
12	Саратовский р-н, с. Буркин Буерак	Пруд	51.4131N, 45.7553E	Приволжская подуступная интразональная местность	20, 23 и 27.06.2010
13	Татищевский р-н, с. Карякино	р. М. Идолга	51.6941N, 45.2824E	Долина р. М. Идолга	15.07.2010
14	Татищевский р-н, с. Сторожевка	Лужи на солонце	51.6534N, 45.8039E	Чардымо-Курдюмский	27.06.2013
15	Хвалынский р-н, с. Поповка	Лужа	52.6028N, 47.8093E	Приволжский останцовый	18.05.2013
16	Хвалынский р-н, Хвалынский НП	Пруд «Стекляшка»	52.4903N, 48.0554E	Приволжский останцовый	7.07.2011; 27.06.2013; 9.07.2013
17	Александрово-Гайский р-н, с. Ветелки	Приток р. М. Узень	49.9625N, 48.2537E	Межузенский	3.05.2012; 5.05.2013
18	Краснокутский р-н, с. Дьяковка	р. Еруслан	50.7176N, 46.7733E	Долина р. Еруслан	22.06.2008; 6.05.2010; 16.06.2012

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6
19	Ровенский р-н, с. Луговское	р. Бизюк	50.7039N, 46.4853E	Долина р. Бизюк	5.05.2010
20	Энгельский р-н, пос. Лесной	Озеро-старица	51.4904N, 46.0626E	Долина р. Волга	8.08.2007; 28.04.2013

Примечание. Названия ландшафтных районов и местностей приняты по: Лазарева и др., 1996.

Для каждого водного объекта приводятся основные характеристики прибрежной зоны (см. табл. 2): морфологический тип зоны уреза, тип грунта, наличие развитой дернины растений и показатели прибрежной растительности. Проективное покрытие растительности в прибрежной зоне, выраженное в процентах, определялось визуально. Доминирующие формы растительности не определялись, так как видовая принадлежность высших растений не является определяющим фактором для заселения прибрежной зоны гетероцидами.

Таблица 2

Условия прибрежной зоны изученных водных объектов

№	Водный объект	Тип зоны уреза	Грунт в зоне уреза	Наличие дернины растений	Проективное покрытие, %; высота растительности, см
1	Среднее течение р. Медведица	1, 2	Глинисто-песчаный	+	60–80, 15–30
2	Среднее течение р. Терешка	2	Песчано-глинистый	–	20–40, 5–15
3	Правый берег р. Волга	2	Песчаный	–	Растительность отсутствует
4	Правый берег р. Волга	2	Галечно-гравийный	–	То же
5	Среднее течение р. Медведица	2	Песчаный	–	0–10, 30–50
6	оз. Садок	2	Илисто-глинистый	+	80–90, 20–50
7	Правый берег р. Чардым	2	Глинисто-песчаный	+	20–50, 10–20
8	Северный берег пруда	1	Илисто-глинистый	+	80–90, 30–60
9	Западный берег пруда	1, 2	Глинисто-песчаный	+	40–70, 10–30
10	Лука	2	Глинистый	+	60–80, 10–20
11	Правый берег р. Чардым	2	Глинисто-песчаный	+	0–10, 10–30
12	Западный берег пруда	1, 2	То же	+	50–90, 10–40
13	Левый берег р. М. Идолга	1	«	+	60–80, 20–30
14	Лука на солонце	2	Песчано-глинистый	+	60–80, 10–30
15	Лука в пойме	2	Глинистый	–	Растительность отсутствует
16	Южный берег пруда «Стекляшка»	2	Илисто-глинистый	–	10–15, 5–20
17	Правый берег притока р. М. Узень	2	Глинисто-илистый	+	70–90, 10–30
18	Левый берег р. Еруслан	1, 2	Глинисто-песчаный	+	80–90, 10–20
19	Левый берег р. Бизюк	2	То же	+	70–90, 10–40
20	Озеро-старица	2	Глинисто-илистый	–	30–50, 10–30

При оценке численного обилия синтопно обитающих видов гетероцидов была использована шкала Ренконена (Renkonen, 1938), с изменениями, где виды, присутствие которых в сборах составило более 5%, были отнесены к доминантным, 2–5% – субдоминантным, менее 2% – редким видам. Для первой и второй групп рас-

СОСТАВ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ HETEROCERIDAE (COLEOPTERA)

считывался индекс доминирования Бергера – Паркера (d). Построение графиков и расчеты осуществлялись при помощи программ Microsoft Office Excel 2003. Для построения дендрограммы применялась программа «Кластерный анализ» версия 4.4.2.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в зоне уреза 20 изученных водных объектов достоверно отмечено 7 из 9 видов Heteroceridae, за исключением *Augyles* (s. str.) *intermedius* (Kiesenwetter, 1843) (зимовавшая вдали от водоёма особь) и *H. fossor* (единственная находка 1914 г. из Саратова). Встречаемость видов гетероцерид в зоне уреза изученных водных объектов представлена в табл. 3.

Таблица 3
Встречаемость видов гетероцерид в зоне уреза изученных водных объектов, %

Водные объекты	Встречаемость видов							Σ, %
	<i>A. hispidulus</i>	<i>H. fenestratus</i>	<i>H. flexuosus</i>	<i>H. fuscus</i>	<i>H. marginatus</i>	<i>H. obsoletus</i>	<i>H. parallelus</i>	
1	–	3.43	–	–	2.15	–	–	5.58
2	1.29	–	–	–	7.73	–	–	9.02
3	–	3.00	–	–	–	–	–	3.00
4	–	0.43	–	–	–	–	–	0.43
5	5.58	0.86	–	0.86	2.15	–	–	9.45
6	–	0.43	–	0.43	–	–	–	0.43
7	–	0.43	–	–	0.43	–	–	0.86
8	–	1.71	–	–	–	–	–	1.71
9	–	3.00	–	2.15	0.86	–	–	6.01
10	–	4.72	–	0.86	–	–	–	5.58
11	–	0.86	–	–	–	–	–	0.86
12	–	4.72	–	–	–	–	–	4.72
13	–	0.43	–	–	–	–	–	0.43
14	–	–	0.43	–	–	–	–	0.43
15	–	2.15	–	–	–	1.29	–	3.44
16	–	8.58	–	0.86	–	1.71	–	11.15
17	–	0.86	–	–	–	1.29	–	2.15
18	–	4.29	–	–	–	3.43	3.43	11.15
19	–	9.44	–	–	–	6.00	6.87	22.31
20	–	0.43	–	0.43	–	0.43	–	1.29

Примечание. Нумерацию водных объектов см. табл. 1, 2.

Практически во всех исследованных водных объектах в прибрежной зоне по численности преобладает ($d = 0.38 - 0.85$) широкоареальный эвритопный вид *Heterocerus fenestratus* (Thunberg, 1784), заселяющий разные субстраты. На песчаных берегах его замещают *Heterocerus marginatus* (Fabricius, 1787) ($d = 0.86$) и *Augyles* (s. str.) *hispidulus* (Kiesenwetter, 1843) ($d = 0.59$). Наибольшее число синтопно обитающих видов (4 вида) отмечено на незаросшем берегу р. Медведица с песчаным типом грунта. По 3 вида зарегистрировано на глинисто-песчаных грунтах в прибрежной зоне трех водных объектов.

Для оценки избирательности вида при выборе им местообитаний мы использовали показатель степени биотопической приуроченности (Песенко, 1982), этот показатель учитывает долю вида в структуре сообществ и не требует равного объема исследований в разных местообитаниях (табл. 4). Виды, известные для Саратовской области по единичным находкам, нами исключены.

Таблица 4
Степени биотопической приуроченности видов гетероцерид (F_{ij})

Водные объекты	Степень биотопической приуроченности					
	<i>A. hispidulus</i>	<i>H. fenestratus</i>	<i>H. fusculus</i>	<i>H. marginatus</i>	<i>H. obsoletus</i>	<i>H. parallelus</i>
1	–	0,12	–	0,48	–	–
2	0,34	–	–	0,85	–	–
3	–	0,36	–	–	–	–
4	–	0,35	–	–	–	–
5	0,94	-0,71	0,25	0,23	–	–
6	–	-0,84	-0,14	–	–	–
7	–	0,01	–	0,55	–	–
8	–	-0,48	–	–	–	–
9	–	0,01	0,81	-0,03	–	–
10	–	0,29	0,50	–	–	–
11	–	-0,71	–	–	–	–
12	–	0,06	–	–	–	–
13	–	0,12	–	–	–	–
14	–	–	–	–	–	–
15	–	0,13	–	–	0,53	–
16	–	0,26	0,16	–	0,11	–
17	–	-0,38	–	–	0,74	–
18	–	-0,13	–	–	0,51	0,55
19	–	0,01	–	–	0,05	0,76
20	–	-0,19	0,72	–	0,46	–

Примечание. Нумерацию водных объектов см. табл. 1, 2.

На основе полученных данных к псаммофильному комплексу видов мы отнесли *A. hispidulus* и *H. marginatus*, которые предпочитают песчаные, песчано-глинистые берега и имеют на них высокую степень стенофитности. Наиболее пластичным к условиям заселяемых биотопов оказался вид *H. fenestratus*. К эвригалинным видам нами отнесены *H. flexuosus*, *H. parallelus* Gebler, 1830 и *H. obsoletus* Curtis, 1828, при этом только *H. flexuosus* отмечен на засоленной почве.

Для выяснения сходства обследованных биотопов по количественной представленности гетероцерид применялся коэффициент Чекановского – Сьеренсена (рис. 2).

По-видимому, для гетероцерид при выборе местообитания определяющее значение имеют следующие факторы: 1) гидрологический режим водного объекта, который действует посредством изменений уровня воды; 2) характер грунта; 3) наличие кормовой базы и 4) тип зоны уреза. На участках берега с перевыпасом и наибольшей вытоптанностью Heteroceridae нами не обнаружены. В условиях галечно-гравийного грунта находки гетероцерид единичны, а строительство нор не

СОСТАВ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ HETEROCERIDAE (COLEOPTERA)

отмечено. Не заселяют гетероцериды и промываемые участки берега с чистым субстратом, в котором отсутствуют водоросли и детрит. Согласно нашим данным гетероцериды предпочитают второй морфологический тип зоны уреза воды, т.е. метровую зону берега, чаще без воздействия волн с наносами растительных остатков.

Если рассматривать представленность гетероцерид в сборах, то наибольшее число их встреч отмечено в июне – июле (рис. 3), в условиях Саратовской области имаго регистрировались нами с 20-х чисел апреля по начало сентября. Линия тренда на графике показывает предполагаемые сроки сезонной активности имаго на территории региона исследования.

Личинки гетероцерид в сборах присутствуют с конца мая по начало августа, молодые недоокрашенные имаго отмечались в первой декаде июля совместно с особями предыдущего поколения. Таким образом, можно предположить перекрывание нескольких генераций в летние месяцы. Изучение возрастной структуры популяций гетероцерид является перспективной задачей предстоящих исследований.

По данным литературы, имаго гетероцерид зимуют в колбовидных камерах в условиях прибрежной зоны (Kaufmann, Stansly, 1979). Нам удалось найти переходящих к зимовке имаго (*A. intermedius*, Татищевский район, окрестности с. Сторожёвка, надпойменная терраса р. Курдюм, 4.09.2014 г. И. А. Забалуев) в прикорневых частях растений на значительном удалении от воды в условиях степного ландшафта. Также известен случай нахождения зимующей взрослой особи под корой поваленного бука (*H. marginatus*, окрестности Сочи, Лоо, 15.02.2014 г., А. О. Беньковский, М. Я. Орлова-

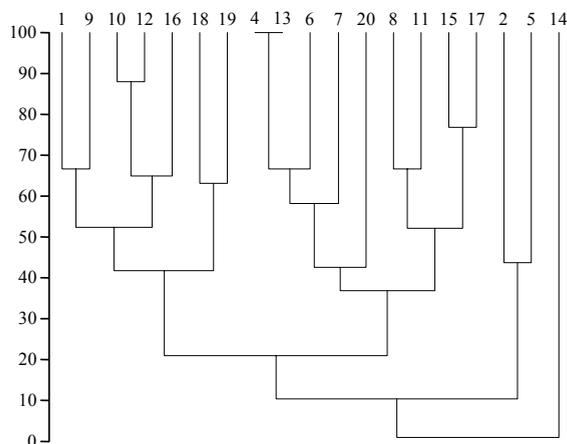


Рис. 2. Дендрограмма сходства изученных биотопов по количественной представленности гетероцерид; коэффициент Чекановского – Сьеренсена (среднее присоединение), %

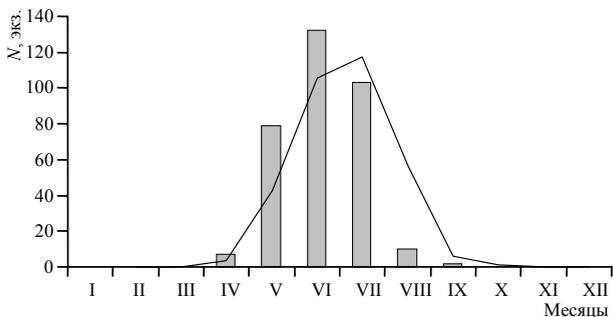


Рис. 3. Сезонная представленность имаго Heteroceridae в Саратовской области по сборам 2010 – 2014 гг.

Беньковская). Вероятно, это адаптация к спасению от весеннего паводка и низких температур. Полученные данные расширяют спектр мест зимовок гетероцерид.

К адаптивным свойствам гетероцерид к изменениям среды можно отнести и ряд других наблюдений. Отмечено, что при осушении временных водоёмов или при длительном затоплении береговой линии жуки образуют временные поселения или меняют место обитания (Kaufmann, Stansly, 1979). Имаго гетероцерид способны пережить кратковременные разливы на стеблях травянистых растений (личное сообщение В. Г. Дядичко), известны факты нахождения взрослых жуков под водой на значительном удалении от берега и в бентосе (Прокин, 2008). Все виды гетероцерид имеют крылья и способны к значительным перелетам, жуки собирались нами на искусственный свет на расстоянии в несколько километров от крупных водных объектов.

В ходе исследования были получены данные по взаимоотношению Heteroceridae с другими организмами. В частности, нами наблюдалось питание гетероцеридами озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и птиц семейств Scolopacidae, Passeridae. На собранных экземплярах отмечены экзопаразиты – личинки клещей группы Hydrachnidae и грибы отряда Laboulbeniales.

Автор выражает искреннюю признательность коллегам, помогавшим в написании статьи и предоставившим материал: И. А. Забалуеву, Н. В. Родневу, М. В. Лаврентьеву (Саратов), С. В. Литовкину (Самара), А. А. Прокину (Воронеж), Д. В. Потанину (Нижний Новгород), А. О. Беньковскому и М. Я. Орловой-Беньковской (Зеленоград), В. Г. Дядичко (Одесса), Д. А. Клёмину (Казань).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дедюхин С. В., Холмогорова Н. В. Материалы к фауне жесткокрылых надсемейства Dyroroidea (Insecta, Coleoptera) Удмуртской Республики // Вестн. Удмурт. гос. ун-та. 2006. № 10. С. 151 – 155.

Зайцев Ф. А. Заметки о некоторых представителях семейства Heteroceridae (Coleoptera) // Рус. энтомол. обозрение. 1916. Т. 15, № 4. С. 569 – 571.

Зайцев Ф. А. Материалы к фауне водяных жуков Саратовской и Самарской губерний // Работы Волжской биологической станции. Саратов. 1928. Т. 10, № 1. С. 3 – 27.

Кирейчук А. Г. Семейство Heteroceridae (Пилоусы) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большешкрылые, перепончатокрылые). СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2001. Т. 5. С. 341 – 348.

Лазарева Л. В., Пичугина Н. В., Пролеткин И. В. Ландшафты // Эколого-ресурсный атлас Саратовской области / Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов Саратовской области. Саратов, 1996. С. 15 – 16.

Литовкин С. В., Сажнев А. С., Клёмин Д. А. К познанию пилоусов (Coleoptera, Heteroceridae) Самарской, Саратовской, Ульяновской областей и Республики Татарстан // Евразийский энтомол. журн. 2013. Т. 12, № 6. С. 561 – 569.

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

Пржиборо А. А. Экология и роль бентосных двукрылых (Insecta: Diptera) в прибрежных сообществах малых озер Северо-Запада России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 2001. 25 с.

СОСТАВ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ HETEROCERIDAE (COLEOPTERA)

Прокин А. А. Водные жесткокрылые (Coleoptera) малых рек европейской части России : разнообразие, биоценотическая и индикационная роль // Экосистемы малых рек : био-разнообразие, экология, охрана. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 38 – 53.

Прокин А. А., Цуриков М. Н., Негрбов В. В., Гречаниченко Т. Э. Новые данные по фауне водных жесткокрылых (Coleoptera) Центрального Черноземья // Гидробиологические исследования водоемов Среднерусской лесостепи. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2002. С. 19 – 54.

Сажнев А. С. Семейство пилоусы (Coleoptera, Heteroceridae) – представители фауны околородных жесткокрылых Саратовской области // XIV съезд Рус. энтомол. о-ва. СПб. : Галаника, 2012. С. 385.

Сажнев А. С. Эколого-фаунистический анализ жесткокрылых семейства Heteroceridae (Coleoptera) Саратовской области // Исследования молодых ученых в биологии и экологии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2013 а. Вып. 11. С. 95 – 97.

Сажнев А. С. К фауне жуков-пилоусов (Coleoptera : Heteroceridae) Среднего и Нижнего Поволжья // Гидробиология в России и сопредельных странах : материалы V Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. Ярославль : Изд-во «Филигрань», 2013 б. С. 161 – 165.

Сажнев А. С. Жуки-пилоусы (Coleoptera: Heteroceridae), как представители энтомофауны маргинальных экотонов Саратовской области // Ломоносов-2013 : XX междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. М. : МАКС Пресс, 2013 в. С. 125 – 126.

Сажнев А. С. Фаунистический состав и экологическая структура колеоптерокомплексов (Insecta, Coleoptera) экотонов «вода-суша» на территории Саратовской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2014. 19 с.

Сажнев А. С. Каталог семейства Heteroceridae России // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2015. URL: http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/heter_ru.htm (дата обращения: 14.01.2015).

Сахаров Н. Л. Жуки окрестностей Мариинского земледельческого училища и других мест Саратовской губернии // Тр. Саратов. о-ва естествоиспытателей любителей природы. Саратов, 1905. Т. 4, № 2. 86 с.

Силантьев А. А. Фауна Падов имения В. Л. Нарышкина Балашовского уезда Саратовской Губернии // Естественноисторический очерк имения Пады. СПб. : Типография Е. Евдокимова, 1894. С. 225 – 437.

Якобсон Г. Г. 50 семейство Heteroceridae. Пилоусы // Жуки России и Западной Европы. Руководство к определению жуков. СПб. : А. Ф. Девриен, 1913. Вып.10. С. 867 – 869.

Aguilera P., Mascagni A., Ribera I. The family Heteroceridae MacLeay, 1825 (Coleoptera, Dryopoidea) in the Iberian peninsula and the Balearic Islands // Miscellanea Zoologica. 1998. Vol. 21, № 1. P. 75 – 100.

Kaufmann T., Stansly P. A. Bionomics of *Neoheterocerus pallidus* Say (Coleoptera : Heteroceridae) in Oklahoma // J. Kansas Entomol. Soc. 1979. № 52. P. 565 – 577.

Renkonen O. Statisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1938. № 6. S. 1 – 226.

УДК 581.9(470.40/43)

**ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО
ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНОВ
И СХЕМА ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ
СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

С. А. Сенатор

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

Поступила в редакцию 19.01.15 г.

Флористическое богатство физико-географических районов и схема флористического районирования Среднего Поволжья. – Сенатор С. А. – Впервые на основе имеющегося материала и анализа распространения растений по физико-географическим районам Среднего Поволжья и выявления их флористической общности приводится схема флористического районирования региона. Дано краткое описание флористических районов и указаны виды сосудистых растений, определяющие их специфику.

Ключевые слова: сосудистые растения, флористическое районирование, Среднее Поволжье.

Floristic richness of physical-geographical areas and a floristic subdivision scheme of the Middle-Volga region. – Senator S. A. – A scheme of floristic division of the Middle-Volga region has been compiled for the first time on the basis of available material and our analysis of the distribution of plants over the physical-geographical regions of the Middle Volga and identification of their floristic similarity. A brief description of each floristic region is given. The species of vascular plants determining the specificity of these regions are listed.

Key words: vascular plants, floristic subdivision, Middle-Volga region.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-94-105

ВВЕДЕНИЕ

Среднее Поволжье (в границах Самарской и Ульяновской областей) является одним из хорошо изученных во флористическом отношении регионов (Саксонов, Сенатор, 2012; Раков и др., 2014). Флористическое богатство исследуемой территории составляет не менее 1990 видов, относящихся к 695 родам и 138 семействам, в том числе 490 чужеродных видов (Сенатор, 2014). Вместе с тем отсутствует единая основа для организации ботанико-географической и экологической информации. Существующее флористическое районирование для Ульяновской области (Пчёлкин и др., 2002) выполнено не детально и фактически повторяет сетку геоморфологических районов, разработанную А. П. Дедковым (1978), а для Самарской области оно вовсе отсутствует, и флористы пользуются схемой физико-географических районов Среднего Поволжья (Физико-географическое..., 1964).

В настоящей работе приведены результаты оценки флористического богатства физико-географических районов Среднего Поволжья и представлена рабочая схема флористического районирования региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С целью выделения флористических районов Среднего Поволжья были обобщены и проанализированы материалы полевых исследований, выполненных сотрудниками лаборатории проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН в 2007 – 2014 гг. Были изучены также образцы сосудистых растений, собранные в регионе и хранящиеся в гербариях Ботанического института РАН им. В. Л. Комарова (LE), Московского государственного университета (MW) и Института экологии Волжского бассейна РАН (PVB).

Для выявления общности флор для каждого из физико-географических районов были составлены флористические списки и сопоставлены между собой с использованием коэффициента Жаккара. При расчете коэффициента общности из анализа были исключены чужеродные, а также апомиктические виды (роды *Alchemilla*, *Pilosella*, *Taraxacum*).

При выделении флористических районов использовались имеющиеся списки видов, служащие материалом для сравнительного анализа и позволяющие выявить виды, определяющие специфику каждого флористического района и подчеркивающие его экологические условия и ботанико-географические особенности флоры. Кроме того, предложенная схема районирования опирается на специфику ландшафтных условий (особенности литологии, рельефа, характер растительности и типы почв) территории. Были проанализированы также существующие схемы природных районирований (физико-географического (в том числе ландшафтного), ботанико-географического (геоботанического) и флористического), охватывающие территорию Среднего Поволжья (Сенатор, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты позволяют судить о флористическом богатстве физико-географических районов Среднего Поволжья в схеме, разработанной А. П. Ступиным (Физико-географическое..., 1964) (таблица).

Флористическое богатство физико-географических районов Среднего Поволжья

Физико-географический район	Количество видов	
	общее	аборигенных
1	2	3
Лесостепное Предволжье		
Жигулевский возвышенно-равнинный район с двухъярусным рельефом	1007	827
Свияго-Усинский возвышенно-равнинный район с двухъярусным плато	926	750
Средне-Свияжский возвышенно-равнинный остепненный район	708	479
Курсунско-Сениглеевский возвышенно-водораздельный район с двухъярусным рельефом	847	674
Инзенский возвышенно-равнинный облесенный район верхнего плато	729	635

Окончание таблицы

1	2	3
Южно-Сызранский равнинный остепненный район нижнего плато	591	520
Сызранско-Терешкинский возвышенно-равнинный район с двухъярусным рельефом	374	334
Присурский возвышенно-равнинный остепненный район с эрозионным ландшафтом	242	219
Засурский полесский район смешанных лесов	282	256
Лесостепное Высокое Заволжье		
Сокский возвышенно-равнинный лесостепной район с грядово-увалистым рельефом	1098	938
Самаро-Кинельский возвышенно-равнинный район с развитием придолинных лесов	681	588
Бугульминский возвышенно-расчлененный лесостепной район двухъярусного рельефа	293	262
Лесостепное Низкое Заволжье		
Мелекесско-Ставропольский низменно-равнинный район со-сновных лесов на бугристых песках	1160	904
Ахтай-Майнский террасово-аллювиальный низменно-равнинный район	475	416
Черемшанский облесенный равнинный район смешанных лесов	354	324
Кондурчинский остепненно-равнинный район	285	221
Западно-Закамский типично лесостепной район	217	189
Степное Низкое и Сыртовое Заволжье		
Чагринский низменно-равнинный район с придолинными ле-сами байрачного типа	636	539
Иргизский низменно-равнинный степной район южного типа	632	541
Сыртовой равнинный степной район с сыртовыми поверхно-стями рельефа	594	471

Применение коэффициента Жаккара для выявления общности флор было освоено на следующих представлениях: «Ясно, что любая попытка объективного сравнения списков видов из разных сообществ (как бы полезен ни был этот метод при сравнении флор разных регионов) основывается на таком количестве недоказанных предположений, что едва ли стоит предпринимать её. Это тем более справедливо, что необходимо принимать во внимание неточность флористических списков как критериев при характеристике сообществ» (Грейг-Смит, 1967) и «Проблема качественной оценки или количественного определения сходства между объектами чрезвычайно важна в любой науке» (Василевич, 1969; цит. по: Розенберг, 2012).

На дендрограмме сходства флор (рис. 1) в кластере лесных районов четко различается группа левобережных и правобережных районов: Ахтай-Майнский, Черемшанский и Западно-Закамский представляют первую группу, Присурский и Засурский – вторую. В единый кластер объединены правобережные лесостепные районы, находящиеся в условиях близкого залегания и выхода на дневную по-

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНОВ

верхность карбонатных пород, – Средне-Свияжский, Корсунско-Сенгилеевский, Свияго-Усинский, Инзенский и Южно-Сызранский. Они составляют общность с другой выборкой, в которую вошли Жигулевский (в Правобережье), Сокский и Мелекесско-Ставропольский (в Заволжье) районы. Это наиболее изученная во флористическом отношении группа районов с наиболее высоким уровнем видового разнообразия в регионе. Близость флоры Жигулей (Предволжье) и Сокольных гор (Заволжье), схожих в тектоническом, геологическом и геоморфологическом отношениях (Обединтова, 1953), отмечалась ранее (Плаксина, Матвеев, 1982). Четко выделяется группа степных районов – Самаро-Кинельского, Чагринского, Сыртового и Иргизского.

В то же время неполнота флористической выборки не позволяет уточнить положение Кон-

дурчинского, Бугульминского и Сызранско-Терешкинского районов. Также сомнительно положение Мелекесско-Ставропольского района в одной группе с Сокским и Жигулевским районами.

Результаты собственных исследований флоры и анализ ее специфики в различных частях Среднего Поволжья позволили составить рабочую схему флористических районов (рис. 2), прежде всего, для удобства упорядочивания флористической и ботанико-географической информации. Применение таких традиционно используемых критериев флористического районирования, как наличие дифференциальных видов, анализ географических элементов и сгущение границ ареалов видов (Юрцев и др., 1978; Шмидт, 1984 и др.), на данном этапе невозможно по причине недостаточной флористической изученности ряда районов.

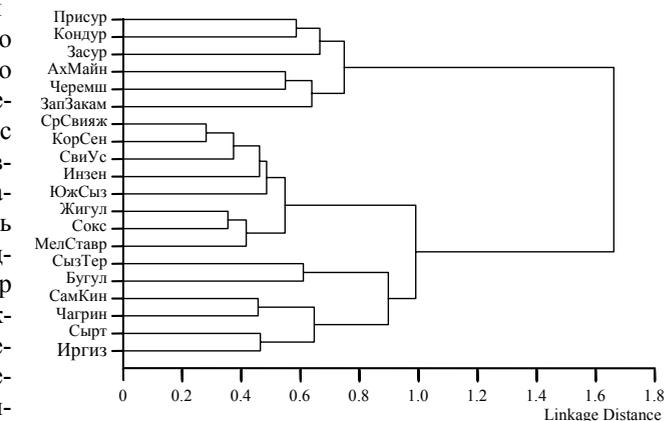


Рис. 1. Дендрограмма сходства флор физико-географических районов Среднего Поволжья: Присур – Присурский, Засур – Засурский, СрСвияж – Средне-Свияжский, КорСен – Корсунско-Сенгилеевский, Инзен – Инзенский, СвиУс – Свияго-Усинский, СызТер – Сызранско-Терешкинский, ЮжСыз – Южно-Сызранский, Жигул – Жигулевский, АхМайн – Ахтай-Майнский, ЗапЗакам – Западно-Закамский, Черемш – Черемшанский, Кондур – Кондурчинский, МелСтавр – Мелекесско-Ставропольский, Бугул – Бугульминский, Сокс – Сокский, СамКин – Самаро-Кинельский, Чагрин – Чагринский, Сырт – Сыртовский, Иргиз – Иргизский

Районы Лесостепного Предволжья

Засурский район (см. рис. 2, район 1) расположен к северу от нижнего течения р. Барыш и Бол. Якла в крайней северной части региона и заходит на территорию Среднего Поволжья лишь частично. Отличительной чертой района является про-

израстание *Picea × fennica* (Regel) Kom. на южной границе ареала. Лесная растительность представлена сосновыми и смешанными хвойно-широколиственными лесами. В поймах рек встречаются вязовые и ольховые леса, высокотравные луга. Есть низинные торфяные болота.

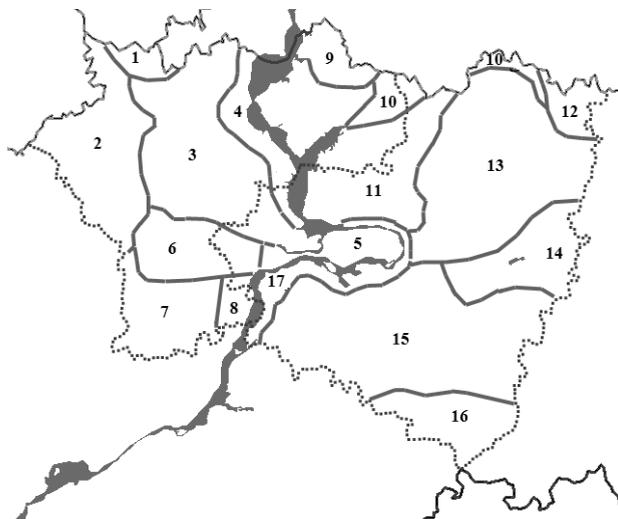


Рис. 2. Флористические районы Среднего Поволжья: районы **Лесостепного Предволжья**: 1 – Засурский, 2 – Барышско-Инзенский, 3 – Свяigio-Усинский, 4 – Северо-Приволжский, 5 – Жигулевский, 6 – Сызранский, 7 – Засызранский, 8 – Южно-Приволжский; районы **Лесостепного Низкого Заволжья**: 9 – Ахтай-Майнский, 10 – Черемшанский, 11 – Мелекесский; районы **Лесостепного Высокого Заволжья**: 12 – Бугульминско-Белебеевский, 13 – Сокский; районы **Степного Заволжья**: 14 – Самаро-Кинельский; 15 – Сыртовой, 16 – Иргизский; район **Побережье волжских водохранилищ**: 17 – Волжский

денных боров располагаются участки песчаных луговых степей. В местах близкого залегания карбонатных пород – каменистые луговые степи. Сохранились массивы верховых и низовых болот. В поймах рек изредка встречаются участки засоленных лугов.

Характерно наличие реликтовых элементов *Helianthemum canum* (L.) Hornem. и *H. nummularium* Mill., находящихся на восточной границе ареала *Fraxinus excelsior* L., на северо-западной – *Hedysarum gmelinii* Ledeb. и таких редких видов, как *Globularia punctata* Lapeyr., *Aster amellus* L., *Artemisia latifolia* Ledeb., *Schedonorus giganteus* (L.) Soreng et Terrell., *Succisa pratensis* Moenh., *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avrorin, *Vaccinium myrtillus* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench и *Rhynchospora alba* Vahl.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 630 видов.

Характерно наличие реликтовых элементов *Circaea alpina* L., *Gymnocarpium dryopteris* Newman, произрастающей на исследуемой территории только в этом районе *Picea × fennica* (Regel) Kom., а также таких редких видов, как *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avrorin, *Vaccinium myrtillus* L., *Ledum palustre* L. и *Lycopodium annotinum* L.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 400 видов.

Барышско-Инзенский район (см. рис. 2, район 2) расположен к западу от р. Барыш. Западная граница района лежит за пределами Среднего Поволжья.

Широко распространены сосново-широколиственные, широколиственные леса (дубравы, липняки, изредка – ясенники) и сосновые леса. На месте све-

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНОВ

Свяго-Усинский район (см. рис. 2, район 3) занимает центральную правобережную часть исследуемого региона. Растительность характеризуется лесостепными сочетаниями широколиственных лесов, остепненных разнотравных лугов и луговых степей. Отличительной чертой является значительная облесенность территории. Лесная растительность представлена дубовыми (изредка с ясенем) и сосновыми лесами, по оврагам распространены липовые и кленовые леса. На месте сведенных лесов встречаются осинники и березняки. По влажным местам – ивняки и заболоченные луга. Склоны заняты песчаными, каменистыми степями и остепненными лугами.

Характерно произрастание реликтового элемента *Helianthemum nummularium* Mill., находящегося на восточной границе ареала *Bupleurum falcatum* L., на северо-западной – *Hedysarum gmelinii* Ledeb. и *H. razoumowianum* Helm. et Fisch. ex DC., а также таких редких видов, как *Polygala cretacea* Kotov, *Prunella grandiflora* (L.) Jacq., *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. f. и *Lathraea squamaria* L.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 650 видов.

Северо-Приволжский район (см. рис. 2, район 4) представляет собой высокий известняковый уступ Приволжской возвышенности, круто обрывающийся к берегам Куйбышевского водохранилища. Уступ имеет сильное эрозионное расчленение и разбит на ряд орографических участков, имеющих собственное наименование – Щучьи горы, Сенгилеевские горы, Новодевичьи горы.

Территория района значительно облесена. Лесная растительность представлена широколиственными лесами с преобладанием дуба, липы, клена, реже – ясеня, в меньшей степени – сосново-широколиственными лесами. Днища лесных оврагов занимают вязовые и осиновые леса, а также кустарниковые заросли. Особенностью района является наличие многочисленных карбонатных обнажений, в ряде мест представленных меловыми и мергелистыми породами.

Только в этом районе отмечено произрастание реликтового элемента *Anthemis trotzkiana* Claus. Характерны также реликты *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub и *A. × korzhinskyi* Saksonov et Rakov. На западной границе ареала находится *Tanacetum kittaryanum* (C. A. Mey.) Tzvelev. Встречаются редкие виды – *Astragalus zingeri* Korzhinsky и *Ranunculus schennikovii* Ovcz. ex Tzvelev.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 450 видов.

Жигулевский район (рис. 2, район 5) занимает участок правобережья, ограниченный с севера, востока и юга излучиной Волги. Западной границей района является линия Жигулевской дислокации. Это наиболее пестрый по контрасту и по многообразию условий район с высоким уровнем видового богатства и большим числом эндемичных видов. Площадь, занимаемая лесной растительностью, составляет более 50%. Здесь встречаются уникальные для региона растительные сообщества: каменистые степи с участием *Dianthus acicularis*, *Elytrigia pruinifera* и *Juniperus sabina*, нагорные остепненные сосняки с *Arctostaphylos uva-ursi*, нагорные корявые дубравы на границе каменистых степей и нагорных остепненных сосняков, сообщества скальных обнажений с *Parietaria micrantha*, *Asplenium trichomanes*, *Botrychium lunaria*, *Gymnocarpium robertianum*, остепненные березняки

по днищам широких древних долин, старовозрастные липняки в тальвегах древних долин с *Cinna latifolia*, *Circaea*, *Diplazium sibiricum*, *Polystichum braunii*.

Только здесь отмечено произрастание таких реликтовых элементов, как *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Elytrigia pruinifera* Nevski, *Helianthemum zheguliense* Juz. ex Tzvelev, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Asplenium trichomanes* L. Характерными для района видами являются реликтовые элементы *Anemonoides altaica* (С.А. Мей.) Holub, *Aster alpinus* L., *Helianthemum nummularium* Mill., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Sa. Kurata in Nameg., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman, *Alyssum lenense* Adams, *Asplenium ruta-muraria* L. и *Anemonoides* × *korzhinskyi* Saksonov et Rakov.

Также только в этом районе отмечены *Dactylis polygama* Horv. и целый ряд узколокальных эндемиков Жигулевской возвышенности – *Cerastium zheguliensis* Saksonov, *Euphorbia zheguliensis* Prokh., *Gypsophila juzepczukii* Ikonn. и *G. zheguliensis* A. Krasnova, *Thymus zheguliensis* Klokov et Des.-Shost.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 880 видов.

Сызранский район (см. рис. 2, район 6) охватывает бассейн р. Сызранка.

Отличительной чертой района является широкое распространение палеогеновых песчаников и древнеаллювиальных отложений. Здесь расположены крупные лесные массивы – Рачейский, Муранский, Раменский, Сердовинский, а также уникальные болотные комплексы.

Лесная растительность представлена сосновыми и сосново-широколиственными лесами. Широкое распространение получили песчаные степи. По долинам рек встречаются различные варианты суходольных и остепненных лугов.

Только здесь произрастают реликтовый элемент *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. и эндемик центра Приволжской возвышенности *Linaria volgensis* Rakov et Tzvelev. Характерным для района является произрастание эндемика Верхнего и севера Среднего Поволжья *Dianthus volgicus* Juz. и таких редких видов, как *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avrorin, *Salix lapponum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh. и *Pulsatilla pratensis* Mill. Аборигенная флора района насчитывает не менее 410 видов.

Засызранский район (см. рис. 2, район 7) располагается к югу от р. Сызранка. Распространены широколиственно-сосновые леса и дубравы в сочетании с луговыми и разнотравно-злаковыми степями и небольшими участками, занятыми галофитной растительностью.

Характерным для района является наличие эндемика Верхнего и севера Среднего Поволжья *Dianthus volgicus* Juz., эндемика Среднего Предволжья *Thymus dubjanskyi* Klokov et Des.-Shost., находящегося на восточной границе ареала *Paeonia tenuifolia* L. и близ северной границы ареала – *Ajuga chia* Schreb., а также таких редких видов, как *Globularia punctata* Lapeyr., *Artemisia sericea* Weber ex Stechm. и *Inula oculus-christi* L.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 340 видов.

Южно-Приволжский район (см. рис. 2, район 8) представляет собой высокий известняковый уступ Приволжской возвышенности, расположенный вдоль берега Саратовского водохранилища. На территории района распространены дубравы и

липняки, а также сосново-широколиственные леса. Значительную часть территории занимают луговые и каменистые степи.

Характерны для района реликтовые элементы *Helianthemum nummularium* Mill., *H. cretaceum* (Rupr.) Juz., эндемик Среднего Поволжья *Tanacetum sclerophyllum* (Krasch.) Tzvelev, находящиеся на северо-западной границе ареала *Atraphaxis replicata* Lam. и *Onosma polychroma* Klokov, на восточной границе – *Paeonia tenuifolia* L., на западной границе – *Tanacetum kittaryanum* (С. А. Mey.) Tzvelev и такие редкие виды, как *Globularia punctata* Lapeug., *Astragalus zingeri* Korzhinsky и *Euphorbia glareosa* Pall. ex M. Bieb.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 440 видов.

Районы Лесостепного Низкого Заволжья

Ахтай-Майнский район (см. рис. 2, район 9) располагается в северной части Левобережья. Южной границей района следует считать Старомайнский лесной массив. Лесная растительность представлена сосново-липово-кленовыми лесами. Особенностью района является наличие видов из свиты еловых лесов – *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Juniperus communis* L., *Linnaea borealis* L. и др. В районе встречаются остепненные луга.

Характерно произрастание реликтовых элементов *Juniperus communis* L., *Linnaea borealis* L., а также таких редких видов, как *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avrorin, *Salix lapponum* L., *Vaccinium myrtillus* L. и *Daphne mezereum* L.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 330 видов.

Черемшанский район (см. рис. 2, район 10) располагается в бассейне рек Большой Черемшан и Шешма в крайней северной части Среднего Поволжья. Лесистость территории высокая, широко распространены заболоченные участки по долине р. Большой Черемшан. Встречаются кленово-липово-дубовые леса, липняки и кленовики, по долинам рек – дубово-вязовые леса и ольшаники. На месте сведенных лесов – осинники и березняки, а также остепненные луга.

Характерно произрастание находящейся на южной границе ареала *Pyrola media* Sw., а также таких редких видов, как *Salix lapponum* L., *Calla palustris* L., *Betula humilis* Schrank, *Triglochin maritimum* L.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 350 видов.

Мелекесский район (см. рис. 2, район 11) располагается на левобережной террасированной низменной равнине к северу от Самарской Луки, местами круто обрывающейся к Куйбышевскому водохранилищу, местами отделенный от Волги Волжским флористическим районом. Имеются отдельные массивы сосновых и сосново-широколиственных (с участием дуба и липы) лесов на песчаном субстрате. Изредка встречаются небольшие фрагменты дубовых лесов. Луговые степи приурочены к склоновым участкам.

Характерным для района является произрастание здесь эндемика Верхнего и севера Среднего Поволжья *Dianthus volgicus* Juz. и таких редких видов, как *Carex*

bohémica Schreb., *C. ericetorum* Pollich, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng и *Ranunculus schennikovii* Ovcz. et Tzvelev.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 540 видов.

Районы Лесостепного Высокого Заволжья

Бугульминско-Белебеевский район (см. рис. 2, район 12) расположен в северо-восточной части региона и охватывает верховья рек Шешма, Камышла, Байтуган.

Растительность представлена каменистыми степями в сочетании с остепненными лугами и широколиственными лесами. Леса представлены остепненными дубравами и березово-дубовыми насаждениями, гораздо меньше участие липово-дубовых и кленово-липово-дубовых лесов. По долинам рек – черноольшаники, изредка – сероольшаники.

Характерным для района является наличие таких редких видов, как *Globularia punctata* Lapeyr. и *Pedicularis uralensis* Vved.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 490 видов.

Сокский район (см. рис. 2, район 13) занимает центральную часть Левобережья к северу от р. Большой Кинель.

Распространены крупные массивы широколиственных лесов с господством дуба и липы и значительной степенью участия лесостепных и степных видов. К степным балкам приурочены байрачные леса, представленные дубняками с участием клёна татарского, липы и вяза гладкого. В поймах рек, оврагах, надпойменных террасах, вблизи выхода ключей и других местах с избыточным увлажнением встречаются ольшаники, осокорники, ивняки. Травянистая растительность представлена, главным образом, разнотравно-типчаково-ковыльными степями и лугами. Есть кустарниковые сообщества. По крутым склонам отмечаются сообщества каменистых степей. Луговая растительность представлена преимущественно суходольными лугами. Небольшую площадь занимают заливные поемные луга и сообщества галофитных растений.

На исследуемой территории только здесь отмечено произрастание *Trinia hispida* Hoffm. и *T. muricata* Godet, находящихся близ северной границы своего ареала, *Allium obliquum* L. – близ западной границы, *Cladium mariscus* (L.) Pohl, представленного изолированной популяцией, а также таких видов, как *Oxytropis tatarica* Knjasev и *Schoenus ferrugineus* L. Характерным для района является произрастание здесь комплекса реликтовых элементов: *Astragalus helmii* Fisch. ex DC., *Cephalaria uralensis* Roem. et Schult., *Hedysarum razoumowianum* Helm. et Fisch. ex DC., *Oxytropis floribunda* DC. Другими характерными видами являются эндемик Среднего Поволжья и Южного Предуралья *Oxytropis hippolyti* Boriss., находящиеся близ северо-западной границы ареала *Eremogone koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn., *Pleurospermum uralense* Hoffm. и *Stipa korshinskyi* Roshev., близ юго-западной – *Cacalia hastata* L., близ западной – *Lathyrus litvinovii* Iljin и *Thymus bashkiriensis* Klovov et Des.-Shost., а также такие редкие виды, как *Koeleria sclerophylla* P. A. Smirn., *Globularia punctata* Lapeyr., *Astragalus scopiformis* Ledeb. и *Dictamnus gymnostylis* Steven.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 900 видов.

Районы Степного Заволжья

Самаро-Кинельский район (рис. 2, район 14) располагается в междуречье Самары и Большого Кинеля. Степная растительность представлена разнотравно-типчаково-ковыльными сообществами. На террасах Самары и Кутулука, Бол. Кинеля получили развитие солонцы и солончаки. Изредка встречаются пойменные и суходольные луга. Леса преимущественно сосновые. Наиболее крупными массивами являются Красносамарский лес и Бузулукский бор. К поймам приурочены осоковые и ивняковые, реже – ольховые сообщества.

Характерным для района является произрастание здесь реликтовых элементов *Cephalaria uralensis* Roem. et Schult. и *Ophioglossum vulgatum* L. Такие виды, как *Camphorosma songorica* Bunge, *Hordeum nevskianum* Bowden, *Medicago cancellata* M. Bieb. и *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski находятся близ северной и северо-западной границ своего распространения.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 590 видов.

Сыртовой район (см. рис. 2, район 15) занимает территорию между реками Самара и Бол. Ирғиз с притоком – р. Каралык. Расположен в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей. В западной части района находится крупная Майтуганская депрессия, характеризующаяся наличием разнообразных комплексов галофитной растительности, в восточной части засоленные участки встречаются в межувальных понижениях. Есть байрачные леса и лесные колки на водоразделах по отрицательным формам рельефа.

Характерными для района видами, произрастающими здесь близ северной границы ареала, являются *Chartolepis intermedia* Boiss., *Limonium caspium* (Willd.) P. Fourn., *Ornithogalum fischerianum* Krasch., *Artemisia nitrosa* Weber ex Stechm., *Palimbia salsa* (L. f.) DC. и *Saussurea salsa* Spreng., а также такие редкие виды, как *Puccinellia bilykiana* Klovov, *P. dolicholepis* V. I. Krecz., *P. gigantea* Grossheim, *P. tenuissima* Litv. ex V. I. Krecz., *Tripolium pannonicum* (Jack.) Dobroc., *Astragalus ucrainicus* Popov et Klovov, *Limonium gmelinii* Kuntze и *Lepidium crassifolium* Waldst. et Kit.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 470 видов.

Ирғизский район (см. рис. 2, район 16) расположен к югу от системы Бол. Ирғиз – Каралык в подзоне типчаково-ковыльных степей. Местами встречаются участки разнотравно-злаково-ковыльных степей. Поймы рек заняты луговой растительностью. Пойменные леса имеют ограниченное распространение и встречаются лишь в долине р. Бол. Ирғиз.

На исследуемой территории только здесь отмечено произрастание *Allium inderiense* Fisch. ex Bunge, *Limonium suffruticosum* Kuntze, *Rindera tetraspis* Pall. и *Tulipa schrenkii* Regel, находящихся близ северной границы своего распространения. Среди характерных видов много произрастающих близ северной границы своего распространения – *Ornithogalum fischerianum* Krasch., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Guldenst., *Camphorosma monspeliaca* L., *Artemisia nitrosa* Weber ex Stechm., *Dianthus leptopetalus* Willd., *Ferula caspica* M. Bieb., *Onosma polychroma* Klovov, *Petrosimonia triandra* (Pall.) Rech., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski и *Thellungiella toxophylla* (M. Bieb.) V. I. Dorof. К характерным для района видам

можно также отнести *Artemisia pauciflora* Weber ex Stechm., *Astragalus temirensis* Popov, *Astragalus ucrainicus* Popov et Klokov, *Convolvulus lineatus* L., *Elaeosticta lutea* (Hoffm.) Kljuykov, Pimenov et V. N. Tikhom. и *Eriosynaphe longifolia* DC.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 540 вида.

Побережье волжских водохранилищ

Волжский район (см. рис. 2, район 17) располагается на правом и левом побережьях Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, включая устьевые части Сока, Самары и Чапаевки, берега крупных заливов – Сусканского, Черемшанского, а также многочисленные волжские острова. Широко распространены прибрежно-водные и водные сообщества, а также различные варианты пойменных лугов, на гривах – остепненных. Древесные сообщества представлены осокореволжскими и осокоревыми лесами, на возвышенных участках – сосновыми и дубовыми лесами, есть тальниковые заросли. В некоторых местах сохранились участки волжской поймы – Рождественская пойма, Муравьиные острова, Федоровские луга, в устьях рек Чапаевка и Безенчук, на участке между Обшаровкой и Кашпиром. В зоне контакта между урезом воды и береговым уступом (бичевник) сформировались особые сообщества, флористический состав которых описан в отдельной работе (Саксонов и др., 2014).

Характерными видами являются представители флоры берегов водоёмов, сырых лугов, приречных песков и галечников – *Althaea officinalis* L., *Euphorbia uralensis* Fisch. ex Link, *Iris sibirica* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Populus alba* L., *Rubia tatarica* (L.) Avrorin, *Trachomitum sarmatiense* Woodson.

Аборигенная флора района насчитывает не менее 250 видов.

Таким образом, выделенные флористические районы имеют свои характерные флористические, экологические и фитоценотические особенности.

Предложенная схема является рабочей, дальнейшие исследования должны быть направлены на уточнение границ выделенных флористических районов и установление их ранга в системе флористического районирования европейской части России.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 14-34-50309 и 14-04-97072).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дедков А. П. Ландшафтные районы. Предволжье // Природные условия Ульяновской области. Казань : Изд-во Казан. ун-та. 1978. С. 293-305.

Обедиев Г. В. Происхождение Жигулевской возвышенности и развитие рельефа // Тр. Ин-та географии АН СССР. Вып. 13. Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. Вып. 8. 247 с.

Плаксина Т. И., Матвеев В. И. Флористический состав каменистых степей Жигулевского госзаповедника и окрестностей с. Чубовка // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений : межвуз. сб. Куйбышев : Изд-во Куйбыш. гос. ун-та, 1982. С. 86 – 97.

Пчёлкин Ю. А., Раков Н. С., Масленников А. В. Флористическое районирование Ульяновской области // Бюл. «Самарская Лука». 2002. № 12. С. 275 – 280.

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНОВ

Раков Н. С., Саксонов С. В., Сенатор С. А., Васюков В. М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Тольятти : Кассандра, 2014. Т. 2. 295 с.

Розенберг Г. С. Польшаккар и сходство экологических объектов // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. 2012. Т. 21, № 1. С. 190 – 202.

Саксонов С. В., Сенатор С. А. Путеводитель по Самарской флоре (1851 – 2011). Флора Волжского бассейна. Тольятти : Кассандра, 2012. Т. 1. 512 с.

Саксонов С. В., Сенатор С. А., Костина Н. В. Материалы к флоре Волжской поймы: бечевник (в границах Среднего Поволжья) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 77 – 83.

Сенатор С. А. Природное районирование Самарской области в работах различных исследователей // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. 2015. Т. 24, № 1. С. 6 – 37.

Сенатор С. А. Богатство и анализ систематической структуры флоры Среднего Поволжья // Экология и география растений и растительных сообществ Среднего Поволжья / под ред. С. А. Сенатора, С. В. Саксонова, Г. С. Розенберга. Тольятти : Кассандра, 2014. С. 349 – 356.

Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / под ред. А. В. Ступишина. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1964. 197 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л. : Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. С. 9 – 104.