



СОДЕРЖАНИЕ

Голованов Я. М., Абрамова Л. М. Закономерности формирования флоры кладбищ в городах Южного Предуралья Республики Башкортостан	323
Головатюк Л. В., Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Оценка зонального распределения видов донных сообществ равнинных рек бассейна Средней и Нижней Волги	335
Жигарев И. А., Алпатов В. В., Бабилов В. А., Шукин А. О., Котенкова Е. В. Реакция рыжих полёвок (<i>Myodes glareolus</i> Schreber, 1780) на ловушки с запахом синантропных домашних мышей (<i>Mus musculus</i> s.l.) (Mammalia: Rodentia): полевой эксперимент	346
Климова Н. В., Торопов К. В. Количественная характеристика сезонных аспектов населения птиц г. Кемерово и его окрестностей	357
Опарин М. Л., Нухимовская Ю. Д., Конюшкова М. В., Трофимова Л. С., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Трофимов И. А. Анализ почвенно-растительного покрова по космическим снимкам для оценки связи с местообитаниями жаворонков (Alaudidae, Aves) в заволжской полупустыне	369
Панова М. И., Пукальчик М. А., Учанов П. В., Терехова В. А. Влияние нитрата и ацетата свинца на биоиндикационные показатели при внесении в дерново-подзолистую почву	382
Подольский С. А., Кастрикин В. А., Парилов М. П., Павлова К. П., Левик Л. Ю. Методология обобщенной оценки показателей видового разнообразия и численности наземных позвоночных на примере зоны влияния проектируемого Нижнезейского водохранилища	394
Свиридова Т. В., Соловьев М. Ю., Бажанова А. А., Соловьев С. М. Влияние структуры растительности на численность дупелей (<i>Gallinago media</i>) (Scolopacidae, Aves) на токах	404
Шашуловская Е. А., Мосияш С. А., Филимонова И. Г., Гришина Л. В., Кузина Е. Г. Формирование гидрохимического режима верхнего течения р. Урал в условиях техногенного регулирования стока	417
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
Фомина И. А., Саванина Я. В., Барский Е. Л., Лобакова Е. С. Оценка загрязненности водной среды с использованием диализной культуры цианобактерий	426



CONTENTS

- Golovanov Ya. M. and Abramova L. M.** Regularities of cemetery flora formation in towns of the Southern Cis-Urals, Republic of Bashkortostan 323
- Golovatyuk L. V., Shitikov V. K., and Zinchenko T. D.** Estimation of the zonal distribution of species of the bottom communities in rivers of the Middle and Lower Volga basins 335
- Zhigarev I. A., Alpatov V. V., Babikov V. A., Shchukin A. O., and Kotenkova E. V.** Reaction of bank voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) to traps with the odor of synanthropic house mice (*Mus musculus* s.l.) (Mammalia: Rodentia): a field experiment 346
- Klimova N. V. and Toropov K. V.** Quantitative characteristics of seasonal aspects of the bird population in Kemerovo City and its vicinities 357
- Oparin M. L., Nukhimovskaya Yu. D., Konyushkova M. V., Trofimova L. S., Oparina O. S., Mamayev A. B., and Trofimov I. A.** Analysis of soil and vegetation cover from satellite imagery to assess its relation with lark habitats (Alaudidae, Aves) in the Trans-Volga semi-desert 369
- Panova M. I., Pukalchik M. A., Uchanov P. V., and Terekhova V. A.** Influence of lead nitrate and acetate, when introduced into sod-podzolic soil, on its bioindicative characteristics 382
- Podol'ski S. A., Kastrikin V. A., Parilov M. P., Pavlova K. P., and Levik L. Yu.** Methodology of generalized assessment of the indicators of specific diversity and the numbers of terrestrial vertebrates with the zone of influence of the projected Nizhnezeisk reservoir as an example 394
- Sviridova T. V., Soloviev M. Yu., Bazhanova A. A., and Soloviev S. M.** Influence of the vegetation structure on the numbers of Great Snipes (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) on leks 404
- Shashulovskaya E. A., Mosiyash S. A., Filimonova I. G., Grishina L. V., and Kuzina E. G.** Formation of the hydrochemical regime of the upper reaches of the Ural River under conditions of technogenic flow regulation 417

SHORT COMMUNICATIONS

- Fomina I. A., Savanina Ya. V., Barsky E. L., and Lobakova E. S.** Pollution assessment of the aquatic environment with the use of dialysis cyanobacteria cultures 426

УДК 581.93(470.57)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ КЛАДБИЩ В ГОРОДАХ ЮЖНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Я. М. Голованов, Л. М. Абрамова

*Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
Россия, 450080, Уфа, Менделеева, 195, корп. 3
E-mail: abramova.lm@mail.ru*

Поступила в редакцию 12.01.17 г.

Закономерности формирования флоры кладбищ в городах Южного Предуралья Республики Башкортостан. – Голованов Я. М., Абрамова Л. М. – Приводятся результаты изучения парциальных флор 5 кладбищ двух городов южного Предуралья – Стерлитамака и Салавата (Республика Башкортостан). Кладбища различаются по площади, времени и характеру освоения, залесению. Изучены таксономическая, биоморфологическая, географическая и экологическая структура флор, определены уровни синантропизации (от 50.7 до 67.5%) и адвентизации (от 19.4 до 37.5%). Выявлена прямая линейная зависимость числа видов во флоре от площади кладбища и высокая доля участия плуризональных сорных видов растений. Флора кладбищ обладает значительным разнообразием за счет смешения во флоре дичающих интродуцентов, широко распространенных сорных видов, а также апофитов, характерных для данной природной зоны. Параметры флористического богатства зависят от комплекса факторов: площади, времени и характера хозяйственного использования и др., при этом сохраняются общие закономерности, характерные для урбанофлор в целом.

Ключевые слова: флора, кладбище, Предуралье, таксономическая структура, синантропизация, адвентизация.

Regularities of cemetery flora formation in towns of the Southern Cis-Urals, Republic of Bashkortostan. – Golovanov Ya. M. and Abramova L. M. – The results of our study of the partial floras of 5 cemeteries in two towns of the Southern Cis-Urals, namely, Sterlitamak and Salavat (Republic of Bashkortostan), are given. The cemeteries differed by their area, the time and nature of development, and forest cover. The taxonomical, biomorphological, geographical and ecological structures of the floras were studied, the levels of synantropization (from 50.7 to 67.5%) and adventization (from 19.4 to 37.5%) were estimated. A direct linear dependence of the number of species in the flora on the cemetery area and a high fraction of the plurazonal plant weed species were revealed. The cemetery flora has a considerable variety due to a mixture of introduced species, widespread weed species and apophyte species characteristic for the specified natural zone. Parameters of the floristic wealth depend on a complex of factors, namely: the area, the time and nature of use, etc.; at the same time, the general regularities characteristic of urban floras in the whole remain.

Key words: flora, cemetery, Cis-Urals, taxonomical structure, synantropization, adventization.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-323-334

ВВЕДЕНИЕ

Урбозоосистемы как наиболее преобразованные человеком территории являются основным источником формирования адвентивного компонента региональных флор. Уровень их синантропизации и адвентизации – это показатель степени антропогенной трансформации растительного покрова в целом (Абрамова и др.,

2000; Абрамова, 2004, 2010; Голованов, Абрамова, 2016). В составе урбоэкосистем представлено большое разнообразие типов местообитаний – от полностью измененных селитебных, аграрных и техногенных до рекреационных и лесопарковых, сохранивших близость с соответствующими зональными типами растительности. Существенный вклад во флористическое разнообразие городских экосистем вносят места культивирования различных полезных видов растений, включающие приусадебные участки (как активно функционирующие, так и заброшенные), элементы ландшафтного дизайна, кладбища и пр. Данные местообитания являются активной ареной расселения адвентивных и, в частности, инвазионных видов растений.

Кладбища – неотъемлемая часть любых урбоэкосистем. Традиции обустройства ритуальных территорий обуславливают наличие в местах погребения большого числа интродуцированных видов. Среди высаживаемых на кладбищах растений преобладают многолетние, почвопокровные, не требовательные к экологическим условиям и не нуждающиеся в постоянном уходе виды (Григорьевская и др., 2004). Эти виды нередко отличаются высокой конкурентоспособностью, легко дичают, выходя за пределы мест посадки и тем самым пополняют адвентивный компонент, а иногда и «черные списки» флор. Флористический состав кладбищ складывается под воздействием ряда факторов: время возникновения самого кладбища; наличие остатков исходных ценозов и их экологические особенности; разнообразие, мелкоконтурность и одновременность формирующихся местообитаний и т.д.

Помимо того, что кладбищенские местообитания являются источниками заноса адвентивных видов растений, в определенных случаях на их территориях сохраняются участки прежней естественной растительности, значительно трансформированной в урбанизированной среде. Так, например, Мусульманское кладбище г. Уфа, на территории которого встречаются каменистые, кустарниковые и луговые степи, являющиеся прибежищами редких видов растений, признано ботаническим памятником природы (Кучеров и др., 1991). Во многих природных зонах расположены небольшие сельские кладбища с сохранившимися участками зональной растительности, нередко полностью уничтоженной вокруг самого населенного пункта. Исходя из этого, следует интенсифицировать исследования по инвентаризации подобных местообитаний, что позволит отчасти выявить прежнее состояние естественного растительного покрова той или иной территории до начала ее хозяйственного освоения.

Флора кладбищ редко становится объектом специального изучения, чаще она изучается при проведении масштабных урбофлористических исследований (Ильминских, 1986, 2011; Григорьевская и др., 2004; Хлызова, Стародубцева, 2004; Герасимюк, 2014; Мальцева, 2015; Третьякова, 2015; Kunick, 1978; Graf, 1986; Galera et al., 1993; Lisowska et al., 1994; Brandes S., Brandes D., 1995 и др.), анализе инвазионных видов растений (Панасенко, 2014), а также рассмотрении отдельных групп видов (Бялт, 2011). До настоящего времени специальных флористических исследований кладбищенских территорий в Республике Башкортостан не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение флоры кладбищенских местообитаний было проведено в пределах двух близко расположенных (на расстоянии 35 км) городов южной части Предуралья Республики Башкортостан – Стерлитамака и Салавата, расположенных в степной зоне республики. Для проведения сравнительного анализа были отобраны 5 кладбищ, различающихся как по площади, так и по времени и характеру освоения, залесения и пр. Краткая характеристика исследованных кладбищ приведена в табл. 1.

Таблица 1

Основные характеристики исследованных кладбищ

Порядковый номер кладбища	Географические координаты		Площадь, км ²	Использование	Период активного захоронения
1	53.373115 N	55.887113 E	0.42	Активно используется	2000-е гг. и по настоящее время
2	53.359536 N	55.885868 E	0.31	Практически не используется	1980–1990-е гг.
3	53.379213 N	55.939550 E	0.06	Не используется	1950–1970-е гг.
4	53.651573 N	55.984058 E	0.009	Не используется	1940–1950-е гг.
5	53.617714 N	55.931629 E	0.004	Не используется	1940–1950-е гг.

Примечание. 1 – кладбище № 3 (г. Салават), 2 – кладбище № 2 (г. Салават), 3 – кладбище № 1 (г. Салават), 4 – Бугоровское кладбище (г. Стерлитамак), 5 – Михайловское кладбище (г. Стерлитамак).

Климат территории исследований характеризуется континентальностью и недостаточным увлажнением. Средняя годовая температура +2.3°C. Средняя температура января -14 – -15°C. Абсолютный минимум -46°C. Продолжительность безморозного периода 114 дней, вегетационного периода 170 дней. Средняя температура июля +20 – 21°C. Абсолютный максимум +35°C. Среднегодовое количество осадков 350 – 450 мм (Физико-географическое..., 1964).

Для сравнительной флористической оценки видового состава флор была использована интегрированная ботаническая система IBIS (Зверев, 2007). Анализ флоры был проведен по общепринятым методикам (Толмачев, 1986). Биоморфологическая структура флор анализировалась по К. Раункиеру (Raunkiaer, 1934). При определении типа ареалов использовались данные, приведенные рядом авторов (Куликов, 2005; Саксонов, 2005 и др.), при анализе географической структуры была выбрана система биогеографических координат, разработанная Б. А. Юрцевым (Юрцев, 1968) и примененная П. В. Куликовым в «Конспекте флоры Челябинской области» (2005). Для дичающих культивируемых видов было применено понятие культигенного ареала (Нотов, 2009). При выполнении экологического анализа использовались сведения по экологии видов, встроенные в систему IBIS (оптимальные экологические шкалы Э. Ландольта (Landolt, 1977)). Оценка уровней синантропизации и адвентизации флор проводилась по ранее предложенным методикам (Абрамова, Миркин, 2000 а, б; Абрамова, 2002). Названия видов приведены по С. К. Черепанову (1995), а также по более поздним флористическим сводкам (Мавевский, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам проведенных исследований отмечено, что число видов, зарегистрированных на территории исследуемых кладбищ, зависит от занимаемой ими площади. Так, согласно табл. 1 бедной флорой (67 видов) обладает Михайловское кладбище г. Стерлитамака, занимающее наименьшую площадь – 0.004 км², а наиболее богатой (132 вида) – кладбище № 3 г. Салавата с площадью 0.42 км². Зависимость числа видов во флоре от площади кладбища показана на рис. 1. Согласно представленному графику выявлена линейная зависимость от приведенных выше

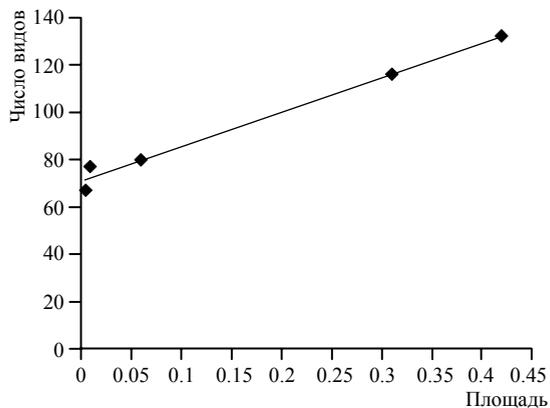


Рис. 1. Зависимость видового богатства флоры от площади кладбища

параметров. Помимо площади, на флористическое богатство кладбищенских территорий оказывает влияние характер их освоения. Флора активно функционирующих кладбищ отличается большими показателями общего числа видов, доли однодольных видов растений и пр. Данный факт обусловлен более высокими темпами заноса адвентивных видов, а также наличием благоприятных местообитаний для сорных видов растений. Так, кладбища № 2 и 3 г. Салавата, близкие по площади (0.31 и 0.42 км²), но различные по степени хозяйственного использования (закрытое и активно функционирующее), отличаются по видовому богатству (116 и 132 вида соответственно), а также доле однодольных видов растений (13.8 и 16.7%). В качестве примера зависимости показателей адвентизации флор от характера использования служат флоры кладбища № 3 г. Салавата и Михайловского кладбища г. Стерлитамака, где эти значения расходятся практически в два раза. Подобные закономерности отмечаются также зарубежными авторами (Lisowska et al., 1994).

Показатели синантропизированности флор кладбищ в целом сходны и колеблются от 61.0 до 67.5%, несколько меньшим значением характеризуется флора небольшого старого Михайловского кладбища – 50.7%. Это обусловлено тем, что все исследованные кладбища расположены в черте крупных городов, где антропогенная нагрузка и перенос диаспор синантропных видов растений достигают максимальных значений.

По сравнению с общими показателями флор городов Стерлитамака (694 вида) и Салавата (720 видов) доля парциальных флор кладбищ составляет для Стерлитамака от 9 до 10%, для Салавата от 11 до 18%. Это говорит о небольшом вкладе флор кладбищ в общую флору исследованных городов. По показателям адвентизации парциальные флоры кладбищ находятся наравне, а в некоторых случаях и превосходят значения, выявленные для урбановлор городов Стерлитамака (31.7%) и Салавата (28.5%) в целом.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ КЛАДБИЩ

Спектр ведущих семейств флор исследованных кладбищ (табл. 2) сходен со спектрами других урбанизированных территорий (Голованов, 2011; Голованов, Абрамова, 2011). Наиболее крупными по числу видов семействами являются Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Rosaceae и др. Высокое положение семейств Brassicaceae, Fabaceae отражает общий процесс ослабления в урбанофлоре ее зональных черт, в городах умеренной зоны проявляющийся в смещении основных параметров в термксерическом направлении и в сторону флор, сформировавшихся в экстремальных условиях (Березуцкий, Кашин, 2008). Высокое положение сем. Rosaceae связано с дичанием растений, интродуцированных на территории кладбищ.

Таблица 2

Структура флор исследованных кладбищ

Показатель	Кладбище				
	1	2	3	4	5
Общее число видов	132	116	80	77	67
Общее число родов	114	95	72	69	60
Общее число семейств	37	38	36	26	27
Число одновидовых родов	100	79	64	64	55
Доля одновидовых родов, %	87.72	83.16	88.89	92.75	91.67
Число одновидовых семейств	20	20	22	14	16
Доля одновидовых семейств, %	54.05	52.63	61.11	53.85	59.26
Максимальное число видов в одном роде	4	4	2	5	4
Максимальное число видов в одном семействе	28	26	17	16	13
Доля однодольных среди цветковых, %	16.67	13.79	12.5	12.99	13.43
Доля двудольных среди цветковых, %	83.33	86.21	87.5	87.01	86.57
Число адвентивных видов растений	48	42	30	23	13
Синантропизация флоры, %	62.1	62.1	67.5	61.0	50.7
Адвентизация флоры, %	36.4	36.2	37.5	29.8	19.4

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Биоморфологическая структура флор исследованных кладбищ (табл. 3, 4) имеет особенности, напрямую зависящие от характера использования и степени антропогенного воздействия на растительный покров:

1) относительно равное участие гемикриптофитов, что характерно для флор умеренной зоны Евразии, так как они являются естественными доминантами в растительных сообществах умеренных широт;

2) возрастание числа однодольных видов растений (терофитов) с увеличением степени антропогенного воздействия (от 7 видов – 9.1% до 34 видов – 25.8%);

3) увеличение числа фанерофитов, связанное с усилением антропогенного воздействия, характером и типом озеленения кладбищ (от 8 видов – 11.9% до 16 видов – 12.1%); для флор урбанизированных территорий в целом характерно повышение роли фанерофитов, связанное как с успешной адаптацией древесных видов к антропогенным местообитаниям, так и с дичанием древесных интродуцентов из культурных насаждений (Панин, Березуцкий, 2007);

Спектр ведущих семейств флор исследованных кладбищ

Таблица 3

Семейства	Кладбище									
	1		2		3		4		5	
	Число видов / %	Ранг	Число видов / %	Ранг	Число видов / %	Ранг	Число видов / %	Ранг	Число видов / %	Ранг
Asteraceae	28/21.2	I	26/22.4	I	17/21.3	I	16/20.8	I	13/19.4	I
Rosaceae	18/13.6	II	10/8.6	II	6/7.5	III	6/7.8	III-V	6/9.0	II
Fabaceae	14/10.6	III	9/7.8	III	5/6.3	IV	7/9.1	II	6/9.0	III
Brassicaceae	12/9.1	IV	6/5.2	V-VI	3/3.8	V-VI	5/6.5	VI	4/6.0	IV-VIII
Rosaceae	8/6.1	V	7/6.0	IV	8/10.0	II	6/7.8	III-V	4/6.0	IV-VIII
Botanidaceae	4/3.0	VI-VIII	2/1.7	-	1/1.3	-	1/1.3	-	1/1.5	-
Chenopodiaceae	4/3.0	VI-VIII	1/0.9	-	2/2.5	VII-X	-	-	2/3.0	IX-X
Scrophulariaceae	3/2.3	VII-X	4/3.4	VII	2/2.5	VII-X	4/5.2	VII-VIII	4/6.0	IV-VIII
Lamiaceae	3/2.3	VII-X	6/5.2	V-VI	2/3.8	V-VI	6/7.8	III-V	4/6.0	IV-VIII
Scrophulariaceae	3/2.3	VII-X	3/2.6	VIII-X	2/1.3	-	1/1.3	-	4/6.0	IV-VIII
Ariaceae	3/2.3	-	3/2.6	VIII-X	1/1.3	-	4/5.2	VII-VIII	2/3.0	IX-X
Polypodiaceae	2/1.5	-	2/1.7	-	2/2.5	VII-X	3/3.9	IX	1/1.5	-
Asclepiaceae	1/0.8	-	3/2.6	VIII-X	2/2.5	VII-X	2/2.6	X	1/1.5	-

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ КЛАДБИЩ

4) уменьшение числа хамефитов с увеличением степени антропогенного воздействия на территорию кладбищ (от 5 видов – 7.5% до 1 вида – 1.3%); снижение доли хамефитов связано с повышенной механической уязвимостью представитель этой жизненной формы (Березуцкий, Кашин, 2008).

Таблица 4

Биоморфологический спектр флор исследованных кладбищ

Биоморфа	Кладбище				
	1	2	3	4	5
Фанерофиты	16/12.1	17/14.7	14/17.5	10/13.0	8/11.9
в том числе					
Мезофанерофиты	5/3.8	6/5.2	4/5.0	2/2.6	4/6.0
Микрофанерофиты	4/3.0	7/6.0	5/6.3	4/5.2	-
Нанофанерофиты	7/5.3	4/3.4	5/6.3	4/5.2	4/6.0
Хамефиты	2/1.5	2/1.7	1/1.3	5/6.5	5/7.5
Гемикриптофиты	72/54.5	70/60.3	48/60.0	51/66.2	38/56.7
Криптофиты	8/6.1	8/6.9	5/6.3	4/5.2	5/7.5
Терофиты	34/25.8	19/16.4	12/15.0	7/9.1	11/16.4
Всего	132/100.0	116/100.0	80/100.0	77/100.0	67/100.0

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Распределение видов по долготному градиенту в целом однотипно и отражает положение изучаемых территорий между Европой и Азией на стыке миграционных путей. Лидирующее положение занимают евразийские виды (от 45 видов – 56.3% до 93 видов – 70.5%). Второе место занимают виды с широким культигенным ареалом, высокое положение данной группы характерно для флор урбанизированных территорий, где происходят активные процессы дичания культивируемых видов. В нашем случае число видов данной группы возрастает с увеличением степени хозяйственного освоения территории кладбища (от 4 видов – 21.3% до 25 видов – 21.6%), но при этом показатели процентного соотношения остаются почти равными.

Распределение видов по широтному градиенту также имеет некоторые отличительные особенности:

1) влияние зонального расположения кладбищ, для флор изученных кладбищ это выражается в присутствии лесостепных и степных видов растений, максимальное число которых сосредоточено во флорах Михайловского и Бугоровского кладбищ г. Стерлитамака, где в наибольшей степени сохранились степные фитоценозы;

2) в зависимости от залесенности кладбища происходит уменьшение лесостепных и степных видов и возрастание бореально-неморальных (от 1 вида – 1.5%, до 10 видов – 12.5%) и неморальных видов (от полного отсутствия до 4 видов – 5.0%) растений – подобное явление характерно для кладбища № 1 г. Салавата, сильно заросшего древесной растительностью;

3) высокая доля плюризональных видов растений, значительная часть которых – сорные виды с широким распространением; в соответствии с увеличением степени хозяйственной освоенности кладбища доля подобных видов возрастает (от 22 видов – 32.8% до 56 видов – 42.4%).

Степень залесенности территории кладбищ отражается и в экологической структуре флоры. Так, для флоры кладбища № 1 г. Салавата характерна наибольшая доля теневых и полутеневых растений – 11.3 и 36.3% (рис. 2). В свою очередь, флора Михайловского кладбища характеризуется отсутствием теневых, малой долей полутеневых растений.

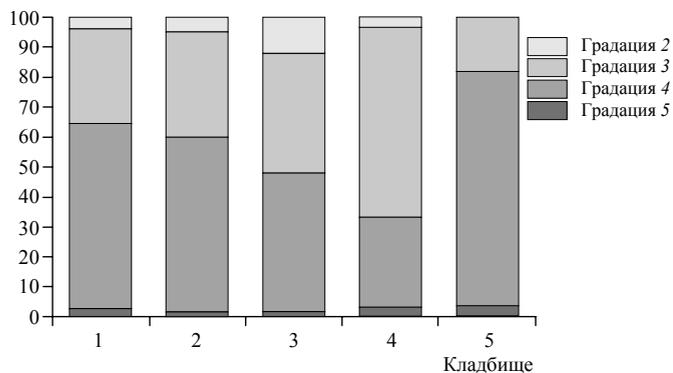


Рис. 2. Спектр флор исследованных кладбищ по уровню освещенности (градации освещенности приведены по Э. Ландольту): 5 – полностью световые растения, 4 – полусветовые растения, 3 – полутеневые растения, 2 – главным образом теневые растения; кладбища: 1 – № 3 (г. Салават), 2 – № 2 (г. Салават), 3 – № 1 (г. Салават), 4 – Бугоровское (г. Стерлитамак), 5 – Михайловское (г. Стерлитамак)

В то же время значительно повышается роль полусветовых (56.7%) и световых (3%) видов растений. Данный факт связан с тем, что территория кладбища занимает открытый степной участок, со средней закустаренностью. В целом же структура флор кладбищ № 2 и № 3 г. Салавата, а также Бугоровского кладбища примерно одинакова, что связано со сходными экологическими условиями, умеренной залесенностью, а для Бугоровского кладбища – достаточно сильным зарастанием степными кустарниками.

Сходная тенденция отмечена и для экологической структуры флор по увлажнению (рис. 3). Так, доля растений сухих почв максимальна во флоре Михайловского кладбища г. Стерлитамака – 19.4%, в то же время здесь полностью отсутствуют виды влажных почв, а для флоры кладбища № 1 г. Салавата, наоборот, – минимальна доля видов сухих почв (3.8%) и велика доля видов почв от средней сухости до влажных (36.3%).

Как отмечалось во введении, кладбища являются одними из источников проникновения адвентивных видов растений на городские территории. Проведенный нами анализ адвентивных видов по способу заноса показал следующее: с увеличением темпов хозяйственного использования территории кладбища доля ксенофитов (случайно занесенных видов) начинает превалировать над долей эргазиофитов. Подобный факт отмечен для активно используемого крупного городского кладбища № 3 г. Салавата. В свою очередь, для более старых не используемых относительно крупных городских кладбищ (кладбища № 1 и № 2 г. Салавата) доля ксенофитов снижается (до 38.1%), а доля эргазиофитов закономерно увеличивается (до 61.9%). Структура адвентивного компонента флор небольших старых кладбищ (Михайловское и Бугоровское, г. Стерлитамак) не столь постоянна. Зачастую подобные кладбища являются бывшими сельскими захоронениями, с уве-

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ КЛАДБИЩ

личением размеров города поглощенными его территорией. Ассортимент высаживаемых и дичающих интродуцентов на них изначально был относительно беден, что отразилось на числе эргазиофитов. В то же время из-за небольших размеров вероятность активного переноса диаспор адвентивных видов растений из соседних пустырей и прочих городских территорий значительно возрастает.

К группе эргазиофитов можно отнести широко используемые в озеленении интродуценты, характерные для мест погребений: *Alcea rosea*, *Aquilegia vulgaris*, *Aster novi-belgii*, *Caragana arborescens*, *Campanula rapunculoides*, *Calendula officinalis*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *I. × hybrida*, *Solidago canadensis* и др. Изредка дичают *Brunnera sibirica*, *Dianthus barbatus*, *Papaver pseudoorientale*, *Phlox paniculata*, *Physalis alkekengi*, *Sedum spurium*, *Xanthoxalis stricta*, *Vinca minor* и др. Нередко на территории кладбищ можно встретить заносные виды, выращиваемые как пищевые растения: *Allium cepa*, *A. sativum*, *Fragaria × ananassa*.

Среди ксенофитов характерна группа сорных видов растений, широко встречающихся в различных урбоэкотопах: *Artemisia absinthium*, *Atriplex patula*, *A. sagittata*, *A. tatarica*, *Berteroa incana*, *Capsella bursa-pastoris*, *Carduus acanthoides*, *C. crispus*, *Chelidonium majus*, *Chenopodium album*, *Cichorium intybus*, *Cirsium setosum*, *Convolvulus arvensis* и др.

На исследованных кладбищенских территориях отмечен ряд инвазионных и потенциально инвазионных видов растений: *Acer negundo*, *Anisantha tectorum*, *Aster novi-belgii*, *Cuscuta campestris*, *Fraxinus lanceolata*, *Hordeum jubatum*, *Solidago canadensis* и др.

Наряду со всем вышесказанным, необходимо подчеркнуть и роль кладбищ как носителей биологического разнообразия в условиях сильного антропогенного пресса. В качестве подобных участков необходимо, прежде всего, отметить Михайловское и Бугоровское кладбища г. Sterlitaмака. Расположенные в городской черте в условиях сильно измененной среды, они являются рефугиумами прежнего растительного покрова, представляющего собой зональные равнинные степи, поч-

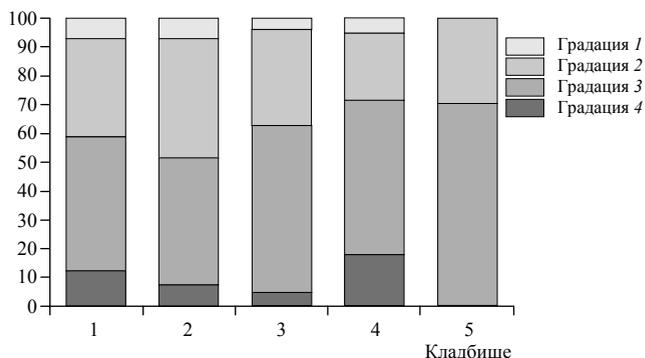


Рис. 3. Спектр флор исследованных кладбищ по увлажнению (градации увлажнения приведены по Э. Ландольту: 1 – растения, произрастающие на очень сухих почвах; 2 – растения, произрастающие на сухих почвах; 3 – растения, произрастающие на почвах от средней сухости до влажных; 4 – растения, произрастающие на почвах от влажных до сырых), %: 1 – № 3 (г. Салават), 2 – № 2 (г. Салават), 3 – № 1 (г. Салават), 4 – Бугоровское (г. Sterlitaмак), 5 – Михайловское (г. Sterlitaмак)

ти не сохранившиеся в Предуралье из-за повсеместной распашки земель. На настоящий момент территории данных кладбищ сильно закустариваются такими видами, как *Caragana frutex* и *Spiraea crenata*. Только на данных участках встречаются *Androsace septentrionalis* и *Hylotelephium stepposum*. На территории кладбища № 3 г. Салавата отмечено произрастание *Stipa lessingiana* и *S. pennata*, занесенных в Красную книгу Республики Башкортостан (2011), последний вид занесен также в Красную книгу Российской Федерации (2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Кладбищенская флора обладает значительным разнообразием за счет смешения во флоре дичающих интродуцентов, широко распространенных сорных видов, а также апофитов, характерных для соответствующей природной зоны.

2. Параметры флористического богатства, а также отдельных флористических спектров зависят от целого комплекса факторов, таких как площадь, время создания кладбища, степень и характер хозяйственного использования, расположение на широтном градиенте и пр., но при этом сохраняются общие закономерности, характерные для урбанофлор в целом.

3. Территория кладбищ является прибежищем многих адвентивных видов, в том числе и инвазионных видов растений, поэтому кладбищенские территории, особенно активно используемые или недавно выведенные из хозяйственной деятельности, должны быть объектом пристального экологического мониторинга.

4. Необходима интенсификация флористических исследований кладбищенских флор республики в разных природных зонах, что позволит более полно выявить закономерности формирования этой группы специфических местообитаний.

5. Небольшие по площади заброшенные кладбища зачастую являются прибежищами зональных фитоценозов, сильно трансформированных или уничтоженных в урбанизированной среде. Данный факт требует усилий по выявлению подобных участков и принятию мер по их охране.

6. Инвентаризация старых кладбищенских местообитаний, особенно в условиях сильного антропогенного пресса, может помочь в реконструкции прежнего состояния естественного растительного покрова той или иной территории до начала ее хозяйственного освоения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. М. Синантропизация растительности: закономерности и возможности управления процессом : дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2004. 45 с.

Абрамова Л. М. Оценка уровня адвентизации синантропных ценофлор Зауралья Республики Башкортостан // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, № 3. С. 83 – 88.

Абрамова Л. М. Основные закономерности синантропизации разных типов растительности Республики Башкортостан // Экология. 2010. № 3. С. 168 – 172.

Абрамова Л. М., Миркин Б. М. Антропогенная эволюция растительности в Башкортостане: масштабы процесса и подходы к управлению // Вестн. АН РБ. 2000 а. Т. 5, № 3. С. 18 – 25.

Абрамова Л. М., Миркин Б. М. Эволюция растительности на стыке тысячелетий // Теоретические проблемы экологии и эволюции (3-и Люблинские чтения) / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2000 б. С. 15 – 23.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ КЛАДБИЩ

Абрамова Л. М., Хазиахметов Р. М., Хасанова Г. Р., Юнусбаев У. Б., Миркин Б. М. Синантропизация степей : методы оценки и возможности управления процессом // Вопросы степеведения. 2000. Т. 1. С. 62 – 70.

Березуцкий М. А., Кашин А. С. Антропогенная трансформация флоры и растительности. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 100 с.

Бялт В. В. Адвентивные виды в семействе Crassulaceae // Рос. журн. биологических инвазий. 2011. № 2. С. 28 – 35.

Герасимюк Н. В. Весенняя флора кладбищ города Одессы // Біологічний вісник Мелітопольського державного педагогічного університету ім. Богдана Хмельницького. 2014. Т. 4, № 1 (10). С. 170 – 181.

Голованов Я. М. Флора и растительность городов Салавата и Ишимбай : Республика Башкортостан : дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2011. 340 с.

Голованов Я. М., Абрамова Л. М. Анализ флоры г. Салавата (Республика Башкортостан) // Экология и география растений и растительных сообществ Среднего Поволжья. Тольятти : Кассандра, 2011. С. 175 – 186.

Голованов Я. М., Абрамова Л. М. Закономерности процесса синантропизации растительного покрова городов южного Предуралья (Республика Башкортостан) // Растительность России. 2016. № 28. С. 28 – 36.

Григорьевская А. Я., Стародубцева Е. А., Хлызова Н. Ю., Агафонов В. А. Адвентивная флора Воронежской области. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2004. 320 с.

Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.

Ильминских Н. Г. Особенности растительного покрова городских кладбищ // Синтаксономия и динамика антропогенной растительности. Уфа : Изд-во Башк. гос. ун-та, 1986. С. 134 – 144.

Ильминских Н. Г. Обзор работ по флоре и растительности городов // Географический вестн. 2011. № 1. С. 49 – 65.

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Растения и грибы. Уфа : Медиа-Принт, 2011. 384 с.

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

Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург ; Миасс : Геотур, 2005. 537 с.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Ботанические памятники природы Башкирии / БНЦ УрО АН СССР. Уфа, 1991. 144 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд., испр. и доп. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.

Мальцева С. Ю. Охраняемые и редкие виды в урбанофлоре Геническа // Біологічний вісник Мелітопольського державного педагогічного університету ім. Богдана Хмельницького. 2015. № 1. С. 105 – 114.

Нотов А. А. Адвентивный компонент флоры Тверской области : динамика состава и структуры. Тверь : Изд-во Твер. гос. ун-та, 2009. 473 с.

Панасенко Н. Н. Черный список флоры Брянской области // Рос. журн. биологических инвазий. 2014. № 2. С. 127 – 132.

Панин А. В., Березуцкий М. А. Анализ флоры Саратова // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 8. С. 1144 – 1154.

Саксонов С. В. Ресурсы флоры Самарской Луки. Самара : Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2005. 416 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 196 с.

Третьякова А. С. Закономерности распределения чужеродных растений в антропогенных местообитаниях Свердловской области // Рос. журн. биологических инвазий. 2015. № 4. С. 117 – 128.

Физико-географическое районирование Башкирской АССР. Уфа : Изд-во Башкир. гос. ун-та, 1964. 210 с.

Хлызова Н. Ю., Стародубцева Е. А. О роли кладбищ в формировании адвентивного компонента региональной флоры // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. С. 138 – 144.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. 234 с.

Brandes S., Brandes D. Vorkommen und Verwilderung von Zierpflanzen in Dorfern Lorge stellt am Beispiel des Westlichen Sachsen-Anhalt // Braunschweiger naturkundliche Schriften. 1995. Bd. 4, № 4. S. 913 – 923.

Galera H., Sudnik-Wojcikowska B., Lisowska M. Flora cmenrarzy lewoberzezej Warszawy na tle flore miasta // Fragmenta Floristica et Geobotanica. 1993. Vol. 38, № 1. P. 237 – 261.

Graf A. Flora und Vegetation der Friedshofe in Berlin (West). Berlin : Verhandlungen des Berliner Botanischen Vereins, 1986. Bd. 5. 210 S.

Kunick W. Flora und Vegetation städtlicher Parkanlagen // Acta Botanica Slovakia. 1978. Vol. 3. P. 455 – 463.

Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des Geobot. Inst. der ETN. Zurich : Stiftung Rubel, 1977. Heft 64. 213 S.

Lisowska M., Sudnik-Wojcikowska B., Galera H. Flora cmentarzy lewoberzezej Warszawy – wybrane aspekty analizy siedliskowej // Fragmenta Floristica et Geobotanica. Series Polonica. 1994. Vol. 1. P. 19 – 31.

Raunkiaer C. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford : Clarendon Press, 1934. 632 p.

УДК 574.587(282.247.417/.418)

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ РАВНИННЫХ РЕК БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Л. В. Головатюк, В. К. Шитиков, Т. Д. Зинченко

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

Поступила в редакцию 13.06.17 г.

Оценка зонального распределения видов донных сообществ равнинных рек бассейна Средней и Нижней Волги. – Головатюк Л. В., Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. – Выполнен сравнительный анализ изменчивости видовой структуры сообществ макрозообентоса в малых и средних реках бассейна Средней и Нижней Волги. Показано статистически значимое влияние природно-климатической зоны, где расположен водоток, и проявление широтного градиента изменения биоразнообразия. Для каждой выделенной географической зоны сформирован список видов-индикаторов с использованием различных критериев биотопической приуроченности. На основе проведенного анализа наиболее адекватным признан индекс индикаторной значимости *IndVal*, учитывающий распределение по зонам как частот встречаемости вида, так и соотношения его численностей. С использованием алгоритма «Априори» были сформированы ассоциативные правила, содержащие комбинации видов, наиболее часто совместно встречаемые в гидробиологических пробах.

Ключевые слова: малые реки, макрозообентос, структура донных сообществ, широтный градиент, индикаторная значимость видов, ассоциативные правила.

Estimation of the zonal distribution of species of the bottom communities in rivers of the Middle and Lower Volga basins. – Golovatyuk L. V., Shitikov V. K., and Zinchenko T. D. – A comparative analysis of the variability of the specific structure of macrozoobenthos communities in small and medium rivers of the Middle and Lower Volga basin was made. A statistically significant influence of the natural-climatic zone where the waterway is located and a manifestation of the latitudinal gradient of biodiversity were shown. The list of indicator species with the use of various criteria of biotopic correspondence was composed for each identified geographical zone. The Indicator Value (*IndVal*) index was recognized as the most adequate one on the basis of our analysis, considering the zonal distribution of both the occurrence frequencies of a species and its abundance ratios. With the help of the APRIORI algorithm, associative rules containing combinations of species most often met together in hydrobiological tests have been formulated.

Key words: small rivers, macrozoobenthos, bottom community structure, latitudinal gradient, indicator significance of species, associative rules.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-335-345

ВВЕДЕНИЕ

Анализ закономерностей пространственно-временного распределения гидробионтов относится к фундаментальным задачам экологии и гидробиологии. Для обоснования трансформации видового состава сообществ вдоль широтного градиента, обусловленного сменой природно-климатических зон, предложены разнооб-

разные гипотезы (Community Ecology, 1986), которые отдают приоритет факторам эволюционной истории или биотическим процессам, связанным с иммиграцией, колонизацией, конкуренцией, хищничеством, объемом продукции и др.

Для донных сообществ равнинных рек характерно, в первую очередь, изменение видового состава вдоль продольного градиента от истоков к устью, представленное непрерывной последовательностью локальных ценотипов с закономерной сменой доминантных комплексов (Шитиков, Зинченко, 2014). В то же время значимую долю составляет обмен видами между соседними водотоками посредством вылета имаго двукрылых, что позволяет выделить относительно стабильные подмножества центральных видов, характерные для достаточно обширных регионов. Разумеется, в обоих случаях гетерогенность условий окружающей среды и особенности природного ландшафта приводят к появлению обособленных ниш и барьеров; геометрия ареалов приобретает сложный мозаичный рисунок пространственного распределения отдельных таксонов.

Выделение для каждого типа биотопов подмножества диагностических видов и их последующая экологическая интерпретация является важным этапом при классификации сообществ или сред обитания. Это обычно осуществляется на основе индексов, количественно оценивающих превышение встречаемости каждого вида из анализируемой группы биотопов по сравнению с остальными группами или типами сообществ. Один из таких индексов, названный «*биотопическая приуроченность*», был предложен Ю. А. Песенко (1982). Развитие фитоценологической группой из Университета в Брно концепции «верности» (fidelity) видов привело к обоснованию различных «*мер ассоциативности*» (Chytrý et al., 2002). П. Лежандр с соавторами подробно рассмотрели статистические закономерности пространственного распределения видов (He, Legendre, 2002), на основе чего предложили индексы «*индикаторной ценности*» (Dufrêne, Legendre, 1997) и другие показатели, оценивающие степень «тяготения» вида к определённому типу местообитаний (De Caceres, Legendre, 2009).

В настоящей статье на основе обобщения многолетних данных гидробиологических исследований на водотоках бассейна Средней и Нижней Волги, проводится сравнительный анализ пространственной изменчивости видового состава донных сообществ малых и средних рек пяти природно-климатических зон. Проведена апробация использования трех перечисленных выше методик оценки региональной приуроченности видов и выделены группы статистически значимых диагностических таксонов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гидробиологическую съемку донных организмов проводили на равнинных малых и средних реках (91 река), притоках Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ и, в том числе, на 6 реках аридного региона бассейна оз. Эльтон. Исследования выполняли в рамках гидробиологического мониторинга в разные месяцы вегетационного периода 1990 – 2015 гг. Образцы макрозообентоса собирали в рипали и медиали рек дночерпателем Экмана-Берджи или гидробиологическим скребком с дальнейшим пересчетом особей на 1 м² (Zinchenko et al.,

2014). Фиксацию организмов и последующую камеральную обработку собранного материала проводили согласно общепринятым методикам. Всего было выделено $S = 709$ видов и таксонов бентоса рангом выше вида.

Выделение границ ландшафтных зон осуществлялось в три этапа.

На *первом этапе* анализа с использованием непараметрического дисперсионного анализа прMANOVA (Anderson, 2001) оценивали степень изменчивости видового состава донных сообществ и статистическую значимость факторов, обуславливающих эту вариацию. Вся совокупность из $T = 1158$ проб, взятых для анализа, была отнесена к 5 географическим регионам, объединенным общностью природно-климатических условий на основе классификации (Сафронова, Юрковская, 2015):

- 1) Куйбышевское водохранилище, лесостепная зона (Куйб) – 131 проба, 270 видов;
- 2) Саратовское водохранилище, лесостепная зона (Сар/лс) – 261 проба, 493 вида;
- 3) Саратовское водохранилище, степная зона (Сар/ст) – 474 пробы, 389 видов;
- 4) Волгоградское водохранилище, опустыненная степь (Волг) – 60 проб, 179 видов;
- 5) оз. Эльтон, опустыненная степь (Эльт) – 232 пробы, 79 видов.

Дополнительно из базы данных извлекали географические и гидрологические характеристики (дата, тип реки, координаты станции, скорость течения, биотоп и др.).

На *втором этапе* для оценки индексов зональной приуроченности с использованием общей таблицы численностей видов по пробам размерностью 1158×709 рассчитывали следующие частные показатели обилия организмов:

t_{ik} и n_{ik} – частота встречаемости и суммарная численность i -го вида в пробах, относящихся к k -й группе (в рассматриваемом случае – географическому региону), $i = 1, 2, \dots, S; k = 1, 2, \dots, 5;$

T_i, N_i – частота встречаемости и суммарная численность i -го вида во всех пробах;

T_k – число проб из общего количества T , попавших в k -ю группу;

N_k и N – суммарная численность всех видов в пробах, попавших в k -ю группу, и общая численность экземпляров во всех T пробах.

С использованием приведенных обозначений для каждого региона рассчитывали следующие показатели индикаторной значимости видов.

Степень биотопической приуроченности (Песенко, 1982):

$$F_{ik} = \frac{n_{ik}N - N_iN_k}{n_{ik}N + N_iN_k - 2n_{ik}N_k}, \quad (1)$$

изменяющаяся от -1 (вид отсутствует в k -й группе проб) до +1 (вид встречается только в k -й группе).

Коэффициент ассоциативности (Chytrý et al., 2002):

$$\Phi_{ik} = \frac{t_{ik}T - T_iT_k}{\sqrt{T_iT_k(T - T_k)(T - T_i)}}, \quad (2)$$

который соответствует коэффициенту корреляции Пирсона между двумя бинарными векторами и также изменяется от -1 до +1.

Индекс индикаторной значимости (Dufrière, Legendre, 1997):

$$B_{ik} = \frac{t_{ik}}{T_k}; \quad A_{ik} = \frac{n_{ik}/T_k}{\sum_k n_{ik}/T_k}; \quad IndVal_{ik} = B_{ik} \times A_{ik}, \quad (3)$$

где B_{ik} – доля числа проб из k -й группы, которая включает i -й вид; A_{ik} – отношение средней численности i -го вида в группе k к сумме его средних численностей во всех группах. Значение $IndVal_{ik}$ также равно 1 в том случае, если экземпляры вида i встречаются во всех пробах только одной группы.

При расчете по формулам (2) – (3) учитывали коррекцию на неравный объем групп (Tichý, Chytrý, 2006). Каждый вид считали индикатором той группы, для которой используемый критерий индикаторной ценности принимал свое максимальное значение.

Статистическую значимость индикаторных индексов оценивали с использованием процедуры рандомизации (Шитиков, Розенберг, 2014), для чего выполняли многократное (1000 раз) хаотичное перемешивание проб относительно выделенных групп. В процессе ресэмплинга формировали распределение индекса I^* при справедливости нулевой гипотезы о случайном характере связи видов с группами местообитаний. Достигнутую статистическую значимость p вычисляли как долю значений I^* , превышающих значение индекса, полученного на реальных данных. Если величина p оказывалось более 0.05, то данный вид считали фоновым.

На *третьем этапе* для выделения наиболее часто встречающихся парных, тройных и высших комбинаций таксонов макрозообентоса использовали алгоритм «Априори» (Hahsler et al., 2005) формирования наборов ассоциативных правил типа «если $\langle \mathcal{A} \rangle$ то $\langle \mathcal{C} \rangle$ »,

где \mathcal{A} – комбинация совместно встречающихся видов, характерная для сообществ конкретного региона \mathcal{C} . Информативность и полезность каждого j -го формируемого правила оценивали с использованием таких частотных критериев встречаемости, как *поддержка* и *достоверность*. Правило $\mathcal{A} \rightarrow \mathcal{C}$ имеет поддержку Sup (support), если оно справедливо для T_{jk} проб из их общего количества T : $Sup_j = T_{jk} / T$. Достоверность правила $Conf$ (confidence) показывает вероятность, с какой из условной части правила следует заключительная его часть: $Conf_j = T_{jk} / T_j$.

Статистические расчеты проводили с использованием пакетов *vegan*, *indicspecies* и *arules* среды программирования R 3.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный статистический анализ показал, что значения численности отдельных видов в пробах имели большой диапазон вариации, причем их распределение представляло собой ярко выраженную гиперболу Ципфа. Начиная с максимального значения 412800 экз./м², связанного с локальной вспышкой обилия олигохет *Potamothrix caspicus*, кривая рангового распределения характеризовалась длинным правосторонним «хвостом», в котором более 50% видов имели численность менее 80 экз./м². В этих условиях аномально высокие значения обилия отдельных видов могут исказить как результаты дисперсионного анализа, так и оценки

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

индикаторной значимости (1) и (3). Для компенсации этого исходную таблицу данных предварительно преобразовывали с использованием χ^2 -трансформации (Legendre, Gallagher, 2001), которая обеспечивает наиболее разумный баланс численностей в таксоценозах, учитывающий как удельное влияние таксонов с высокой популяционной плотностью, так и повышенное внимание к комплексу редких видов.

Отметим также, что для донных сообществ в той же мере характерна значительная гетерогенность встречаемости T_i отдельных видов, ранговое распределение которой также носит гиперболический характер. При этом самый массовый вид *Polypedilum nubeculosum* обнаружен в 374 пробах (32% от их числа), тогда как 312 видов (44%) были найдены только в 1 – 2 пробах.

Матрицу таксономических дистанций D размерностью 1158×1158 между каждой парой проб рассчитывали по формуле приведенной суммы минимумов Брея – Кёртиса с учетом трансформированной численности особей каждого вида. С использованием непараметрического дисперсионного анализа npMANOVA (Anderson, 2001) осуществили разложение многомерной дисперсии, заключенной в матрице расстояний D , в соответствии с уровнями влияния воздействующих факторов. Статистическую значимость p доли дисперсии F , объясняемой этими факторами или их взаимодействиями, оценивали с использованием алгоритмов рандомизации.

Предполагалось, что различия в видовом составе проб могут быть обусловлены тремя факторами: выделенными географическими зонами, типом реки «малая/средняя» и периодом наблюдения «весна/лето/осень». Результаты дисперсионного анализа, представленные в табл. 1, показывают высокую значимость всех этих факторов, причем наибольшая доля объясненной дисперсии соответствует группировке по географическим зонам. Оценка влияния многолетней динамики нами не выполнялась, поскольку повторность взятия проб в разные периоды, как правило, не превышала 4 – 5.

Таблица 1

Непараметрический дисперсионный анализ изменчивости матрицы расстояний между пробами макрозообентоса под влиянием трех факторов: географическая зона (*Region*), тип реки «малая/средняя» (*TypRiver*) и период наблюдения «весна/лето/осень» (*Period*)

Факторы и их взаимодействия	Степени свободы	Сумма квадратов	Средние квадраты	<i>F</i> -критерий	Оценка <i>p</i> -значения
<i>Region</i>	4	32.02	8.00	18.2	0.002
<i>TypRiver</i>	1	3.78	3.78	8.6	0.002
<i>Period</i>	2	1.54	0.769	1.75	0.002
<i>Region : TypRiver</i>	4	7.44	1.86	4.23	0.002
Остатки	1146	504.2	0.44		
Всего	1157	548.9			

Матрица дистанций D использовалась для оптимального проецирования выполненных наблюдений, представленных в многомерном пространстве видов, на ординационную плоскость с 2 осями главных координат $PCO_1 - PCO_2$ (Шитиков и

др., 2012; Legendre P., Legendre L., 2012). Расстояния на диаграмме (рис. 1) между точками центроидов каждой географической зоны позволяют оценить средний уровень видового сходства между группами, а размеры доверительных эллипсов,

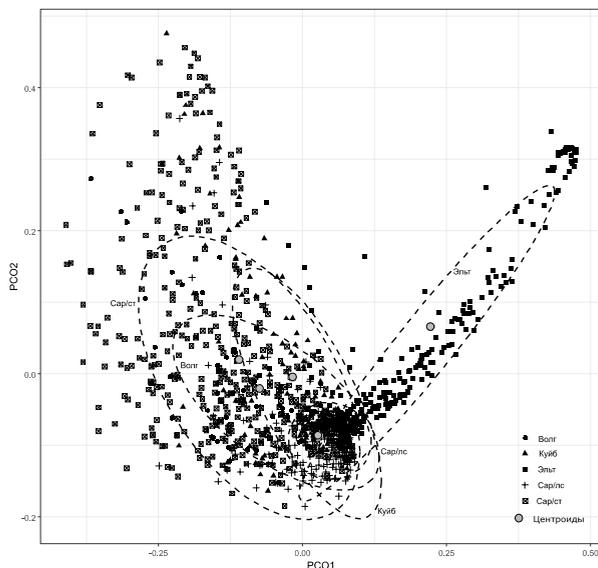


Рис. 1. Ординация проб макрозообентоса с использованием метода главных координат; серыми кружками обозначены координаты центроидов для отдельных географических зон, штриховыми линиями – 80%-ные доверительные эллипсы на основе многомерного t -распределения

были выделены списки диагностических видов. Наиболее значимые из них представлены в табл. 2, где приведен также такой важный индикаторный показатель, как доля частоты каждого i -го вида встречаемости в пробах k -й группы n_{ik} / T_i .

Считается, что если степень биотопической приуроченности Песенко F_{ik} превышает +0.7, то i -й вид отдает явное предпочтение k -му биотопу. Однако, поскольку частоты встречаемости в формуле (1) не используются, автоматически максимальный балл верности $F_{ik} = +1$ получили все 184 вида, встретившиеся в пробах всей базы данных только один раз. Также максимальный балл получило большинство видов, встретившихся только в 2-3-х пробах. Столь преувеличенное внимание к редким и случайным видам привело к выводу, что в наших условиях непосредственно использовать показатель биотопической приуроченности F_{ik} для отбора диагностических видов некорректно, и он в табл. 2 приводится лишь в сравнении с другими индексами.

С использованием индексов индикаторной значимости $IndVal_{ik}$, которым соответствовали p -значения менее 0.05, было выделено 240 видов, каждый из кото-

включающих 80% проб каждой группы, – их сравнительное β -разнообразие. На рис. 1 видна ярко выраженная специфичность видового состава совокупности проб из малых рек бассейна оз. Эльтон, тогда как между остальными зонами эти различия проявляются не столь отчетливо. Можно отметить также существенное превышение β -разнообразия проб, сделанных в степной части Саратовского и Волгоградского водохранилищ по сравнению с лесостепной зоной, что можно объяснить как проявление феномена широтного градиента

Для каждой из 5 географических зон из всего множества таксонов с использованием различных индексов «верности» (1 – 3)

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

рых связывался с одной из географических зон (см. табл. 2). Количество статистически значимых видов-индикаторов для каждой зоны варьировало от 16 (Сар/ст) до 87 (Волг). Для оценки специфичности видового состава анализируемых сообществ вычислялся показатель охвата C (De Saceres et al., 2012), который равен доле проб каждой зоны, где обнаружен хотя бы один вид-индикатор. С его использованием установлено, что таксоценозы оз. Эльтон и Волгоградского вдхр. имеют более локализованный характер ($C = 1$), чем степной зоны Саратовского вдхр. ($C = 0.845$).

Таблица 2

Число статистически значимых индикаторов и их показатель охвата в зонах обитания

Притоки, географическая зона	Число индикаторов	Охват группы
Куйбышевское водохранилище, лесостепная зона	42	0.916
Саратовское водохранилище, лесостепная зона	71	0.957
Саратовское водохранилище, степная зона	16	0.845
Волгоградское водохранилище, опустыненная степь	87	1.0
Оз. Эльтон, опустыненная степь	24	1.0

Коэффициенты ассоциативности Φ_{ik} , рассчитанные для тех же видов и основанные только на частотах встречаемости, в большинстве своем показали сходные результаты: коэффициент корреляции Пирсона между $IndVal$ и Φ составил $R = 0.927$. Однако некоторые различия в выводах имелись (около 10%), и коэффициенты ассоциативности либо оказывались статистически незначимыми ($p > 0.05$), либо указывали на иную географическую приуроченность. В статье (De Saceres et al., 2012) разбираются причины таких расхождений и даются рекомендации, в каких условиях целесообразно использовать тот или иной критерий верности.

Для того чтобы отделить «верные» диагностические виды одной зоны от видов, приуроченных к нескольким зонам одновременно, был реализован переборный алгоритм их объединения по две, три или четыре, и для каждого варианта разбиения проб пересчитывались индексы индикаторной значимости $IndVal$. С использованием такой схемы расчетов выяснилось, что 86 видов следует рассматривать как характерные для различных комбинаций зон. Например, *Procladius choreus* является значимым индикатором объединения двух зон Сар/лс+Сар/ст ($p = 0.003$), хотя для каждой из них он статистически незначим ($p > 0.053$).

Сформированные на основе индекса $IndVal$ списки диагностических видов и их пространственное распределение в малых и средних реках бассейна Средней и Нижней Волги в значительной мере соответствует их экологической характеристике, подробно представленной ранее (Зинченко, 2011).

При реализации алгоритма «Априори» задавались пороговые значения $Sup_0 = 0.01$ и $Conf_0 = 0.6$, т.е. каждая выделяемая комбинация видов должна встречаться не менее, чем в 12 пробах, взятых в соответствующей зоне, причем это число должно составлять не менее 60% случаев от общей встречаемости левой части ассоциативного правила во всем массиве наблюдений. Всего этому условию удовлетворяло 8703 ассоциативных правила, некоторая часть которых представлена в

табл. 3. Например, парная комбинация видов «*Monodiamesa bathyphila*, *Prodiamesa olivacea*» встретилась в $0.031 \cdot 1158 = 36$ пробах из рек лесостепной зоны Саратовского водохранилища, что составило 92.1% от общей встречаемости этой комбинации. Полезным показателем ценности правила является представленный в табл. 3 «лифт» (lift), который показывает, во сколько раз чаще комбинация видов появляется в пробах, ассоциированных с группой \mathcal{C} , чем во всех остальных: $Lift_j = Conf_j / T_k$.

Таблица 3

Наиболее часто встречающиеся комбинации видов донных сообществ, ассоциированные с географическими регионами Среднего и Нижнего Поволжья

Наименование видов	Sup	Conf	Lift
Куйбышевское водохранилище			
<i>Procladius</i> sp., <i>Limnodrilus</i> sp.	0.014	0.941	8.32
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> , <i>Procladius</i> sp.	0.010	0.846	7.48
<i>Isochaetides michaelsoni</i> , <i>Limnodrilus</i> sp.	0.010	0.733	6.48
<i>C.</i> gr. <i>defectus</i> , <i>Procladius</i> sp., <i>Limnodrilus</i> sp.	0.010	1.0	8.84
Саратовское водохранилище / лесостепная зона			
<i>Tanytarsus</i> sp., <i>Dicranota bimaculata</i>	0.035	0.847	3.66
<i>Paracladius conversus</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.	0.035	0.709	3.06
<i>Prodiamesa olivacea</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.	0.035	0.780	3.36
<i>Monodiamesa bathyphila</i> , <i>P. olivacea</i>	0.031	0.921	3.97
<i>M. bathyphila</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.	0.028	0.968	4.18
<i>Cricotopus bicinctus</i> , <i>Dicranota bimaculata</i>	0.027	0.833	3.59
<i>Odontomesa fulva</i> , <i>P. olivacea</i>	0.023	0.838	3.62
<i>C. bicinctus</i> , <i>Procladius ferrugineus</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.,	0.022	0.735	3.17
Саратовское водохранилище / степная зона			
<i>Chironomus plumosus</i> , <i>P. ferrugineus</i>	0.111	0.767	1.90
<i>P. ferrugineus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0.086	0.730	1.8
<i>Ch. plumosus</i> , <i>Polypedilum bicrenatum</i> , <i>P. ferrugineus</i>	0.080	0.778	1.92
<i>Polypedilum bicrenatum</i> , <i>Tubifex tubifex</i>	0.063	0.760	1.88
<i>Ch. plumosus</i> , <i>P. bicrenatum</i> , <i>T. tubifex</i>	0.063	0.752	1.86
<i>P. ferrugineus</i> , <i>Tubifex tubifex</i>	0.061	0.761	1.88
<i>P. bicrenatum</i> , <i>L. udekemianus</i>	0.059	0.792	1.96
<i>Ch. plumosus</i> , <i>L. hoffmeisteri</i> , <i>Limnodrilus</i> sp.	0.059	0.833	2.06
<i>Ch. plumosus</i> , <i>P. bicrenatum</i> , <i>P. ferrugineus</i> , <i>L. hoffmeisteri</i>	0.042	0.779	1.93
Волгоградское водохранилище			
<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i> , <i>Paratanytarsus</i> sp.	0.019	0.617	11.3
<i>P. nubeculosum</i> , <i>Caenis robusta</i>	0.018	0.91	16.62
<i>C.</i> gr. <i>sylvestris</i> , <i>P. nubeculosum</i> , <i>Paratanytarsus</i> sp.	0.016	0.72	13.1
<i>C.</i> gr. <i>sylvestris</i> , <i>P. nubeculosum</i> , <i>C. robusta</i>	0.015	1.0	18.2
Оз. Эльтон			
<i>Palpomyia schmidtii</i> , <i>Cricotopus salinophilus</i>	0.059	1.0	5.07
<i>C. salinophilus</i> , <i>Ephydra</i> sp.	0.039	1.0	5.07
<i>Microchironomus deribae</i> , <i>Tanytarsus kharaensis</i>	0.032	1.0	5.07
<i>Culicoides</i> sp., <i>C. salinophilus</i>	0.032	1.0	5.07
<i>Chironomus salinarius</i> , <i>Ephydra</i> sp.	0.025	1.0	5.07
<i>P. schmidtii</i> , <i>Ch. salinarius</i> , <i>C. salinophilus</i>	0.025	1.0	5.07
<i>Ch. salinarius</i> , <i>C. salinophilus</i> , <i>M. deribae</i> , <i>T. kharaensis</i>	0.014	1.0	5.07

Примечание. Sup – поддержка, Conf – достоверность, Lift – лифт.

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

Удобно представлять некоторую совокупность отобранных правил, объединяющих наиболее часто встречающиеся комбинации видов, в форме направленного графа. Пример такого графа для малых рек лесостепной зоны Саратовского водохранилища представлен на рис. 2. Размеры кружков каждого узла пропорциональны уровню поддержки Sup_i соответствующего правила, а глубина цвета – величине лифта $Lift_i$.

Необходимо отметить, что каждая из рассматриваемых зон, исключая оз. Эльтон, имеет широкий спектр локальных биотопических условий, определяющих множество сред обитания различных таксонов гидробионтов. Такие гидролого-гидрохимические характеристики, как ширина реки, скорость течения, тип грунта, качество воды, минерализация варьируют для многих водотоков из различных географических регионов. Однако можно предположить, что рассчитанная диагностическая ценность большей части видов определяется в первую очередь широтным природно-климатическим градиентом. При этом нельзя не принимать во внимание, что локализация встречаемости некоторых таксонов может вызываться факторами эволюционной истории, ландшафтными особенностями, наличием барьеров для инвазий и проч.

Мы полагаем также, что выделенные комбинации наиболее часто совместно встречающихся видов имеют в значительной мере статистический смысл, а не являются результатом биотических отношений между ними.

В настоящей публикации мы остановились на расчете диагностических индексов, группируя пробы по зональному принципу. Методически эти расчеты идентичны и для более детальных градаций, выделяющих отдельные водотоки или их биотопы.

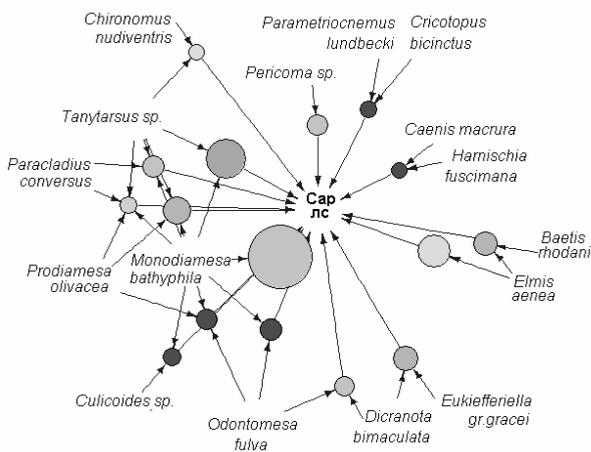


Рис. 2. Визуализация в форме графа 16 лучших правил, ассоциированных со средними и малыми реками лесостепной зоны Саратовского водохранилища

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав донных сообществ малых и средних рек имеет выраженную закономерность изменчивости в зависимости от широтного градиента природно-климатических условий. Однако ее общий непрерывный характер может резко нарушаться из-за гетерогенности условий окружающей среды и особенностей природного ландшафта. Например, изолированность и высокая минерализация рек

бассейна оз. Эльтон обусловили появление донных сообществ с уникальным таксоценозом. В целом наблюдаемая пространственная трансформация видового состава при смене природно-климатических зон может быть охарактеризована как «прерывистый (или акцентированный)» широтный градиент.

Использование индексов диагностической значимости, учитывающих различную встречаемость видов в разных биотопах, является эффективным методом оценки пространственной изменчивости таксономической структуры сообществ. Сформированные списки диагностических видов показывают закономерный переход ценоотической роли от одних ведущих таксонов к другим в последовательности водоотоклов бассейнов водохранилищ Волжского каскада.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 15-04-03341, 1717-04-00135).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинченко Т. Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти : Кассандра, 2011. 258 с.

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

Сафронова И. Н., Юрковская Т. К. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 11. С. 1121 – 1144.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 5. С. 530 – 540.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп : статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти : Кассандра, 2014. 314 с.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Розенберг Г. С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти : Кассандра, 2012. 257 с.

Anderson M. J. A new Method for non-parametric Multivariate Analysis of Variance // Australian Ecology. 2001. Vol. 26, iss. 1. P. 32 – 46.

Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // J. of Vegetation Science. 2002. Vol. 13, iss. 1. P. 79 – 90.

De Caceres M., Legendre P. Associations between species and groups of sites : indices and statistical inference // Ecology. 2009. Vol. 90, iss. 12. P. 3566 – 3574.

De Caceres M., Legendre P., Wiser S., Brotons L. Using species combinations in indicator value analyses // Methods in Ecology and Evolution. 2012. Vol. 3, iss. 6. P. 973 – 982.

Community Ecology / eds. *J. Diamond, T. J. Case*. New York : Harper and Row, 1986. 665 p.

Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997. Vol. 67, iss. 3. P. 345 – 366.

Hahsler M., Grun B., Hornik K. «Arules» – A Computational Environment for Mining Association Rules and Frequent Item Sets // J. of Statistical Software. 2005. Vol. 14, iss. 15. P. 1 – 25.

He F., Legendre P. Species diversity patterns derived from species – area models // Ecology. 2002. Vol. 83, iss. 5. P. 1185 – 1198.

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

Legendre P., Gallagher E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // *Oecologia*. 2001. Vol. 129, iss. 2. P. 271 – 280.

Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. 3rd ed. Amsterdam : Elsevier Science BV, xvi + 990 p.

Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17, iss. 6. P. 809 – 818.

Zinchenko T. D., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Golovatyuk L. V. Rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 722. P. 115 – 128.

УДК 591.55:591.58:599.32

**РЕАКЦИЯ РЫЖИХ ПОЛЁВОК (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER, 1780)
НА ЛОВУШКИ С ЗАПАХОМ СИНАНТРОПНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ
(*MUS MUSCULUS* s.l.) (MAMMALIA: RODENTIA):
ПОЛЕВОЙ ЭКСПЕРИМЕНТ**

**И. А. Жигарев^{1,2}, В. В. Алпатов^{1,2}, В. А. Бабилов¹,
А. О. Щукин¹, Е. В. Котенкова²**

¹ *Московский педагогический государственный университет
Россия, 129164, Москва, Кибальчича, 6*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: i.zhigarev@gmail.com*

Поступила в редакцию 31.05.17 г.

Реакция рыжих полёвок (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) на ловушки с запахом синантропных домашних мышей (*Mus musculus* s.l.) (Mammalia: Rodentia): полевой эксперимент. – Жигарев И. А., Алпатов В. В., Бабилов В. А., Щукин А. О., Котенкова Е. В. – В полевых экспериментах в августе 2016 г. проверялась гипотеза избегания экзoантропным лесным видом грызунов – рыжей полёвкой – запаха мочи синантропных домашних мышей. На двух площадках по 4 га каждая проведено по одному учету мелких млекопитающих продолжительностью по 12 суток методом мечения с повторными отловами зверьков в живоловки. В каждом учете одновременно экспонировали 200 трапиковых ловушек (по две в 100 точках), их проверяли дважды в сутки – утром и вечером. Одна ловушка в паре служила контролем, вторая – была опытной, на поролон которой ежедневно наносили 20 мкл мочи синантропных домашних мышей. Суммарно все рыжие полёвки чаще выбирали ловушку без запаха (60.8% против 39.2%, $\chi^2 = 3.7$, $p = 0.054$). У половозрелых особей отмечена недостоверная тенденция к избеганию ловушек с запахом. Неполовозрелые (субадультные и ювенильные) рыжие полёвки достоверно избегали ловушки с запахом (соотношение 2 : 1, $\chi^2 = 5.74$, $p = 0.017$). Построение обобщенных линейных смешанных моделей с использованием разных параметров показало значимое влияние возраста полёвок на выбор ловушки без запаха. Обсуждается возможная репеллентная роль серосодержащих соединений мочи синантропных видов домашних мышей.

Ключевые слова: *Myodes glareolus*, обонятельные сигналы, репеллент, реакция на ловушки, домашние мыши, метод повторных поимок.

Reaction of bank voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) to traps with the odor of synanthropic house mice (*Mus musculus* s.l.) (Mammalia: Rodentia): a field experiment. – Zhigarev I. A., Alpatov V. V., Babikov V. A., Shchukin A. O., and Kotenkova E. V. – Our hypothesis that the exoanthropic forest rodent species (e.g. bank voles) avoid the urinary odor of the synanthropic house mice was tested in field experiments in August 2016. One count of small mammals was carried out in each of two 4-ha fields by the capture-mark-recapture technique during 12 days. 200 live traps (100 points, 2 traps per point) were exposed and controlled twice a day (early in the morning and in the evening) in each count. One trap in every pair served as a reference, while the second was an experimental one whose foam rubber was applied by 20 μ l of the urine of the synanthropic house mice every day. Generally, bank voles chose the odorless trap more often (60.8% vs. 39.2%, $\chi^2 = 3.7$, $p = 0.054$). Adult individuals had a non-significant tendency to avoid the odor-emitting traps. Immature (subadult and juvenile) bank voles reliably avoided the odor-emitting traps (a 2:1 ratio, $\chi^2 = 5.74$, $p = 0.017$). GLM showed an influence of vole age on the choice

of the odorless traps. The potential repellent role of sulfur-containing compounds in mouse urine is discussed.

Key words: *Myodes glareolus*, olfactory cues, repellent, response to traps, house mouse, capture-mark-recapture technique.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-346-356

ВВЕДЕНИЕ

На частоту попадания грызунов в ловушки оказывают влияние разнообразные факторы. К ним относятся: плотность популяций, степень активности зверьков, тип приманки; тип используемых ловушек; сезон года и погода; особенности биотопа, в котором проводят отлов; специфика локального места постановки ловушки; видоспецифические, половые и возрастные особенности реакции зверьков на ловушки, которые зачастую определяются степенью выраженности неофобии; запахи и многие другие (Котенкова и др., 1992; Жигарев, 1993; Котенкова, 1995 а; Tasker, Dickman, 2002). Одним из важных факторов, определяющих частоту попаданий зверьков в ловушку, является запах (Котенкова, 1995 б; Олейниченко, 2015). Этот аспект ранее изучался в связи с тремя основными проблемами: 1) с целью использования запахов как аттрактантов (репеллентов) для привлечения (отпугивания) грызунов (Stoddart, 1982; Drickamer, 1984); 2) для оценки влияния остающегося в ловушках запаха на результаты учета численности и оценки размещения зверьков в пространстве (Stoddart, 1982; Wuensch, 1982); 3) для проверки в естественных условиях результатов лабораторных экспериментов по исследованию реакции на обонятельные сигналы (Musso et al., 2017). В качестве доноров запаха использовали: представителей своего вида; других видов млекопитающих, обычно сходных по размеру тела и симпатричных; хищников и человека. В ряде обзорных работ (Котенкова, 1995 а; Tasker, Dickman, 2002) приводятся данные конкретных исследований, показывающие, что реакция грызунов на запах, который имеется в ловушке, зависит от следующих факторов: видовой принадлежности, пола, возраста и социального статуса как донора, так и реципиента запаха. Предпочтение ловушек с запахом конспецификов может изменяться на прямо противоположное в зависимости от сезона, в частности, оно различается в период размножения и в период покоя (Daly et al., 1978, 1980). Выявлено, что запах хищника оказывает отпугивающее воздействие на ряд видов мелких млекопитающих, в том числе и при нанесении его в ловушки (Stoddart, 1976, 1982; Dickman, Doncaster, 1984); особенно хорошо реакция выражена в тех случаях, когда изучаемый вид служит жертвой для данного хищника (Dickman, 1992; Drickamer et al., 1992; Kats, Dill, 1998).

Новые перспективы этих исследований, в том числе и возможность расшифровки кода сигнала, открыло описание функциональной роли семейства обонятельных рецепторов (TAARs). Они специализированы на восприятии сигналов тревоги, а также запаха хищника (Liberles, Buck, 2006). Семейство рецепторов TAARs в совокупности с прямыми проекционными зонами представляет собой уникальную сенсорную субсистему млекопитающих («третья обонятельная система»), специализированную на восприятии межвидовых сигналов, которые вызы-

вают стереотипные инстинктивные реакции (Johnson et al., 2012). Наряду с воме-роназальной или дополнительной обонятельной системой, эта подсистема участвует в регуляции врождённых форм поведения. Открыт «универсальный сигнал хищника» – 2-фенилэтиламин, обнаруженный в моче 38 видов хищных и являющийся продуктом переваривания мясной пищи (Ferreto et al., 2011; Apfelbach et al., 2015). Его наличие хорошо объясняет, почему грызуны избегают запаха аллопатрических хищников, с которыми они никогда не встречались и не связаны эволюционно, но не даёт ответа на вопрос, почему грызуны демонстрируют полный комплекс вторичных оборонительных реакций только по отношению к симпатрическим специализированным хищникам (Вознесенская, Маланьина, 2013). Этот факт указывает на способность идентифицировать видовую принадлежность хищника жертвой только на основе химических сигналов (Apfelbach et al., 2005; Osada et al., 2013; Voznessenskaya, 2014). Таким образом, сигнал хищника состоит из нескольких компонентов. Помимо универсальных составляющих, провоцирующих стереотипные реакции, он включает соединения, которые несут информацию о видовой и половой принадлежности хищника, а также его статусе (физиологическом и метаболическом). Из экскретов хищников выделены и химически идентифицированы биологически активные соединения, оказывающие репеллентное воздействие или вызывающие реакцию страха у грызунов. Например, 2,3,5-триметил-3-тиазолин (ТМТ) – компонент, содержащийся в экскрементах лисицы (Fendt, Endres, 2008) и подавляющий размножение грызунов, а также уникальная аминокислота кошачьих L-фелинин (Вознесенская, Маланьина, 2013).

По всей видимости, такие воздействия могут оказывать не только соединения, содержащиеся в экскретах хищника. В экспериментальных условиях было показано, что при экспозиции запаха синантропного вида домового мыши (*Mus musculus* L., 1758) фертильность впервые спарившихся с самцами самок гемисинантропного вида – восточноевропейской полёвки (*Microtus levis* Miller, 1908) снижается (Котенкова, 2006; Котенкова, Осадчук, 2009). Представители этого склонного к факультативной синантропии вида полёвок и экзоантропного вида (рыжая полёвка *Myodes glareolus*) избегали запах синантропных домовых мышей *M. musculus* в большей степени, чем запах экзоантропной курганчиковой мыши (*M. spicilegus* Petenyi, 1882) или кролика (*Oryctolagus cuniculus* L., 1758). При предъявлении в одном рукаве Y-образного лабиринта запаха *M. spicilegus*, а в другом – воды, наблюдалась тенденция к избеганию этого запаха у полёвок, но выраженная слабее, чем по отношению в запаху *M. musculus* в аналогичном варианте опыта (Баженов и др., 2013).

Сильный запах выдает присутствие домовых мышей не только людям, но и хищникам, по этой причине не должен поддерживаться отбором. Вполне возможно, что резкий запах мочи синантропных домовых мышей может быть адаптацией, направленной на удержание и защиту территории от других видов грызунов в условиях искусственных построек, созданных человеком, и является предупреждающим (апосематическим) запахом по отношению к конкурентам (Баженов и др., 2013). Кроме того, резкий запах мог закрепиться в ходе эволюции и как способ подавления размножения других видов грызунов (Котенкова, 2006). В таком слу-

РЕАКЦИЯ РЫЖИХ ПОЛЁВОК (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER, 1780)

чае возможность монополизовать ресурс оказывается выгоднее «трат», связанных с усилением пресса хищников. Поскольку домовые мыши обитают не только в постройках человека, возникает вопрос о репеллентом действии их запаха на другие виды в естественных условиях.

Цель данного исследования – определить, вызывает ли запах мочи синантропных домовых мышей реакцию избегания у экзотропного лесного вида грызунов – рыжей полёвки (*Myodes glareolus*) в естественных условиях при его нанесении в ловушки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые эксперименты по оценке реакции рыжих полёвок на запах мочи синантропных домовых мышей были проведены в сосново-еловых лесах окрестностей г. Черноголовка Ногинского района Московской области в августе 2016 г.

На двух стационарных площадках размером по 4 га каждая, проведено по одному учету мелких млекопитающих в течение 12 суток методом мечения с повторными отловами зверьков в живоловки. Обе площадки были разбиты на квадраты со стороной 10 м. Ловушки выставляли в шахматном порядке с интервалом в 20 м. Для уменьшения привыкания зверьков к живоловкам каждые трое суток меняли их местоположение, переставляя на 10 м по прямой или в сторону (Жигарев, 2004, 2006). Таким образом, на площадке ловушки одновременно стояли в 100 точках, равномерно облавливая площадь 4 га.

В каждой точке выставляли по две конструктивно одинаковые трапиковые живоловки, расположенные параллельно и рядом, входом в одну сторону. Каждая содержала стандартную приманку и подкормку (черный хлеб с нерафинированным подсолнечным маслом, который меняли ежедневно) и кусок поролон (7×7×7 мм), закрепленного на внутренней стенке. Одна ловушка в паре служила контролем, вторая – была опытной, на поролон которой ежедневно наносили дозатором BIONIT Proline (Biohit, Финляндия) 20 мкл мочи синантропного вида домовых мышей.

Все ловушки были чистыми, обработанные парогенератором Karcher SC1.020 (Kärcher Futuretech GmbH, Германия), использовалась вода без моющих средств. В случае обнаружения в ловушке зверька, насекомых или слизней, ее изымали и тщательно промывали в стационарных условиях. На ее место выставляли чистую.

Таким образом, в каждом учете одновременно экспонировалось 200 трапиковых ловушек (по две в 100 точках), их проверяли дважды в сутки – утром и вечером.

У отловленных животных определяли вид, пол, возрастное состояние (adultные, субadultные, ювенильные), участие самок в размножении (беременные, кормящие, яловые). Зверьков метили путем ампутации пальцев в разных комбинациях.

Мочу белых лабораторных домовых мышей собирали у половозрелых зверьков в чашки Петри при взятии животных-доноров в руки или при высаживании их в специальные клетки из сетки (12×6×6 см), под которые ставили чашки Петри. Мочу от пяти животных (трех самцов и двух самок) сливали в одну пробирку, имитируя запах семейной группы. Свежесобранную мочу замораживали порцион-

но в пробирках Эппендорф при температуре -18°C , а размораживали лишь перед началом эксперимента. Ранее было показано, что химический состав мочи лабораторных мышей и мышей из естественных популяций сходен, что позволяет использовать в опытах мочу первых (Soini et al., 2009; Mucignat-Caretta et al., 2010).

За время проведения эксперимента на двух площадках отработано 4800 ловушко-суток. Отловлено 119 особей европейской рыжей полёвки и 179 особей других видов мелких млекопитающих. Общее количество поимок рыжих полёвок составило 174. Случаи, когда в обе ловушки (контрольную и с запахом) попадались сразу два зверька (одного или разных видов) из расчетов исключали.

Для анализа оценки влияния запаха на выбор ловушки использовали метод хи-квадрат. Расчеты проводили в среде STATISTICA 6.0.

Влияние различных характеристик (совместных и отдельных) на выбор ловушки оценивали с помощью обобщенных линейных смешанных моделей. В качестве биномиальной зависимой переменной использовали тип ловушки (1 – контроль, 0 – опыт). В качестве независимых переменных рассматривали пол, возраст зверьков (половозрелые/неполовозрелые), опыт зверька при контакте с ловушкой (первая поимка/вторая и последующие поимки), время поимки в течение суток (утро/вечер) и взаимодействие этих факторов в разных комбинациях. Индивидуальный номер зверька использовали в качестве случайного фактора во избежание псевдореplikаций. Модели ранжировали по информационному критерию Акаике, скорректированному для малых выборок (AICc). Модели, обладающие значениями $\Delta\text{AICc} < 2$ единиц критерия, считали адекватно описывающими данные (Шитиков и др., 2016; Anderson et al., 1994). Значимость влияния факторов оценивали с помощью β -коэффициентов и их ошибок. Модели строили с помощью программного модуля lme4 (Bates et al., 2016) и ранжировали в программном модуле MuMIn (Barton, 2016) в среде R (R Core Team, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведение полевого эксперимента основывалось на предположении, что в естественной лесной среде экзотропный вид мышевидных грызунов – рыжая полёвка, встречает запах синантропного вида домовых мышей впервые. Поэтому реакция должна быть врожденной, а не приобретенной.

Суммарно все рыжие полёвки чаще выбирали ловушку без запаха (60.8 против 39.2%) (табл. 1). Важно отметить, что частота выбора рыжими полёвками, принадлежащих к разным половозрастным группам, ловушек «без запаха» всегда смещена в большую сторону, по сравнению с долей выбора «с запахом» (см. табл. 1). Статистическую оценку различия частот выбора ловушки проводили критерием хи-квадрат. Нулевая гипотеза строилась на предположении, что выбор должен быть равновероятным. Сравнительная оценка распределения частот у взрослых, половозрелых особей рыжих полёвок показывает практически равновероятный выбор ловушки и не дает оснований отвергать нулевую гипотезу и утверждать о наличии реакции этих зверьков на запах домовых мышей. Также нет достоверной реакции на запах у разных полов. В то же время реакция неполовозрелых (субадультных и ювенильных) рыжих полёвок имеет выраженную тенденцию избега-

РЕАКЦИЯ РЫЖИХ ПОЛЁВОК (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER, 1780)

ния ловушек с запахом (соотношение фактически 2 : 1, см. табл. 1), а статистическая значимость выбора высока ($\chi^2 = 5.74$, при достоверных отличиях $p = 0.017$).

Таблица 1

Сравнение выбора рыжими полёвками ловушки с запахом или без запаха мочи домашней мыши в условиях полевого эксперимента

Половозрастные группы рыжих полёвок	Всего случаев	Выбор ловушки (доля):		Сравнение долей с равновероятным распределением	
		без запаха	с запахом	χ^2	p
Все особи	158	0.608	0.392	3.7	0.054
Половозрелые	64	0.516	0.484	0.03	0.86
Субadultные	78	0.667	0.333	4.46	0.035
Ювенильные	14	0.714	0.286	1.35	0.246
Неполовозрелые (суммарно)	92	0.674	0.326	5.74	0.017
Самцы	82	0.598	0.402	1.58	0.21
Самки	76	0.618	0.382	2.16	0.14

Примечание. Полукурсивным выделены достоверные отличия.

Для выявления совместного и раздельного влияния половозрастных и других переменных характеристик (таких как время поимки и опыт «общения» зверька с ловушкой) на выбор зверьками ловушек была проведена оценка с использованием обобщенных линейных смешанных моделей. Было построено 20 моделей, из которых только 4 имели значение информационного критерия Акаике (AICc) меньше двух единиц (табл. 2).

Таблица 2

Результаты моделирования влияния половозрастных характеристик и других переменных на выбор ловушки рыжими полёвками (приведены модели со значениями $\Delta AICc \leq 2$)

Модель	Число параметров в модели	AICc	$\Delta AICc$	Вес модели
Возраст	3	213.763	0.000	0.24
Возраст+опыт зверька	4	215.469	1.705	0.10
Возраст+пол	4	215.716	1.953	0.09
Константная модель	2	215.738	1.975	0.09

Примечание. + обозначает наличие нескольких параметров модели.

Согласно лучшей модели на выбор ловушки значимо влиял только возраст рыжих полёвок: неполовозрелые зверьки выбирали ловушки без запаха достоверно чаще, чем половозрелые ($\beta = 1.002 \pm 0.416$, $p = 0.01$, 95% конфиденциальные интервалы 0.193, 1.841). Пол зверьков значимого эффекта на выбор ловушки не оказывал ($\beta = 0.144 \pm 0.337$, $p = 0.67$, 95% конфиденциальные интервалы 0.515, 0.829); так же как и опыт «общения» зверьков с ловушкой ($\beta = 0.655 \pm 0.508$, $p = 0.20$, 95% конфиденциальные интервалы 0.331, 1.684). Незначимым оказалось и время поимки зверьков.

Таким образом можно утверждать, что у молодых (неполовозрелых) рыжих полёвок в естественной обстановке имеется статистически значимая отрицательная реакция на запах синантропных домашних мышей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Химическая коммуникация является ведущей формой передачи и получения информации для большинства видов мелких млекопитающих, при этом реакция на обонятельные сигналы может носить врожденный характер или формироваться и модифицироваться в результате раннего опыта (Котенкова и др., 2017; Суров, Мальцев, 2016; Doty, 2010; Wyatt, 2014; Kotenkova et al., 2017). Одним из наиболее перспективных направлений исследований в области изучения обоняния на сегодняшний день является межвидовая химическая коммуникация. Усилия ведущих лабораторий мира сосредоточены на расшифровке сигналов, несущих информацию об опасности («alarm pheromones») и, в частности, сигналов хищника. Наши исследования показали, что похожее воздействие на грызунов могут оказывать химические сигналы других видов мелких млекопитающих, не являющихся хищниками, в частности синантропных домовых мышей. Согласно полученным нами результатам неполовозрелые особи (субадультные и ювенильные) рыжих полёвок достоверно чаще выбирают ловушки без запаха, т. е. запах мочи домовых мышей является для них в определенной степени репеллентным. В опытах, проведенных в лаборатории ранее, мы показали, что половозрелые рыжие полёвки избегают запах синантропных домовых мышей в Y-образном лабиринте (Баженов и др., 2013). В естественных условиях статистически значимого избегания этого запаха нами не обнаружено. Это может быть связано с более низкой концентрацией тех веществ мочи мышей, которые отпугивают полёвок, при работе в полевых условиях по сравнению с экспериментальными. Тем не менее, у молодых зверьков такая реакция имеется и в естественных условиях, что указывает на более высокую степень репеллентности запаха мочи мышей для молодых особей и врожденный характер ответа. Наша гипотеза состоит в том, что резкий запах направлен на отпугивание других видов грызунов от хорошо освоенного домовыми мышами пространства – построек человека. Выраженное избегание этого запаха у молодых особей рыжих полёвок вызывает особый интерес, поскольку именно они в большей степени склонны к расселению и могут занимать освободившиеся участки территорий (Жигарев, 1997, 2005).

Резкий запах мочи синантропных видов мышей, ощущаемый человеком, в значительной степени определяется наличием серосодержащих соединений (Mucignat-Caretta et al., 2010) и, в частности, 2-сек-бутил-4,5-дигидротиазолом (СБТ) (Kwak et al., 2016). Это соединение является феромоном, стимулирующим агрессивность самцов (Novotny et al., 1985). Имеются данные, подтверждающие, что СБТ является феромоном тревоги домовых мышей. При испуге его выделяют также и самки (Brechtbühl et al., 2013). В отличие от других серосодержащих феромонов мочи мышей, это соединение не содержится в пищевых продуктах и специфично именно для синантропных видов мышей (Kwak et al., 2016). Не исключено, что именно СБТ, возможно в комплексе с другими серосодержащими компонентами мочи домовых мышей, и оказывает репеллентное воздействие на другие виды грызунов.

Как мы уже отмечали ранее (Баженов и др., 2013), можно провести аналогию действия СБТ и запаха хищников на поведение и размножение грызунов. В усло-

РЕАКЦИЯ РЫЖИХ ПОЛЁВОК (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER, 1780)

виях лаборатории показано, что у ряда видов млекопитающих запах хищника вызывает врожденную реакцию страха, что позволяет использовать синтетические аналоги компонентов выделений плотоядных в качестве репеллентов (Lindgren et al., 1995). Недавние исследования показали, что структура молекулы СБТ сходна с таковой компонентов экскретов хищников, вызывающих реакцию страха у грызунов, в частности, с гетероциклическими серосодержащими и азотосодержащими соединениями (например, с 2,3,5-триметил-3-тиазолином (ТМТ), о которых шла речь во введении (Brechbühl et al., 2013).

Показано, что одно и то же химическое соединение может быть феромоном во внутривидовой коммуникации и выступать в роли гетеротелергона (вещества, действующего на представителей других видов (Киришенблат, 1968)), или кайромона (вещества, выделяемого организмом в окружающую среду и оказывающего специфическое действие на представителей других видов (Биологический энциклопедический словарь, 1986)). Примером может служить серосодержащая аминокислота L-фелинин и ее производные, обнаруженные в моче домашней кошки, которые не только подавляют размножение крыс и мышей (Voznessenskaya, 2014), но и несут информацию о половой принадлежности хищника и его социальном статусе (Miyazaki et al., 2006, 2008).

Приведенные здесь данные дают основания для дальнейшего изучения воздействия СБТ и других соединений мочи синантропных домашних мышей на поведение экзоантропных и гемисинантропных видов мелких млекопитающих, имеющих разные потенции к освоению человеческих построек и, в том числе, для подтверждения наличия или отсутствия репеллентных свойств этих соединений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10269).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженов Ю. А., Караман Н. К., Шепелев А. А., Осипова О. В., Котенкова Е. В. Ольфакторное сигнальное поле синантропных домашних мышей как фактор, оказывающий влияние на формирование видового состава населения грызунов в постройках // Поволж. эколог. журн. 2013. № 3. С. 239 – 248.
- Биологический энциклопедический словарь / под ред. М. С. Гилярова, А. А. Бабаева, Г. Г. Винберга, Г. А. Заварзина и др. 2-е изд. М. : Сов. энцикл., 1986. 864 с.
- Вознесенская В. В., Маланьина Т. В. Влияние химических сигналов хищника *Felis catus* на репродукцию домашней мыши *Mus musculus* // Докл. РАН. 2013. Т. 453, № 2. С. 227 – 229.
- Жигарев И. А. Изменение плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмоскovie // Зоол. журн. 1993. Т. 72, № 12. С. 117 – 137.
- Жигарев И. А. Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях южного Подмоскovie // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 2. С. 212 – 223.
- Жигарев И. А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмоскovie (популяционный аспект). М. : Прометей, 2004. 232 с.
- Жигарев И. А. Локальная плотность и индивидуальные участки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях южного Подмоскovie // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 6. С. 719 – 727.
- Жигарев И. А. Организация и устойчивость рекреационных сообществ (на примере мелких млекопитающих) : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 455 с.

Кириенблат Я. Д. Телергоны – химические средства воздействия животных. М. : Наука, 1968. 107 с.

Котенкова Е. В. Реакция грызунов на средства истребления и факторы, ее определяющие // Рэт Инфо. 1995 а. № 2 (14). С. 3 – 5.

Котенкова Е. В. Применение феромонов с целью ограничения численности грызунов // Рэт Инфо. 1995 б. № 3 (15). С. 6 – 10.

Котенкова Е. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяционная экология животных : материалы междунар. конф. «Проблемы популяционной экологии животных», посвящ. памяти акад. И. А. Шилова. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2006. С. 304 – 305.

Котенкова Е. В., Осадчук Л. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Докл. РАН. 2009. Т. 426, № 2. С. 283 – 285.

Котенкова Е. В., Федорович Е. В., Мешкова Н. Н. Отношение домовых мышей к капканам: влияние иерархического положения особи в группе // Поведение и коммуникация млекопитающих / отв. ред. В. Е. Соколов. М. : Наука, 1992. С. 168 – 189.

Котенкова Е. В., Мальцев А. Н., Амбарян А. В. Влияние раннего обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих : эволюционные аспекты // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78, № 4. С. 21 – 39.

Олейниченко В. Ю. Реакции мелких млекопитающих на запах предшественника при контакте с ловушками // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 8. С. 923 – 937.

Суров А. В., Мальцев А. Н. Анализ химической коммуникации млекопитающих: зоологический и экологический аспекты // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 12. С. 1449 – 1458.

Шитиков Д. А., Гагиева В. А., Большакова М. М. Возрастное соотношение и выживаемость в локальной популяции обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*, Passeriformes, Fringillidae) по данным кольцевания // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 3. С. 335 – 343.

Anderson D. R., Burnham K. P., White G. C. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data // Ecology. 1994. Vol. 75, iss. 6. P. 1780 – 1793.

Apfelbach R., Blanchard C. D., Blanchard R. J., Hayes R. A., McGregor I. S. The effects of predator odors in mammalian prey species : a review of field and laboratory studies // Neuroscience Biobehavioral Reviews. 2005. Vol. 29, iss. 8. P. 1123 – 1144.

Apfelbach R., Soini H. A., Vasilieva N. Y., Novotny M. V. Behavioral responses of predator-naïve dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*) to odor cues of the European ferret fed with different prey species // Physiology and Behavior. 2015. Vol. 146. P. 57 – 66.

Ayers L. W., Asok A., Heyward F. D., Rosen J. B. Freezing to the predator odor 2,4,5-dihydro-2,5-trimethylthiazoline (TMT) is disrupted by olfactory bulb removal but not trigeminal deafferentation // Behavioural Brain Research. 2013. Vol. 253. P. 54 – 59.

Barton K. MuMIn : Multi-Model Inference. R package version 1.15.6 // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn> (accessed 29 January 2017).

Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. lme4 : Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1–12edn // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html> (accessed 29 January 2017).

Brechbühl J., Fabian M., Klaeya M., Nenniger-Tosato M., Hurnia N., Sporkertb F., Giroudb C., Broilleta M.-C. Mouse alarm pheromone shares structural similarity with predator scents // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 2013. Vol. 110, № 12. P. 4762 – 4767.

Daly M., Wilson M. I., Fauz S. F. Seasonally variable effects of conspecific odors upon capture of deer mice (*Peromyscus maniculatus gambelii*) // Behavioral Biology. 1978. Vol. 23, iss. 2. P. 254 – 259.

Daly M., Wilson M. I., Behrends P. Factors affecting rodents' responses to odours of strangers encountered in the field: experiments with odour-baited traps // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1980. Vol. 6, № 4. P. 323 – 329.

Dickman C. R. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus* // Ecology. 1992. Vol. 73, № 1. P. 313 – 322.

Dickman C. R., Doncaster C. P. Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odour // J. of Zoology. 1984. Vol. 204, iss. 4. P. 521 – 531.

Drickamer L. C. Captures of two species of *Peromyscus* at live traps baited with male and female odors // J. of Mammalogy. 1984. Vol. 65, iss. 4. P. 699 – 702.

Drickamer L. C., Mikesic D. G., Shaffer K. S. Use of odor baits in traps to test reactions to intra- and interspecific chemical cues in house mice living in outdoor enclosures // J. of Chemical Ecology. 1992. Vol. 18. P. 2223 – 2250.

Doty R. L. The great pheromone myth. Baltimore : The Johns Hopkins University Press, 2010. 278 p.

Fendt M., Endres T. 2,3,5-Trimethyl-3-thiazoline (TMT), a component of fox odor - just repugnant or really fear-inducing? // Neuroscience Biobehavioral Reviews. 2008. Vol. 32, iss. 7. P. 1259 – 1266.

Ferrero D. M., Lemon J. K., Fluegge D., Pashkovski S. L., Korzan W. J., Datta S. R., Spehr M., Fendt M., Liberles S. D. Detection and avoidance of a carnivore odor by prey // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 2011. Vol. 108, № 27. P. 11235 – 11240.

Jonson M. A., Tsai L., Roy S. D. S., Valenzuela D. H., Mosley C., Magklara A., Lomvardas S., Liberles S. D., Barnea G. Neurons expressing trace amine-associated receptors project to discrete glomeruli and constitute an olfactory subsystem // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 2012. Vol. 109, № 33. P. 13410 – 13415.

Kats L. B., Dill L. M. The scent of death : Chemosensory assessment of predation risk by prey animals // Ecoscience. 1998. Vol. 5, iss. 3. P. 361 – 394.

Kotenkova E., Ambaryan A., Maltsev A. Cross-fostering of *Mus musculus* and *M. spicilegus* : Effect on response to conspecific odors // Chemical Senses. 2017. Vol. 42, iss. 1. P. 37 – 38.

Kwak J., Jackson M., Adam Faranda A., Osada K., Tashiro T., Mori K., Quan Y., Voznessenskaya V. V., Preti G. On the persistence of mouse urine odour to human observers : a review // Flavour and Fragrance J. 2016. Vol. 31, iss. 4. P. 267 – 282.

Liberles S. D., Buck L. B. A second class of chemosensory receptors in olfactory epithelium // Nature. 2006. Vol. 442, № 7103. P. 645 – 650.

Lindgren P. M. F., Sullivan T. P., Crump D. R. Review of synthetic predator odor semiochemicals as repellents for wildlife management in the Pacific Northwest // National Wildlife Research Center Repellents Conference. Lincoln : Univ. of Nebraska, 1995. P. 217 – 320.

Miyazaki M., Yamashita T., Hosokawa M., Taira H., Suzuki A. Species-, sex-, and age-dependent urinary excretion of cauxin, a mammalian carboxyl esterase family // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B : Biochemistry and Molecular Biology. 2006. Vol. 145, iss. 3. P. 270 – 277.

Miyazaki M., Yamashita T., Taira H. A., Suzuki A. The biological function of cauxin, a major urinary protein of the domestic cat (*Felis catus*) // Chemical Signals in Vertebrates 11 / eds. J. L. Hurst, R. J. Beynon, S.C. Roberts, T. D. Wyatt. New York : Springer, 2008. P. 51 – 60.

Mucignat-Caretta C., Redaelli M., Orsetti A., Perriat-Sanguinet M., Zagotto G., Ganem G. Urinary volatile molecules vary in males of the two European subspecies of the house mouse and their hybrids // Chemical Senses. 2010. Vol. 35, iss. 8. P. 647 – 654.

Musso A. E., Gries R., Zhai H., Takács S., Gries G. Effect of male house mouse pheromone components on behavioral responses of mice in laboratory and field experiments // J. of Chemical Ecology. 2017. Vol. 43, iss. 3. P. 215 – 224.

Novotny M. V., Harvey S., Jemiolo B., Alberts J. Synthetic pheromones that promote inter-male aggression in mice // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 1985. Vol. 82, № 7. P. 2059 – 2061.

Osada K., Kurihara K., Izumi H., Kashiwayanagi M. Pyrazine analogs are active components of wolf urine that induce avoidance and freezing behaviors in mice // PLoS One. 2013. Vol. 8, iss. 4. P. e61753.

R Core Team. R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <http://www.cran.r-project.org/> (accessed 29 January 2017).

Soini H. A., Wiesler D., Koyama S., Féron C., Baudoin C., Novotny M. V. Comparison of urinary scents of two related mouse species, *Mus spicilegus* and *Mus domesticus* // J. of Chemical Ecology. 2009. Vol. 35. P. 580 – 589.

Stoddart D. M. Effect of odour of weasels (*Mustela nivalis* L.) on trapped samples of their prey // Oecologia. 1976. Vol. 22, iss. 4. P. 439 – 441.

Stoddart D. M. Does trap odour influence estimation of population size of the short-tailed vole, *Microtus agrestis* // J. of Animal Ecology. 1982. Vol. 51, iss. 2. P. 375 – 386.

Tasker E. M., Dickman C. R. A review of Elliott trapping methods for small mammals in Australia // Australian Mammalogy. 2002. Vol. 23, № 1. P. 77 – 87.

Voznessenskaya V. V. Influence of cat odor on reproductive behavior and physiology in the house mouse: (*Mus musculus*) // Neurobiology of Chemical Communication / ed. C. Mucignat-Caretta. Boca Raton : CRC Press and Taylor and Francis, 2014. P. 389 – 405.

Wuensch K. L. Effect of scented traps on captures of *Mus musculus* and *Peromyscus maniculatus* // J. of Mammalogy. 1982. Vol. 63, iss. 2. P. 312 – 315.

Wyatt T. D. Pheromones and Animal Behaviour : Communication by Smell and Taste. 2nd ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2014. 419 p.

УДК 591.9(571.17)+591.5+598.2

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ г. КЕМЕРОВО И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

Н. В. Климова, К. В. Торопов

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

Поступила в редакцию 10.06.17 г.

Количественная характеристика сезонных аспектов населения птиц г. Кемерово и его окрестностей. – Климова Н. В., Торопов К. В. – На основе материалов круглогодичных учетов в г. Кемерово и его окрестностях в 1999 – 2001 гг. дана количественная оценка сезонных аспектов населения птиц. По всем обследованным местообитаниям охарактеризованы и сопоставлены сезонные изменения общей численности птиц, видового богатства, доминирующих видов, суммарной биомассы, количества трансформируемой птицами энергии, их ярусного распределения и фаунистического состава. Оценены отличия сезонной динамики населения птиц местообитаний, принадлежащих селитебному и лесополювому ландшафтам.

Ключевые слова: птицы, сезонные аспекты, плотность населения, видовое богатство, количество трансформируемой энергии, Кемерово, Западная Сибирь.

Quantitative characteristics of seasonal aspects of the bird population in Kemerovo City and its vicinities. – Klimova N. V. and Toropov K. V. – On the basis of the data of year-round accounts in the city of Kemerovo and its vicinities in 1999 – 2001 a quantitative assessment of seasonal aspects of the bird population is given. Seasonal changes of the total number of birds, the specific diversity, the dominating species, the total biomass, the amount of the energy transformed by birds, their multistage distribution and faunistic composition are characterized and compared for all habitats surveyed. Differences in the seasonal dynamics of the bird population in the habitats belonging to the residential and forest-field landscapes are estimated.

Key words: birds, seasonal aspects, population density, specific diversity, transformed energy, Kemerovo City, Western Siberia.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-357-368

ВВЕДЕНИЕ

Кемеровская область – промышленно развитый регион, где интенсивное использование природных ресурсов и загрязнение окружающей среды оказывает негативное воздействие на животный мир. Особенно неблагоприятное положение сложилось в северной части экологически уникальной Кузнецкой котловины. Здесь настоятельно необходимы организация специального наблюдения за состоянием среды и экологический контроль изменений экосистем. Одним из индикаторов степени благополучия экосистемы в целом служит пространственно-временная динамика населения птиц. Настоящая статья посвящена количественной харак-

теристике внутригодовых изменений орнитокомплексов г. Кемерово и его окрестностей по сезонным аспектам, выявленным в результате круглогодичных учетов птиц с нормированием их периодичности и объема, а также последующего факторного анализа полученных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Круглогодичные учеты птиц в г. Кемерово и его окрестностях проводили с 1999 по 2001 г. на десяти ключевых участках, на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах без ограничения ширины трансекта. Всех обнаруженных птиц регистрировали с одновременным определением расстояний от учетчика до каждой из них в момент обнаружения. Пересчет на площадь проводили по гармонической средней дальности обнаружения интервальным способом (Равкин, 1967; Равкин, Ливанов, 2008). Средние показатели обилия птиц для г. Кемерово в целом рассчитаны на 1 объединенный км² по соотношению площадей местообитаний в черте города. За двухнедельный отрезок времени (половину месяца) в каждом из местообитаний с учетом проходили по 5 км. Общая протяженность маршрутов – 1200 км. Названия видов птиц даны по А. И. Иванову (1976), лишь чернозобого дрозда, вслед за Л. С. Степаняном (2003), считали самостоятельным видом (*Turdus atrogularis* Jarocki, 1819), а не подвидом темнозобого.

Для расчета сезонных аспектов сообществ птиц в целом использовали программу классификации упорядоченных объектов (Куперштох, Трофимов, 1974). С ее помощью выявлены хронологические границы наиболее значимых внутригодовых изменений в орнитокомплексе каждого местообитания; отрезки времени между ними и принимали за сезонные аспекты. По окончании расчетов местообитания были объединены в группы по сходству сезонных аспектов населения птиц. По установленным сезонным аспектам для каждого местообитания проанализированы пространственно-временные изменения плотности населения птиц, его видового и фоновое богатства, ярусного распределения птиц, фаунистического состава населения, его суммарной биомассы и биоэнергетики, а также соотношения потребляемых кормов в рационе птиц. Доминантами считали виды, имеющие долю в орнитокомплексе не менее 10%, фоновыми – с обилием не менее 1 км². Для примерного расчета биомассы использованы данные из монографий «Птицы Советского Союза» (1951 – 1954), «Птицы Казахстана» (1960 – 1974) и справочника «Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР» (Виноградова и др., 1976). Для определения количества энергии, трансформируемой населением птиц, использованы формулы зависимости метаболизма от массы тела и температуры окружающей среды (Гаврилов, 1977). Сведения о среднемесячных температурах взяты из «Климатического атласа СССР» (1960). Названия типов фауны даны по Б. К. Штегману (1938), с небольшими уточнениями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По количеству, продолжительности и совпадению границ сезонных аспектов населения птиц обследованные местообитания делятся на три группы:

А) кварталы городской застройки (старая многоэтажная 1930 – 1950 гг., относительно старая многоэтажная 1960 – 1970 гг., новая многоэтажная 1980 – 1990 гг., деревянная одноэтажная) и промышленная зона;

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ

Б) *городские парки и пригородные поселки*;

В) *кедровые и мелколиственные леса*, а также *поля-перелески*.

Дискретность населения птиц отображают следующие аспекты:

а) *предвесенних кочевок* (группа А – с середины февраля до конца марта, группа Б – февраль – март, группа В – с середины февраля до середины апреля);

б) *весеннего прилета и перекочевок к местами гнездования* (группа А – с начала апреля до середины мая; группа Б – апрель; группа В – с середины апреля до середины мая);

в) *гнездования и начала вылета молодых* (группы А и В – с середины мая до конца июня; группа Б – с начала мая до середины июня);

г) *вылета молодых и послегнездовых кочевок* (группа А – июль; группа Б – с середины июня до конца июля; группа В – июль – август);

д) *предосенних кочевок и начала отлета* (группа А – с начала августа до середины сентября; группа Б – август – сентябрь; группа В – не прослеживается);

е) *осенних кочевок, пролета и отлета* (группа А – с середины сентября до середины октября; группа Б – не прослеживается; группа В – сентябрь);

ж) *осенне-зимних кочевок и прилета зимующих видов* (группа А – с середины октября до начала ноября; группа Б и В – с начала октября до середины декабря);

з) *относительной зимней стабилизации* (группа А – с начала декабря до середины февраля; группа Б – с середины декабря до конца января; группа В – с середины декабря до середины февраля).

Для селитебных ландшафтов весенние изменения в населении птиц начинаются на две недели раньше, чем в лесах и полях-перелесках, что обусловлено более ранним проявлением признаков фенологической весны (в том числе стаиванием снега). Аспект весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования везде в целом соответствует фенологической весне. В период вылета молодых и послегнездовых кочевок массовые виды птиц откочевывают с участков городской жилой и промышленной застройки, отчасти перемещаясь в парки и поселки. В лесопольном ландшафте, напротив, не происходит резких изменений, и послегнездовые кочевки плавно переходят в предосенние. Из-за более раннего прилета аспект осенне-зимних кочевок и прилета зимующих видов проявляется прежде в парках, поселках, лесах и полях-перелесках, а потом уже в городских жилых и промышленных кварталах. Зато в этих последних зимняя стабилизация населения птиц наступает раньше и длится дольше из-за более благоприятных кормовых и защитных условий.

В целом по г. Кемерово и его окрестностям летом видовое богатство птиц выше всего в полях-перелесках (68 – 73). В лесах, парках, поселках и в среднем по кварталам жилой и промышленной застройки оно вдвое ниже. Еще меньше этот показатель на участках многоэтажного жилья (14 – 20); в промзоне он минимален (10 – 12). Для прочих сезонов изменения видового богатства по местообитаниям не столь велики (10 – 30), за исключением периодов весеннего и осеннего пролета (и кочевок) в полях-перелесках (44 – 46).

Максимальные средние значения плотности населения птиц жилых кварталов и промышленной зоны (на 1 объединенный км²) отмечены во время предвесенних

Границы сезонных аспектов населения птиц г. Кемерово и его окрестностей в сравнении с фенологическими сезонами года, 1999–2001 гг.

Месяц	Апрель		Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Ноябрь		Декабрь		Январь		Февраль		Март																									
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2																								
Половина месяца																																																
Фенологические сезоны года	Весна												Лето												Осень												Зима											
В районах городской застройки	Весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования						Гнездования и начала вылета молодых						Вылета молодых и после-гнездовых кочевок						Предосенних кочевок и начала отлета						Осенних кочевок, пролета и отлета						Осенне-зимних кочевок и прилета зимующих птиц						Относительной зимней стабилизации						Предвесенних кочевок					
В городских парках и пригородных поселках	весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования						гнездования и начала вылета молодых						вылета молодых и последгнездовых кочевок						предосенних кочевок и отлета						осенних кочевок, пролета и отлета						осенне-зимних кочевок и прилета зимующих птиц						относительной зимней стабилизации						предвесенних кочевок					
В лесах и полях переписках	предвесенних кочевок						весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования						вылета молодых и начала гнездования и начала вылета молодых						вылета молодых и последгнездовых кочевок						осенних кочевок, пролета и отлета						осенне-зимних кочевок и прилета зимующих птиц						относительной зимней стабилизации						предвесенних кочевок					

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ

и осенне-зимних кочевков (1484 – 1507 особей/км²). В полтора раза меньше птиц в периоды осенних кочевков и относительной зимней стабилизации. Еще ниже их суммарное обилие весной и летом (611 – 874). Количественные значения и сезонная изменчивость показателей средней плотности населения весьма сходны с таковой для кварталов деревянной одноэтажной застройки. Внутри группы самое высокое суммарное обилие отмечено для орнитокомплексов участков старой многоэтажной застройки (выше средней в три – четыре раза), более низкое – для относительно старой и новой (выше средней в полтора-два раза), минимальное – для промзоны (вдвое-втрое ниже средней).

В городских парках плотность населения птиц также максимальна во время предвесенних и осенне-зимних кочевков (2175 – 2327). В периоды вылета молодых и летних кочевков она ниже в 1.6 – 1.8 раз, а во время весенних перекочевков, гнездования и относительной зимней стабилизации – вдвое. В пригородных поселках сезонные изменения суммарного обилия птиц выражены наиболее резко. Здесь оно максимально во время предосенних кочевков (8247), вдвое ниже – в предшествующий период вылета молодых и послегнездовых кочевков. Еще в 2 – 3 раза меньше этот показатель для предвесенне-весеннего и гнездового периодов; минимален он для времени относительной зимней стабилизации (1058).

В кедровых лесах птиц больше всего в гнездовой и послегнездовой периоды, а также на осенних кочевках (около 1000). Весной и на осенне-зимних кочевках их суммарное обилие ниже в 1.6 – 1.8 раз; в холодное время оно достигает минимума (149 – 199). В мелколиственных лесах максимальная плотность населения птиц также отмечена во время гнездования, вылета молодых и послегнездовых кочевков, но она в полтора раза ниже, чем в кедрачах (675 – 752). В отличие от последних, в период осенних кочевков и отлета суммарное обилие птиц сокращается вдвое. Минимально оно в холодное время года (19 – 89). Сезонная динамика плотности населения птиц полей-перелесков в целом похожа, но в результате послегнездовой перекочевки значительного количества особей из мелколиственных лесов суммарное обилие здесь вдвое больше как в позднелетнее время (1440), так в период осенних кочевков и отлета (766).

По обилию во всех селитебных местообитаниях круглый год доминирует домовый воробей (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758), а в холодное время года – еще и большая синица (*Parus major* Linnaeus, 1758). Сизый голубь (*Columba livia* Gmelin, 1789) преобладает на всех застроенных участках города в среднем, а по отдельным местообитаниям – в кварталах старой и относительно старой многоэтажной застройки, а также в промзоне. Полевой воробей (*Passer montanus* Linnaeus, 1758) в течение года входит в число доминантов по обилию в поселках, промзоне и в среднем по застроенным участкам города. В кварталах многоэтажной застройки его участие в населении птиц значительно в холодное время года, а на участках одноэтажной – в теплое. В периоды относительной зимней стабилизации и предвесенних кочевков в кварталах сельской и городской одноэтажной застройки среди преобладающих по обилию видов отмечен свиристель (*Bombycilla garrulus* Linnaeus, 1758). Во время вылета молодых и послегнездовых кочевков на участках относительно старой многоэтажной застройки значимо участие белопопая стрижа (*Apus pacificus* Latham, 1801).

В городских парках по обилию круглый год доминирует большая синица (*P. major*), причем осенью и зимой ее доля в населении птиц становится втрое больше (61 – 80% против 22 – 25%). Также весь год значимо участие полевого воробья (*P. montanus*), а в периоды гнездования, вылета молодых и послегнездовых кочевок – горихвостки-лысушки (*Phoenicurus phoenicurus* Linnaeus, 1758). В лесах во время весеннего прилета и на гнездовании преобладают зяблик (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758) и теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1758), в остальные периоды – пухляк (*Parus montanus* Baldenstein, 1827) и поползень (*Sitta europaea* Linnaeus, 1758). В кедрачах зимой столь же значимо участие большого пестрого дятла (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758), а в периоды весеннего прилета и осенних кочевок – дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes* Linnaeus, 1758). В мелколиственных лесах во время весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования в числе доминантов отмечен лесной конёк (*Anthus trivialis* Linnaeus, 1758), а в периоды позднелетних, осенних и осенне-зимних кочевок – московка (*Parus ater* Linnaeus, 1758). Она же преобладает по обилию в холодное время года в полях-перелесках. В этих же местообитаниях в периоды весеннего прилета, гнездования и послегнездовых кочевок доминирует черноголовый чекан (*Saxicola torquata* Linnaeus, 1758), а зимой – снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* Linnaeus, 1758) и щегол *Carduelis carduelis* Linnaeus, 1758). На предвесенних и осенних кочевках здесь значимо участие пухляка (*P. montanus*) и большой синицы (*P. major*), а в период весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования – полевого жаворонка (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758).

В среднем по участкам городской жилой и промышленной застройки (на 1 объединенный км²) суммарная биомасса птиц максимальна осенью и зимой (от 90 до 110 кг/км²). Весной и большую часть лета она ниже в 1.5 – 1.7 раза (63 – 66), несколько увеличиваясь в период предосенних кочевок и начала отлета (77). Сезонная изменчивость общей биомассы птиц по отдельным местообитаниям группы близка к таковой для плотности населения. Выше всего этот показатель для орнитоконплексов кварталов старой многоэтажной застройки (выше среднего по группе значения в 5 – 7 раз), меньше всего он в промзоне (ниже среднего – в 2 – 4 раза).

В городских парках наибольшая суммарная биомасса птиц отмечена в периоды весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования, а также вылета молодых и послегнездовых кочевок (103 – 118). Несколько ниже она на предвесенних и осенне-зимних кочевках (84 – 97), минимальна – в гнездовое время, а также в периоды предосенних кочевок и отлета, относительной зимней стабилизации (64 – 67). В пригородных поселках этот показатель, как и плотность населения, максимален для времени предосенних кочевок (354). Для предшествующего ему периода вылета молодых и послегнездовых кочевок он ниже вдвое, а для времени весеннего прилета и перекочевок, а также осенне-зимних кочевок – еще вдвое. Зимой минимален (39 – 56).

В кедровых борах суммарная биомасса птиц стабильна в относительно теплое время года, начиная с периода весеннего прилета и кончая временем осенних кочевок и отлета (29 – 34). Во время осенне-зимних кочевок она несколько ниже (24) и минимальна зимой (5 – 7). Для мелколиственных лесов этот показатель выше

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ

всего весной и летом (21 – 24). Для периода осенних кочевок он меньше втрое, а для времени предвесенних и осенне-зимних – еще вдвое-втрое, достигая минимума для аспекта относительной зимней стабилизации (0.5). В полях-перелесках сезонная изменчивость общей биомассы птиц осенью, зимой и весной почти такая же. Но в гнездовой период она здесь в полтора раза больше, чем в мелколиственных лесах, а на послегнездовых и осенних кочевках не снижается, а увеличивается вдвое (61 – 62).

По суммарной биомассе в населении птиц городских кварталов жилой и промышленной застройки преобладает сизый голубь (*C. livia*). В течение всего года доля этого вида в среднем составляет 50 – 70% и незначительна лишь на участках одноэтажной застройки. Наиболее значительно его участие в кварталах старой многоэтажной застройки (73 – 89%), заметно меньше оно в новой многоэтажной (в среднем треть всего населения). В поселках как вид, преобладающий по биомассе, сизый голубь отмечен лишь на гнездовании и в осенне-зимнее время. Домовый воробей (*P. domesticus*) и серая ворона (*Corvus cornix* Linnaeus, 1758) весь год находятся в числе доминантов в среднем по группе городских застроенных местобитаний, на участках новой многоэтажной, а также городской и сельской одноэтажной застройки; серая ворона – еще и в промзоне. В кварталах старой одноэтажной застройки участие домового воробья в суммарной биомассе значимо лишь в периоды гнездования, вылета молодых и послегнездовых кочевок, а в промзоне – на предосенних и весенних кочевках. Для участков многоэтажной застройки (за исключением старой) серая ворона в списке доминантов весной и на гнездовании, а для кварталов относительно старой многоэтажной – и зимой. Кроме того, в кварталах новой многоэтажной и одноэтажной застройки осенью и зимой среди преобладающих по биомассе видов отмечена большая синица (*P. major*). Только на участках новой многоэтажной застройки по этому показателю преобладают: весной и на гнездовании – галка (*Corvus monedula* Linnaeus, 1758), на послегнездовых и предосенних кочевках – грач (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758). В поселках, на весенних, предосенних и осенне-зимних кочевках в число доминантов входит полевой воробей (*P. montanus*), на предвесенних – свиристель (*B. garrulus*), в период весеннего прилета – скворец (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758).

В городских парках круглый год по биомассе преобладает серая ворона (*C. cornix*), в теплое время года – сизый голубь (*C. livia*), в холодное – большая синица (*P. major*), в период вылета молодых и послегнездовых кочевок – галка (*C. monedula*) и грач (*C. frugilegus*). В местообитаниях лесополевого ландшафта доминирует серая ворона, но в лесах ее доля в биомассе существенно ниже в послегнездовое время. Там же весной и летом в числе преобладающих видов отмечен зяблик (*F. coelebes*). В кедровых борах осенью и зимой среди доминантов отмечены большой пестрый дятел (*D. major*) и пухляк (*P. montanus*), на весенних, позднелетних и осенних кочевках – дубонос (*C. coccothraustes*), в периоды весеннего прилета и гнездования – большая горлица (*Streptopelia orientalis* Latham, 1758). В мелколиственных лесах зимой, в списке преобладающих по биомассе видов отмечены сорока (*Pica pica* Linnaeus, 1758), пухляк и поползень (*S. europaea*), на предвесенних и позднелетних кочевках – рябинник (*Turdus pilaris* Linnaeus,

1758) на весенних, осенних и осенне-зимних кочевках – тетерев (*Lyrurus tetrrix* Linnaeus, 1758) и обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758), на осенних – московка (*P. ater*) и большая синица. В полях-перелесках, в период весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования доминируют полевой жаворонок (*A. arvensis*) и рябинник (он также в числе преобладающих видов на осенних кочевках), на гнездовании – скворец (*S. vulgaris*), на послегнездовых кочевках – тетерев и клинтух (*Columba oenas* Linnaeus, 1758), а на осенне-зимних – грач (его стаи отмечены в октябре).

Сезонные изменения количества трансформируемой птицами энергии близки к таковым биомассы, только цифры показателей (тыс. ккал/сут.км²), как правило, ниже в 1.2 – 2.5 раза. В среднем по кварталам городской жилой и промышленной застройки, а также в пригородных поселках по биоэнергетике весь год преобладают сизый голубь (*C. livia*) и домовый воробей (*P. domesticus*). В холодное время года к ним присоединяется большая синица (*P. major*). Доля сизого голубя больше, чем домового воробья в кварталах старой и относительно старой многоэтажной застройки, а также в промзоне, но меньше – на участках новой многоэтажной. В кварталах городской и сельской одноэтажной застройки преобладает домовый воробей, а участие сизого голубя незначительно. Полевой воробей (*P. montanus*) входит в число доминантов по биоэнергетике в промзоне, а также на участках городской и сельской одноэтажной застройки. Серая ворона (*C. cornix*) отмечена в списке преобладающих видов преимущественно весной, однако в кварталах городской и сельской одноэтажной застройки она доминирует на послегнездовых и предосенних кочевках. В тех же местообитаниях зимой среди преобладающих по биоэнергетике видов отмечен свиристель (*B. garrulus*). На участках относительно старой многоэтажной застройки в послегнездовое время в их число входит белопопый стриж (*A. pacificus*), в кварталах новой многоэтажной весной и осенью – галка (*C. monedula*), а во время предосенних кочевков и начала отлета – грач (*C. frugilegus*). В тот же период в промзоне среди преобладающих видов отмечена белая трясогузка (*Motacilla alba* Linnaeus).

В городских парках по количеству трансформируемой птицами энергии круглый год доминируют большая синица (*P. major*), серая ворона (*C. cornix*) и в меньшей степени полевой воробей (*P. montanus*). Доля большой синицы в 4 – 5 раз больше в холодное время года, чем в теплое (47 – 69% против 12 – 14%). Напротив, участие серой вороны вдвое-втрое выше в периоды весеннего прилета и гнездования, чем в остальное время (31 – 33% против 11 – 19%). Сизый голубь (*C. livia*) отмечен среди доминантов лишь в теплое время года, горихвостка-лысушка (*P. phoenicurus*) – в период гнездования и начала вылета молодых, галка (*C. monedula*) – на послегнездовых кочевках.

В лесах по количеству трансформируемой энергии в периоды весеннего прилета, гнездования и послегнездовых кочевков преобладает зяблик (*F. coelebes*), в остальное время (от осенних до предвесенних кочевков) – пухляк (*P. montanus*). Кроме того, поздним летом и осенью в кедряках, а также зимой в мелколиственных лесах доминирует поползень (*S. europaea*); в кедровых лесах на послегнездовых, а в мелколиственных – на осенних и осенне-зимних кочевках – московка (*P. ater*). Только в

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ

кедровых борах среди преобладающих по биоэнергетике видов в холодное время года отмечен большой пёстрый дятел (*D. major*), в теплое время года – дубонос (*C. coccothraustes*), в периоды весеннего прилета, перекочевок к гнездовым станциям и гнездования – теньковка (*P. collybita*) и серая ворона (*C. cornix*). В мелколиственных лесах участие рябинника (*T. pilaris*) в энергетических затратах птичьего населения значимо на предвесенних кочевках, а также в период вылета молодых и послегнездовых кочевков; сороки (*P. pica*) – на предвесенних кочевках; лесного конька (*A. trivialis*) и обыкновенной овсянки (*E. citrinella*) – в период весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования; чечевицы (*Carpodacus erythrinus* Pallas, 1770) – на гнездовании и большой синицы (*P. major*) – в послегнездовое время.

В полях-перелесках зимой среди преобладающих по количеству трансформируемой энергии видов отмечена серая ворона (*C. cornix*), на осенне-зимних кочевках и в период относительной зимней стабилизации – щегол (*C. carduelis*), в период весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования – полевой жаворонок (*A. arvensis*), в течение лета – черноголовый чекан (*S. torquata*), на гнездовании – скворец (*S. vulgaris*), в послегнездовое время – обыкновенная овсянка (*E. citrinella*), на весенних и осенних кочевках – рябинник (*T. pilaris*), осенью – грач (*C. frugilegus*).

На участках промышленной и жилой застройки (включая поселки) подавляющее большинство энергетических затрат круглый год восполняется потреблением птицами семян, сочных плодов и пищевых отходов (79 – 97% – по отдельным местообитаниям, 83 – 89% – в среднем). В городских парках участие этой группы кормов сокращается до 59 – 65%. Остальная доля в рационе птиц города и поселков весь год почти полностью принадлежит беспозвоночным.

В пригородных лесных и частично облесенных местообитаниях на предвесенних кочевках за счет этих двух групп кормов птицами восполняется почти одинаковое количество энергетических затрат. Во время весеннего прилета и перекочевок к местам гнездования в рационе преобладают семена и сочные плоды, преимущество которых невелико в лесах (50 – 57%), но значительно в полях-перелесках (две трети). Напротив, в период гнездования и начала вылета молодых во всех трех местообитаниях большинство энергетических затрат птиц компенсируется потреблением беспозвоночных (54 – 55%). В послегнездовое время доли этих групп в рационе выравниваются (кроме кедрачей, где все остается по-прежнему). В период осенних кочевков, пролета и отлета в кедровых борах и полях-перелесках две трети энергетических затрат восполняются птицами за счет беспозвоночных и лишь треть – потреблением семян и сочных плодов; в мелколиственных лесах отмечено противоположное соотношение. Во время осенне-зимних кочевков и прилета зимующих птиц в лесах и полях-перелесках в рационе орнитокомплексов преобладают беспозвоночные (57 – 73%). Для мелколиственных лесов это продолжается и в период относительной зимней стабилизации, когда в кедрачах и полях-перелесках доли потребления двух основных групп кормов вновь почти одинаковы, как в предвесеннее время.

В среднем по городским кварталам жилой и промышленной застройки, как и в поселках, начиная с периода весеннего прилета и кончая предосенними кочевками, подавляющее большинство птиц добывает пищу на земле (81 – 88%). Осенью

и зимой их участие снижается приблизительно до двух третей. В эти сезоны возрастают доли кронников и особей, кормящихся в кустарниках (каждая – по одной шестой). В кварталах старой и относительно старой многоэтажной застройки в периоды гнездования, вылета молодых и послегнездовых кочевок значима доля воздушореев (11 – 28%). Во время предвесенних кочевок на участках городской и сельской одноэтажной застройки значительно больше птиц, отыскивающих пищу в кронах (27 – 48%).

В городских парках в зимнее время примерно по трети всех птиц кормятся в кронах и кустарниках; несколько ниже доля особей, добывающих пищу на земле (24 – 27%). Весной, во время прилета и перекочевки к местам гнездования, уже больше половины всех особей кормятся на земле; доля кронников меньше вдвое, а кустарниковых птиц – еще в два раза. Большую часть лета на земле и в кронах разыскивают пищу относительно сходное количество особей (40 – 48% и 36 – 41%); остальные кормятся в кустарниках. Начиная с периода предосенних кочевок и отлета ярусное распределение приближается к зимнему.

В лесах доля кронников круглый год обычно составляет от половины до двух третей всех особей. Ниже их участие лишь в предвесеннее время и весной в мелколиственных лесах (39 – 42%). Птицы, кормящиеся в кустарниках, входят в число доминирующих преимущественно в теплое время года, а на стволах – в холодное (в кедровых борах – также в периоды предосенних и осенних кочевок). В полях-перелесках весь год значимо участие птиц, кормящихся на земле, в кронах и кустарниках. Доля особей, добывающих пищу на земле, больше всего в период весеннего прилета и перекочевки к местам гнездования, а также на осенних кочевках (44 – 59%); кронников – на предвесенних и осенне-зимних кочевках (42 – 61%), кустарниковых – летом (48 – 51%). Участие птиц, кормящихся на стволах, значимо лишь зимой (15 – 32%).

В г. Кемерово и его окрестностях представители европейского типа фауны составляют, как правило, почти половину всех видов в каждом местообитании. В городе (включая парки) и в поселках в теплое время года на транспалеарктов, как правило, приходится около трети всех видов, а в холодное – около четверти. Больше всего их участие летом в промзоне (40 – 58%). Для населения птиц кварталов городской жилой и промышленной застройки в среднем, как и для городских парков, доля представителей сибирского типа фауны незначительна летом, заметна весной и на осенних кочевках (11 – 20%), а в холодное время года составляет около трети всех видов (последнее отмечено и для поселков). В городских парках в холодное время года участие европейских видов также сокращается до трети. В пригородных лесных и частично облесенных местообитаниях доля представителей сибирского типа фауны значима в течение всего года. В кедровых борах весной и летом она составляет пятую часть всех видов (18 – 21%), осенью и зимой – около трети (32 – 40%). В мелколиственных лесах участие сибирских видов в течение года более стабильно (18 – 25%), а в полях-перелесках зимой их доля в полтора-два раза выше, чем в остальное время (25 – 29% против 13 – 18%).

По количеству особей в кварталах городской жилой и промышленной застройки в среднем преобладают транспалеаркты, весной и летом составляющие приблизительно две трети всех птиц, а осенью и зимой – половину. Больше всего

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ

их доля в теплое время года на участках новой многоэтажной, а также городской и сельской одноэтажной застройки (68 – 91%). На представителей европейского типа фауны осенью и зимой в среднем приходится 25 – 37% всех особей, а весной и летом – 11 – 18% (в это время слабо выражено их участие в населении птиц кварталов старой и новой многоэтажной застройки). Также весь год в среднем велика доля особей средиземноморских видов (11 – 21%), предпочитающих участки многоэтажной застройки (за исключением новой) и промзону. Участие представителей сибирского типа фауны значимо лишь зимой на территории городской и сельской одноэтажной застройки (16 – 47%). В городских парках по числу особей преобладают представители европейского типа фауны, составляющие на предвесенних кочевках, весной и летом от половины до двух третей всего населения птиц; в остальное время их участие еще более значимо (75 – 84%). Доля транспалеарктов больше в теплое время года (25 – 37%) и меньше – в холодное (10 – 20%). Сибирские виды входят в список доминантов по обилию лишь зимой и весной (10 – 15%).

В кедровых борах по числу особей в период весеннего прилета и на гнездовании преобладают представители европейского типа фауны (80 – 85%). В периоды вылета молодых, послегнездовых и осенних кочевков, осенних пролета и отлета их доля постепенно уменьшается (51 и 36%), а в зимнее время – незначительна. Напротив, участие особей сибирских видов весной и на гнездовании невелико (11 – 12%), но заметно увеличивается в период вылета молодых и послегнездовых кочевков (41%); осенью и зимой они преобладают в населении птиц (59 – 70%). Доля транспалеарктов значима лишь в холодное время года (15 – 28%).

В мелколиственных лесах весной, летом и ранней осенью преобладают особи европейского типа фауны (66 – 80%). В периоды предвесенних и осенне-зимних кочевков их доля заметно ниже (40 – 42%) и сходна с участием сибирских видов, а во время относительной зимней стабилизации незначительна. Напротив, доля особей сибирского типа фауны в этот период максимальна (78%), в полтора-два раза сокращается в периоды предвесенних, осенних и осенне-зимних кочевков (34 – 50%), еще меньше в теплое время года (10 – 19%) и незначительна в период гнездования и начала вылета молодых. Кроме того, в холодное время года в число доминантов входят транспалеаркты, а на гнездовании (как и в полях-перелесках) – птицы китайских видов (10 – 15%).

В полях-перелесках по количеству особей почти весь год преобладают представители европейского типа фауны (от половины до трех четвертей всего птичьего населения). Лишь во время весеннего прилета и перекочевков к местам гнездования их доля меньше (38%). Тогда же достигает максимума участие транспалеарктов (половина всех птиц). В остальное время их доля не так велика (13 – 35%), а на осенних кочевках – незначительна. За исключением летних периодов в список доминантов входят и сибирские виды (10 – 28%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в г. Кемерово и его окрестностях видовое богатство птиц выше всего в мозаичных местообитаниях незастроенной суши (поля-перелески), ниже всего – в кварталах городской застройки. Максимальная плотность населения отмечена на

участках городской старой многоэтажной застройки, а также в пригородных поселках. В городе этот показатель выше всего в периоды предвесенних и осенне-зимних перемещений птиц, а в поселках – на предосенних кочевках. В лесах самое высокое суммарное обилие зарегистрировано в период гнездования, а в полях-перелесках – на послегнездовых кочевках. Сезонные изменения общей биомассы птиц и количества трансформируемой ими энергии, как правило, сходны с динамикой плотности населения.

В селитебном ландшафте подавляющее большинство энергетических затрат птицы восполняют за счет семян, сочных плодов и пищевых отходов, а в лесополевом – примерно поровну потреблением этой группы кормов и беспозвоночных. Большинство птиц селитебного ландшафта весь год добывает пищу на земле, но в городских парках в холодное время выше доля кормящихся в кронах и кустарниках. В лесах круглогодично преобладают особи, отыскивающие пищу в кронах и кустарниках, а в полях-перелесках их доля сопоставима с участием птиц, кормящихся на земле.

Почти половину всех видов в обследованных местообитаниях, как правило, составляют представители европейского типа фауны. На втором месте по значимости транспалеаркты, а в лесополевом ландшафте – также сибирские виды. По количеству особей на участках застроенной территории преобладают транспалеаркты; осенью и зимой также значительно участие представителей европейского типа фауны. В городских парках и полях-перелесках преобладают представители европейского типа фауны. В лесах они лидируют лишь весной и летом, а осенью и зимой выше доля сибирских видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А.* Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР : справочник. М. : Наука, 1976. 189 с.
- Гаврилов В. М.* Биоэнергетика миграций // Методы изучения миграций птиц : материалы Всесоюз. шк.-семинара. М. : Наука, 1977. С. 7 – 16.
- Иванов А. И.* Каталог птиц СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 274 с.
- Климатический атлас СССР. М. : ГУГМС, 1960. Т. 1. 181 с.; Т. 2. 164 с.
- Куперитох В. Л., Трофимов В. А.* Классификация упорядоченных объектов // Алгоритмы статистической обработки информации. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1974. С. 88 – 89.
- Птицы Казахстана : в 5 т. Алма-Ата : Наука КазССР, 1960. Т. 1. 470 с.; 1962. Т. 2. 779 с.; 1970. Т. 3. 646 с.; 1972. Т. 4. 367 с.; 1974. Т. 5. 480 с.
- Птицы Советского Союза : в 6 т. М. : Сов. наука, 1951. Т. 1. 645 с.; Т. 2. 485 с.; Т. 3. 680 с.; 1952. Т. 4. 640 с.; 1954. Т. 5. 804 с.; Т. 6. 792 с.
- Равкин Ю. С.* К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66 – 75.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г.* Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.
- Степанян Л. С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : ИКЦ «Академкнига», 2003. 808 с.
- Штегман Б. К.* Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1, вып. 2. 156 с.

УДК [598.321:591.526](470.44-12)

**АНАЛИЗ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
ПО КОСМИЧЕСКИМ СНИМКАМ ДЛЯ ОЦЕНКИ СВЯЗИ
С МЕСТООБИТАНИЯМИ ЖАВОРОНКОВ (ALAUDIDAE, AVES)
В ЗАВОЛЖСКОЙ ПОЛУПУСТЫНЕ**

**М. Л. Опарин¹, Ю. Д. Нухимовская², М. В. Конюшкова^{3,4},
Л. С. Трофимова⁵, О. С. Опарина¹, А. Б. Мамаев¹, И. А. Трофимов⁵**

¹ *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

³ *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1*

⁴ *Почвенный институт им. В. В. Докучаева*

Россия, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, корп. 2

⁵ *Всероссийский научно-исследовательский институт кормов имени В. Р. Вильямса РАН
Россия, 141055, Московской обл., Лобня, Научный городок
E-mail: oparinml@mail.ru*

Поступила в редакцию 11.07.17 г.

Анализ почвенно-растительного покрова по космическим снимкам для оценки связи с местообитаниями жаворонков (Alaudidae, Aves) в заволжской полупустыне. – Опарин М. Л., Нухимовская Ю. Д., Конюшкова М. В., Трофимова Л. С., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Трофимов И. А. – Работа проводилась в Джанибекском и Бокейординском районах Западно-Казакстанской области республики Казахстан на двух ключевых участках. В работе оценивалась возможность изучения связи распределения численности различных видов жаворонков с гнездовыми местообитаниями, дешифрированными с использованием космоснимков высокого разрешения, наземных геоботанических описаний и учетов птиц на маршрутах с переменной шириной учетной полосы. Анализ неоднородности изображения на снимке выполнялся с помощью кластерного анализа в программе ILWIS (алгоритм Heckbert quantization) с использованием трех растров в качестве переменных: снимки в инфракрасном и красном каналах и NDVI. Связь численности отдельных видов жаворонков с долей отдельных растительных ассоциаций в полосе учетных маршрутов устанавливалась с помощью корреляционного анализа и аппроксимации эмпирических распределений теоретическими. Установлена достоверная связь распределения трех видов жаворонков, обитающих в заволжской полупустыне Прикаспийской низменности, с определенными растительными ассоциациями, которые они предпочитают использовать в качестве гнездовых станций.

Ключевые слова: жаворонки, учеты численности, геоботаническое описание, детальные многозональные космоснимки, полупустыня.

Analysis of soil and vegetation cover from satellite imagery to assess its relation with lark habitats (Alaudidae, Aves) in the Trans-Volga semi-desert. – Oparin M. L., Nukhimovskaya Yu. D., Konyushkova M. V., Trofimova L. S., Oparina O. S., Mamayev A. B., and Trofimov I. A. – The work was carried out in the Dzhanibek and Bokeyorda districts of the West Kazakhstan region of the Republic of Kazakhstan in two key areas. The possibility to study the relationship between the distribution of the abundance of various lark species and their nesting habitats

detected using high-resolution satellite images, ground geobotanical descriptions and bird counts on routes with a variable width of the accounting band, was evaluated. The image heterogeneity in a snapshot was analyzed by cluster analysis in the ILWIS software (Heckbert quantization algorithm) using three rasters as variables: infrared and red channel images and NDVI. The correlation of the number of individual lark species with the fraction of individual plant associations in the band of accounting routes was established using correlation analysis and approximation of empirical distributions by theoretical ones. A reliable relationship was established between the distribution of three lark species living in the Trans-Volga semi-desert of the Caspian lowland with certain plant associations which they prefer to use as nesting stations.

Key words: Alaudidae, population counts, geobotanical description, detailed multizonal space images, semi-desert.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-369-381

ВВЕДЕНИЕ

Данные дистанционного зондирования широко применяются во многих научных областях: географии, океанографии, гидрологии, геологии, при изучении природных ресурсов отдельных регионов, стран и Земли в целом, картировании земной поверхности, контроле окружающей среды. Некоторые специалисты используют космоснимки среднего разрешения Landsat-7 для дифференциации местообитаний охотничьих млекопитающих и птиц (Данилов, 2011; Добрынин, 2011 *а, б*; Елсаков, 2011). В зоологических исследованиях космические и/или аэроснимки высокого разрешения также используются, в частности, для исследования распространения животных, оставляющих на местности заметные следы своего пребывания: бобров, наземных беличьих, северного оленя и др. (Алейников, 2011; Гершензон и др., 2011; Елсаков, 2011; Колесников и др., 2011). Намного меньше работ, в которых снимки используются специалистами по животным, не оставляющим видимых следов своего пребывания (Куликова, Покровский, 2011; Дистанционные..., 2011). К одной из таких работ относится наше исследование, которое посвящено дистанционной оценке площадей местообитаний различных видов жаворонков, которые обусловлены, в первую очередь, различиями в почвенно-растительном покрове, и поиску статистических зависимостей между количеством особей отдельных видов птиц и соотношением этих площадей. Так, например, степной жаворонк предпочитает растительные ассоциации с высоким проективным покрытием, а серый жаворонк – с низким.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен на северо-западе заволжской части Прикаспийской низменности, в пределах двух природно-геоморфологических районов: 1) бессточной суглинистой Джаныбекской полупустынной равнины; 2) Аралсорской озёрно-солончаковой депрессии. Эти территории характеризуются пёстрым почвенным покровом и выраженным мезо- и микрорельефом. Элементы мезорельефа – большие плоские лиманы глубиной до 2 м, площадью иногда больше 1000 га, и плоские понижения – падины глубиной до 1 м и площадью от 2 – 3 до 200 га. Лиманы заняты корневищно-злаковой растительностью на лугово-каштановых оглеенных почвах и солодах, так как они иногда затапливаются талы-

ми весенними водами. В падинах развита злаково-разнотравная растительность степного типа на лугово-каштановых почвах. Остальная территория района имеет комплексный почвенно-растительный покров, разности которого имеют размеры от единиц до нескольких десятков метров и представлены солонцовыми почвами с чернопопынно-солянковыми растительными ассоциациями и разновидностями каштановых почв с типчakovыми, житняковыми, пижмовыми, острцовыми и злаково-разнотравными растительными ассоциациями.

Ранее в наших работах охарактеризовано распределение жаворонков по местообитаниям в прикаспийской полупустыне Заволжья на основе маршрутных учетов в гнездовой период и среднемасштабных карт растительности и почв, а также наземных геоботанических описаний (Опарин и др., 2013, 2014, 2015).

Настоящие исследования выполнены на двух ключевых участках: Борси, расположенном на бессточной суглинистой Джаныбекской полупустынной равнине, в Джаныбекском районе Западно-Казахстанской области Республики Казахстан, и Арал-сор в Арал-сорской озёрно-солончаковой депрессии в Бокейординском районе той же области Казахстана.

Изучение распределения гнездовых пар жаворонков по местообитаниям с привлечением данных дистанционного зондирования (ДДЗ) проведено в период с 2014 по 2017 г. В эти годы с середины мая по начало июня выполнены пешие учётные маршруты, на которых встречены 4 вида жаворонков (*Alauda arvensis*, *Melanocorypha calandria*, *M. leucoptera*, *Calandrella rufescens*). Учётные маршруты были фиксированы в пространстве при помощи GPS навигаторов, ежегодно обследовали одни и те же трансекты. Плотность распределения поющих самцов, а по ним и ориентировочное количество гнездящихся пар определяли маршрутным методом с переменной шириной учётной полосы (Равкин, Челинцев 1990; Бибби и др., 2000) в сезон гнездования воробьиных птиц. Учёты жаворонков осуществляли в утренние и предзакатные часы. Регистрировали поющих самцов и их видовую принадлежность. Длина каждого маршрута около 1000 м, причем расстояние между параллельными маршрутами не было ближе 250 – 300 м. Учёты проводили постоянные учетчики в разных направлениях, чтобы избежать пересечения маршрутных путей. Расчеты плотности выполняли по методу, предложенному Н. Г. Челинцевым (Равкин и др., 1985).

При изучении зависимости численности отдельных видов жаворонков от почвенно-растительной структуры ключевых участков нами, помимо наземных исследований, были использованы данные, полученные при дешифрировании космоснимков высокого разрешения. В пределах целинных территорий Северного Прикаспия максимальная выраженность контрастов в почвенном покрове представлена в позднелетний-раннеосенний период (Гонин, 1980; Виноградов, 1984; Трофимов, 2001). Весной контрасты сnivelированы за счет бурного разрастания эфемеров и эфемероидов. В связи с этим наиболее информативным для дешифрирования почвенно-растительного покрова территории Прикаспийской полупустыни является съемка за период август – сентябрь. В работе использовался детальный многозональный снимок с пространственным разрешением 2 м со спутникового аппарата Pleiades, выполняющего съемку в синем (0.43 – 0.55 мкм), зеленом (0.49 – 0.61 мкм), красном (0.60 – 0.72 мкм) и ближнем инфракрасном (0.79 – 0.95 мкм) ка-

налах спектра. Дата съемки – 2 сентября 2014 г. Площадь покрытия снимками составляет 25 км². Координаты СЗ и ЮВ углов участка Борси – 50.13° с.ш., 47.46° в.д. и 50.08° с.ш., 47.53° в.д.; участка Арал-сор – 49.07° с.ш., 48.07° в.д. и 49.02° с.ш., 48.14° в.д. Трансекты учетов располагались в пределах границ снимков. Вдоль трансекта была создана буферная зона радиусом 150 м, в пределах которой проводился анализ структуры почвенно-растительного покрова с учетом неоднородности изображения на снимке и данных наземных почвенных и геоботанических описаний. Анализ неоднородности изображения на снимке выполнялся с помощью кластерного анализа в программе ILWIS (алгоритм Heckbert quantization) с использованием трех растров в качестве переменных: снимки в инфракрасном и красном каналах и NDVI. Всего, таким образом, было проанализировано 17 учетных маршрутов на ключе Арал-сор общей длиной 15178 м и 11 маршрутов на ключе Борси – 10883 м. На ключе Арал-сор учеты жаворонков выполнены в 2016 и 2017 гг., а на ключе Борси – в 2014 и 2017 гг. С учетом повторов общая длина учетных трансектов на ключе Арал-сор составила 30356 м, а на ключе Борси – 21766 м.

Для оценки связи численности разных видов жаворонков и площади различных растительных сообществ на учетных маршрутах рассчитаны коэффициенты корреляции в программе Microsoft Excel 2010 и представлены точечные диаграммы, для построения которых проведена сортировка аргументов по оси *X* (доля сообщества в растительном покрове маршрута) от минимального к максимальному значению. Полученные кривые (сплошная линия с маркерами) были аппроксимированы полиномиальными распределениями первой и второй степени (пунктирная линия). На диаграммах показаны уравнения линии тренда и величина достоверности аппроксимации (R^2), т.е. приближения теоретической линии к эмпирической. На ключевом участке Арал-сор, где для оценки корреляционной зависимости использовано 17 маршрутов, на 5%-ном уровне значимы коэффициенты корреляции, если они превышают 0.482, а на 1%-ном уровне – если больше 0.606. На ключевом участке Борси, где использовано 11 маршрутов, коэффициент корреляции значим на 5%-ном уровне, если он превышает 0.602, а на 1%-ном уровне – если больше 0.735 (Доспехов, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследований, выполненных в Западно-Казахстанской области на Джаныбекской полупустынной равнине и Арал-сорской озёрно-солончаковой депрессии, зарегистрировано 4 вида жаворонков. Среди них доминирующими являлись два вида: серый и степной жаворонки. Средняя плотность серого жаворонка составляла 48.5±6.6 пар/100 га. Этот вид встречался в трех из четырех обследованных групп местообитаний. Степной жаворонки встречался во всех местообитаниях, а его средняя плотность составляла 42.2±3.8 пар/100 га. К содоминирующим видам следует отнести белокрылого жаворонка, встречавшегося в двух из четырех обследованных групп местообитаний. Его плотность составляла 18.6±5.3 пар/100 га. К второстепенным видам мы относим полевого жаворонка, населяющего в обследованной нами казахстанской части заволжской полупустыни пырейные лиманы, занимающие незначительную площадь.

Участок Борси. В результате анализа детальных космических снимков и наземных исследований на участке Борси выделены следующие почвенно-растительные разности.

1. *Заросли кустарников и степные травяно-кустарниковые сообщества.* Образованы спиреей зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*), иногда с участием крупшины слабительной (*Rhamnus cathartica*), шиповника (*Rosa* sp.) и разнотравно (*Phlomis pungens*, *Medicago romanica*, *Artemisia austriaca*, *Verbascum phoeniceum*, *Pastinaca clausii*, *Galatella villosa*, *Centaurea diffusa*, *Arenaria longifolia*, *Euphorbia undulata* и мн. др.)-дерновиннозлаковыми (*Agropyron cristatum*, *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*) сообществами на лугово-каштановых почвах (общее проективное покрытие (ОПП) травяного покрова около 70%).

2. *Злаковые и разнотравно-злаковые* (*Elytrigia* sp., *Artemisia austriaca*, *Veronica spicata*, *Galium ruthenicum*, *Thymus marschallianus* и др.) *сообщества* разной степени сомкнутости, в т.ч. в падинах, на лугово-каштановых почвах (ОПП – 60 – 70%).

3. *Пижмовые* (*Tanacetum achilleifolium*), *дерновинно-злаково* (*Festuca valesiaca*, *Agropyron desertorum*)-*пижмовые сообщества* с участием *Ornithogalum fischerianum*, *Limonium sareptanum*, *Poa bulbosa* и др. (ОПП 30 – 50%) на светло-каштановых солонцеватых почвах.

4. *Разреженные сообщества пижмы* (*Tanacetum achilleifolium*), *прутняка* (*Kochia prostrata*), *чёрной полыни* (*Artemisia pauciflora*) и *злаков* (типчак *Festuca valesiaca*, острец *Leymus ramosus*) в различных сочетаниях (ОПП 20 – 40%) на светло-каштановых солонцеватых почвах.

5. *Разреженные прутняково-чернополынные* (*Kochia prostrata*, *Artemisia pauciflora*) *сообщества* с небольшим участием *Ornithogalum fischerianum*, *Ferula caspica* сообщества (ОПП 20 – 30%) на солонцах.

6. *Оголенная поверхность* (такыровидная) на солонцах.

По данным учетов 2014 г. (на 11 маршрутах – 1, 2, 5 – 8, 13, 15 – 18), установлена сильная положительная корреляция между численностью серого жаворонка и долей оголенной поверхности (такыровидной) с солонцами в растительном покрове учетных маршрутов ($r = 0.73$; $p \leq 0.05$) и между численностью степного жаворонка и долей зарослей кустарников и степных травянисто-кустарниковых сообществ в растительном покрове учетных маршрутов ($r = 0.74$; $p \leq 0.01$). Средняя положительная корреляция установлена между численностью белокрылого жаворонка и долей пижмово-чернополынно-прутнякового сообщества в растительном покрове учетных маршрутов ($r = 0.65$; $p \leq 0.05$). Средняя отрицательная корреляция существует между численностью серого жаворонка и долей зарослей кустарников и степных травянисто-кустарниковых сообществ и злаковых и разнотравно-злаковых сообществ в растительном покрове учетных маршрутов ($r = -0.62$; $p \leq 0.05$ и -0.64 ; $p \leq 0.05$), а также степного жаворонка и долей дерновинно-злаково-пижмового сообщества ($r = -0.70$; $p \leq 0.05$).

По средним за два года (2014 и 2017 гг.) данным учетов, на 11 маршрутах (1, 2, 5 – 8, 13, 15 – 18) установлена сильная положительная корреляционная зависимость степного жаворонка от доли зарослей кустарников и степных травянисто-кустарниковых сообществ в растительном покрове учетных маршрутов ($r = 0.92$; $p \leq 0.01$); средняя отрицательная корреляционная зависимость между численно-

стью степного жаворонка и долей дерновинно-злаково-пижмового сообщества ($r = -0.64$; $p \leq 0.05$) и долей пижмово-чернополынно-прутнякового сообщества в растительном покрове учетных маршрутов ($r = -0.60$; $p \leq 0.05$).

При анализе данных, полученных на маршрутах 1, 2, 5 – 8, 13, 15 – 18, выполненных в 2017 г., установлена положительная корреляционная связь между численностью степного жаворонка и долей зарослей кустарников и степных травянисто-кустарниковых сообществ в растительном покрове учетных маршрутов ($r = 0.72$; $p \leq 0.05$); и отрицательная корреляционная зависимость между численностью степного жаворонка и долей пижмово-чернополынно-прутнякового сообщества в растительном покрове учетных маршрутов ($r = -0.70$; $p \leq 0.05$).

Участок Арал-сор. На ключевом участке Арал-сор прослеживаются трехчленные растительные комплексы, однако, степень их выраженности менее четкая, чем на участке Борси или, например, в районе Джаныбекского стационара. Здесь ассоциациям доминирующих видов свойственна полидоминантная структура. В пределах изученного участка в полосе, прилегающей к озеру, дифференциация растительного покрова выражена меньше. Следует отметить, что, несмотря на явно выраженную трехчленность растительности, контрастность почвенного покрова выражена слабо, комплекс представлен солонцами на микроповышениях и бурыми солонцеватыми почвами на микросклонах и в микропонижениях.

На участке Арал-сор выделяется 6 типов почвенно-растительных комплексов.

1. *Сообщества пижмы тысячелистниковой *Tanacetum achilleifolium** имеют диффузное распространение, они часто встречаются по краям мелких западин с солонцеватыми бурыми полупустынными почвами, где образуют полидоминантные (в разном сочетании и соотношении видов) ассоциации с белой полынью и злаками: типчаком, житняком пустынным, мятликом луковичным, а также на плакорах в составе пижмово-белопопынных сообществ. ОПП сообществ с участием пижмы 25 – 45%, куртинки мятлика 20 – 55%, голая земля 15 – 40%. В пижмовых сообществах с мятликом луковичным *Poa bulbosa* куртинки мятлика занимают до 50% поверхности, голая земля – около 10%.

На трансектах, близких к озеру, пижма принимает участие в мятликово-пижмовых и чернополынно-белопопынно-пижмовых сообществах с некоторым участием в них прутняка и камфоросмы.

2. В микрокомплексном покрове Арал-сорского участка *чёрная полынь (*Artemisia pauciflora*) образует галофитный вариант пустынных сообществ* на микроповышениях с солонцеватыми почвами. Чернополынники имеют полидоминантный состав, чистые чернополынники на трансектах не зафиксированы, и, по-видимому, их на участке нет или их очень мало. Субэдикаторами в таких сообществах могут быть полынь белая, прутняк, реже биюргун и камфоросма. Здесь обычны прутняково-белопопынно-чернопопынные ассоциации. В таких сообществах чёрной полыни почти отсутствуют плотнодерновинные злаки, однако может присутствовать мятлик луковичный, куртинки которого в прутняково-белопопынно-чернопопынных сообществах занимают до 40 – 60% поверхности. В травостое сообществ с чёрной полынью могут принимать участие ферула, петросимония (*Climacoptera lanata*, *Ceratocarpus arenarius*) и другие однолетники. При наличии нор

общественной полёвки и малого суслика (*Microtus socialis*, *Spermophilus pigmaeus*) возрастает участие сорных однолетников.

Сообщества с участием чёрной полыни имеют несколько меньшее ОПП (15 – 20%), чем белополынные, они практически лишены подстилки, но куртинки мятлика занимают от 15 до 60%, поэтому доля голой земли колеблется в них от 20 до 50 – 60%.

3. Однолетниковые сообщества образованы более или менее сомкнутым «ковром» из видов *Petrosimonia* spp. с редким участием биюргуна, чёрной или белой полыней, ферулы каспийской (*Ferula caspica*), эфемеров (*Descurainia sophia*, *Lepidium perfoliatum*, *Lappula* spp., *Ceratocarpus arenarius*) на солончаках. ОПП 20 – 40%, покрытие куртинок мятлика и растительных остатков колеблется от 15 до 50 – 80% общей поверхности.

Если такое сообщество располагается на выбросах землероев, то в его составе много сорных видов (*Descurainia sophia*, *Lepidium perfoliatum*, *Lappula* spp., *Eretorhynchum orientale*), а доля голой земли, особенно на свежих выбросах, местами резко увеличивается.

Число сусликовин и их высота значительно меньше, чем в районе Джаныбекского стационара. Степень покрытия растительностью и ее состав изменчивы. Верх сусликовины часто голый или имеет ОПП около 70%, здесь растут биюргун, петросимонии, клоповник, дескурайния Софьи, мятлик луковичный, рогач песчаный, лебеда.

Участие мхов в сообществах Арал-сорского участка незначительно (в виде очень мелких пятнышек), а покрытие лишайников (листоватых, полукустистых, накипных) колебалось в пределах 5 – 15%. Тёмно-коричневые талломы листоватого неприкрепленного (кочующего) лишайника (*Neofuscelia rysssolea*) синоним (*Parmelia rysssolea*) – пармелия грубоморщинистая отмечены в очень распространенных сообществах совместного произрастания полыней чёрной, Лерха, прутняка с примесью биюргуна, а также однажды встречен в однолетниковом сообществе. Эти лишайники часто создают темный почти черный фон, так как в значительной степени покрывают почву между кустиками биюргуна или полыни.

4. Степная дерновиннозлаковая растительность занимает микрозападины на бурых полупустынных почвах. Она представлена *полыньково-житняково-типчачковыми* (*Festuca valesiaca*, *Agropyron desertorum*, *Artemisia austriaca*) сообществами, нередко с *полынью белой* (*Artemisia lerchiana*), *тижмой* (*Tanacetum achilleifolium*), в более глубоких западинах и ложбинах стока с *ковылем* *Stipa lessingiana*, иногда *S. sareptana*. В составе растительности могут принимать участие *Poa bulbosa*, *Ferula caspica*, *Euphorbia undulata*, *Alyssum desertorum*, *Veronica verna*.

ОПП 30 – 55%, куртинки мятлика занимают в среднем 15 – 25%. Если полынок в западинках отсутствует, доля куртинок мятлика может возрасти до 30%. В лерхопопынно-ковыльном и ковыльном сообществе голой земли почти нет, куртинки мятлика, переплетенные с растительными остатками, занимают 50 и 70% поверхности, а лишайники и мхи отсутствуют.

В пределах изученного участка на трансектах, расположенных ближе к озеру, в западинах не отмечена *полынь австрийская*, а типчак встречается значительно реже.

5. *Мятликовые сообщества с редким участием типчака, чёрной и белой полыней, молочая волнистого* *Euphorbia undulata*, *эфемеров и эфемероидов*. ОПП 10 –

20%. Куртинки мятлика около 40%, голой земли около 10%. Мятликовые сообщества произрастают на солонцах и солонцеватых почвах.

6. Здесь широко распространены пустыни с преобладающей *формацией настоящих ксерофитных пустынь из полыни белой* (Лерха) *Artemisia lerchiana*. Белополынные занимают плакоры и мелкие микрозападины с бурями полупустынными почвами. Монодоминантные белополынные (в сочетании с мятликом луковичным) на трансектах зафиксированы редко, хотя, по-видимому, они на участке произрастают.

Субэдикаторы белой полыни – полынь чёрная (*Artemisia pauciflora*), прутняк (*Kochia prostrata*), реже биюргун (*Anabasis salsa*). В сообществах могут присутствовать мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), ферула каспийская (*Ferula caspica*), летние и летне-осенние однолетники. Формация полыни белой представлена ассоциациями: прутняково-белополынной, пижмово-прутняково-белополынной, пижмово-белополынной. В остепняющихся сообществах полыни белой в западинах содоминантами могут быть плотнoderновинные злаки: типчак (*Festuca valesiaca*), житняк пустынный (*Agropyron desertorum*), ковыли (*Stipa lessengiana*, *S. sareptana*), а также пижма тысячелистниковая (*Tanacetum achilleifolium*), полынь австрийская (попынок) (*Artemisia austriaca*).

ОПП (общее проективное покрытие) белополынных изменчиво, приблизительно 30%, если в состав ассоциаций входят только полукустарнички, и до 40% общей поверхности при участии в них злаков и пижмы. В последнем случае растительные остатки (подстилка) занимают заметную долю в ОПП (до 50%) и, соответственно, снижается доля голой земли с 35 – 40 до 15%. Например, проективное покрытие куртинок мятлика луковичного в мятливо-белополынных ассоциациях бывает до 50 – 60% поверхности при 15% голой земли. Под собственно белополынными расположены бурые полупустынные почвы, а под ее сообществами смешанного состава – солонцы.

7. Дерновинно-злаково-попынно-разнотравная растительность на залежах с бурями полупустынными почвами (ОПП – 60 – 70%) (*Stipa lessengiana*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron desertorum*, *Koeleria gracilis*, *Artemisia lerchiana*, *Descurainia sophia*, *Lepidium perfoliatum*, *Lappula* spp., *Eremopyrum orientale*, *Artemisia austriaca* и др.) ОПП – 60 – 70%.

При анализе всех учетных маршрутов на Арал-Сор в 2016 г. установлена сильная положительная корреляция между количеством белокрылого жаворонка и долей мятликового ($r = 0.81$; $p \leq 0.01$) и чернопопынного сообществ ($r = 0.61$; $p \leq 0.01$) в растительном покрове учетных маршрутов. В то же время – сильная отрицательная корреляция с долей пижмовых сообществ ($r = -0.62$; $p \leq 0.01$), а также средняя отрицательная корреляция с долей однолетниково-петросимониевых сообществ ($r = -0.51$; $p \leq 0.05$) и долей дерновинно-злаковых сообществ в растительном покрове ($r = -0.51$; $p \leq 0.05$). Кроме этого установлена средняя положительная корреляция ($r = 0.60$; $p \leq 0.05$) между количеством серого жаворонка и долей лерхопопынного сообщества и средняя отрицательная корреляционная связь ($r = -0.56$; $p \leq 0.05$) этого вида и долей однолетниково-петросимониевых сообществ в растительном покрове. Для степного жаворонка обнаружена сильная положительная корреляционная связь ($r = 0.63$; $p \leq 0.01$) с долей дерновинно-злаковых сообществ, а также средняя положительная корреляционная связь ($r = 0.58$;

АНАЛИЗ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПО КОСМИЧЕСКИМ СНИМКАМ

$p \leq 0.05$) с долей пижмовых сообществ в растительном покрове. Кроме этого установлена средняя отрицательная корреляционная связь ($r = -0.55$; $p \leq 0.05$) с долей чернополынных сообществ и такая же связь ($r = -0.58$; $p \leq 0.05$) с долей мятликовых сообществ в растительном покрове.

Графики эмпирических распределений количества отдельных видов жаворонков в зависимости от соотношения растительных сообществ на ключевом участке Борси, построенные по данным на 11 маршрутах, аппроксимированы теоретическими распределениями. На рис. 1 *а, б, в, 2 а, б* и 3 *а* приведено теоретическое распределение – полином второй степени, а на рис. 1 *г* и 3 *б* – полином первой степени, или линейный тренд.

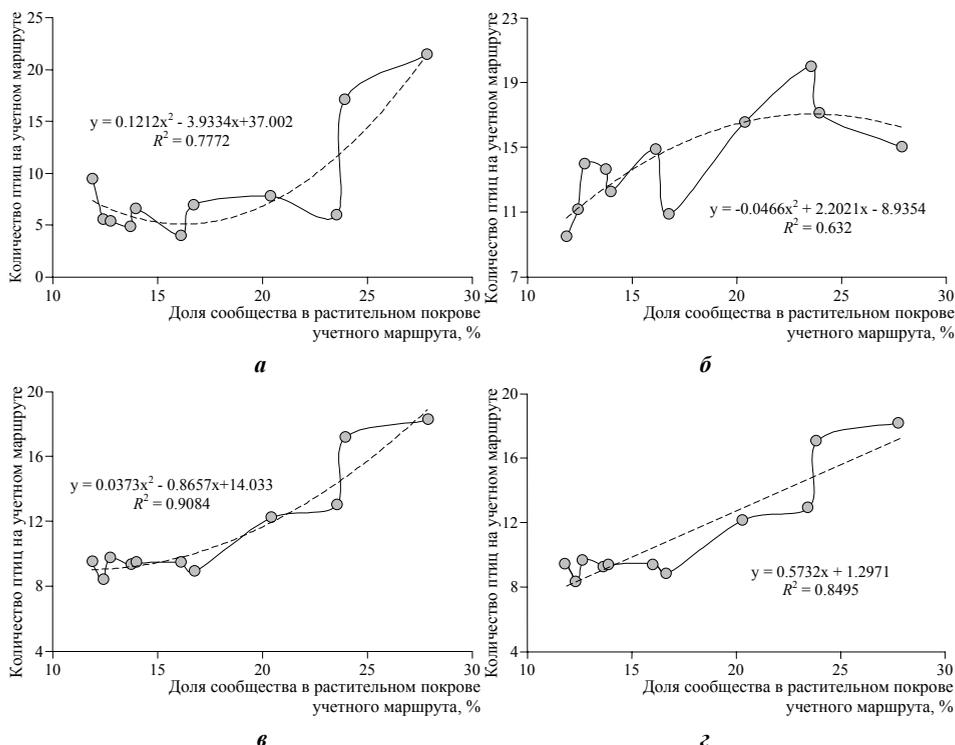


Рис. 1. Изменение численности степного жаворонка при увеличении в растительном покрове учетного маршрута доли зарослей кустарников и степных травянисто-кустарниковых сообществ (участок Борси): *а* – 2014 г. (коэффициент корреляции 0.74), *б* – 2017 г. (коэффициент корреляции 0.72), *в* – среднее за 2014 и 2017 гг. (коэффициент корреляции 0.92), *г* – среднее за 2014 и 2017 гг. (коэффициент корреляции 0.92)

Таким образом, при проведении аппроксимации эмпирических распределений количества жаворонков в зависимости от доли различных биотопов на полосе учетных маршрутов получены значительные совпадения эмпирических распреде-

лений полиномам первой и второй степени, что отражает величина параметра R^2 , достигающего в отдельных случаях значения, равного 0.91 и не опускающегося ниже 0.41.

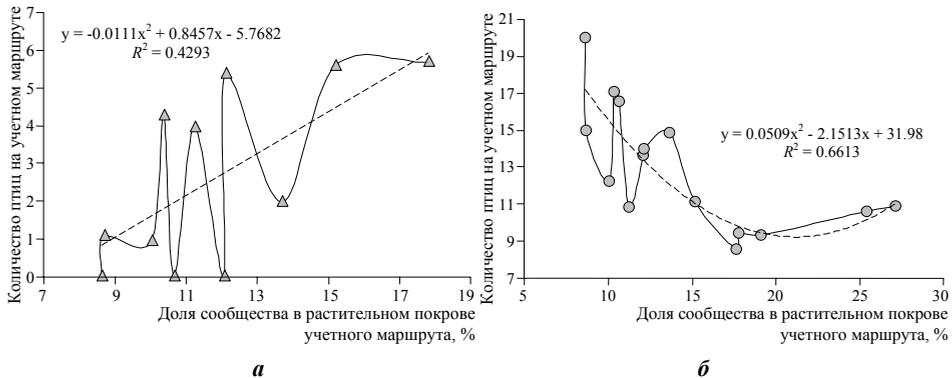


Рис. 2. Изменение численности белокрылого жаворонка (2014 г.) и степного жаворонка (2017 г.) при увеличении в растительном покрове учетного маршрута доли пижмово-чернопыльно-прутяжкового сообщества (участок Борси): *а* – белокрылый жаворонок (коэффициент корреляции 0.65), *б* – степной жаворонок (коэффициент корреляции -0.70)

Графики эмпирических распределений количества отдельных видов жаворонков в зависимости от соотношения растительных сообществ на ключевом участке Арал-сор, построенные по данным на 17 маршрутах, аппроксимированы теоретическими распределениями. На рис. 4 *а*, *б*, 5 *а* и *б* приведено теоретическое распределение – полином второй степени, а на рис. 5 *а* – полином первой степени, или линейный тренд.

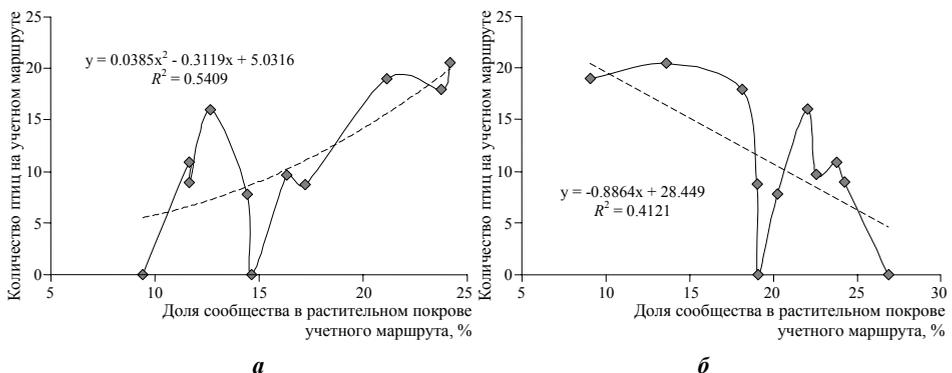


Рис. 3. Изменение численности серого жаворонка при увеличении в растительном покрове учетного маршрута доли оголенной поверхности (такрывидной) с солонцами (*а*) и злаковых и разнотравно-злаковых (*б*) сообществ (участок Борси, 2014 г.), коэффициент корреляции 0.73 и -0.64 соответственно

АНАЛИЗ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПО КОСМИЧЕСКИМ СНИМКАМ

Таким образом, при проведении аппроксимации эмпирических распределений количества жаворонков в зависимости от доли различных биотопов на полосах учетных маршрутов получены значительные совпадения эмпирических распределений полиномам первой и второй степени, что отражает величина параметра R^2 , достигающего в отдельных случаях значения, равного 0.79 и не опускающегося ниже 0.40.

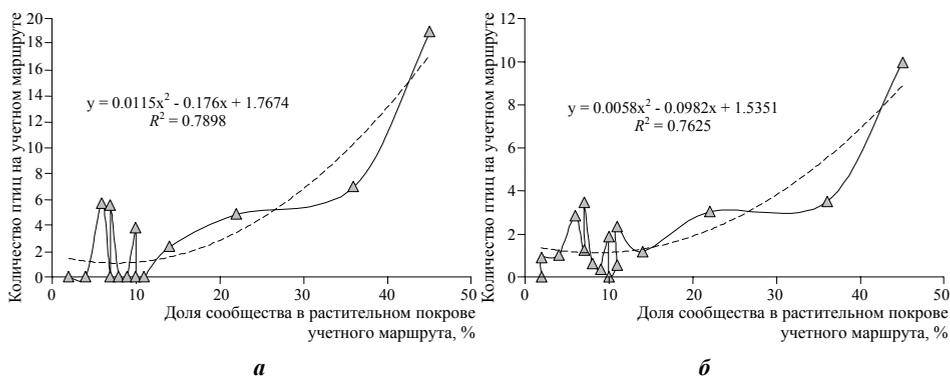


Рис. 4. Изменение численности белокрылого жаворонка при увеличении в растительном покрове учетного маршрута доли мятликового сообщества (участок Арал-сор): *а* – 2016 г. (коэффициент корреляции 0.83), *б* – в среднем за 2016 и 2017 гг. (коэффициент корреляции 0.81)

В результате анализа материалов, полученных с помощью маршрутных учетов жаворонков и дешифрирования крупномасштабных космоснимков с разрешением 2 м на ключевых участках Борси и Арал-сор, для степного жаворонка, серого и белокрылого жаворонков найдены корреляционные зависимости количества от-

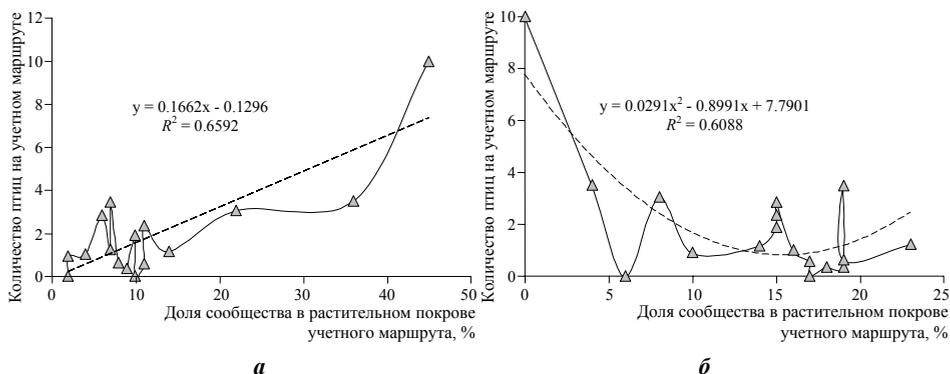


Рис. 5. Изменение численности белокрылого жаворонка при увеличении в растительном покрове учетного маршрута доли мятликового (*а*) и низжмового (*б*) сообщества (участок Арал-сор, в среднем за 2016 и 2017 гг.), коэффициент корреляции 0.81 и -0.62 соответственно

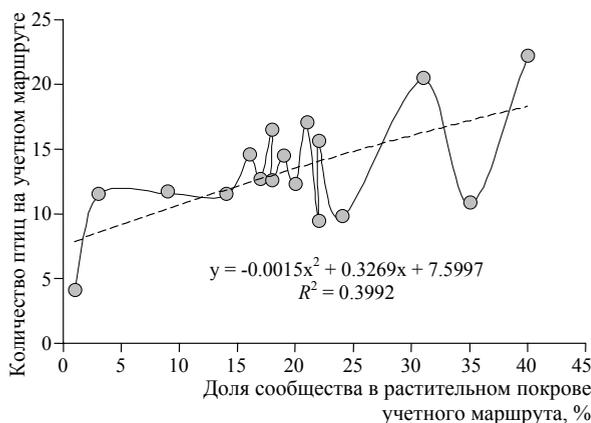


Рис. 6. Изменение численности степного жаворонка при увеличении в растительном покрове учетного маршрута доли дерновинно-злаковых сообществ (участок Арал-сор, в среднем за 2016 и 2017 гг.). Коэффициент корреляции 0.63

дельных видов жаворонков от долей различных биотопов на полосах учетных маршрутов от высокого до среднего уровней, как положительные, так и отрицательные. Для полевого жаворонка таких достоверных зависимостей установить не удалось из-за низкой численности вида и его приуроченности в полупустыне казахстанской части Прикаспийской низменности к лиманным понижениям, занятым пырейниками, которые практически не были представлены на ключевых участках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружены статистически значимые связи плотности населения трех видов жаворонков со структурой растительного покрова. Для полевого жаворонка это не удалось сделать из-за его малочисленности на территории ключевых участков и малой представленности занимаемых им местообитаний – пырейных лиманов. Таким образом, на основе использования космоснимков высокого разрешения для дешифрирования выделов растительных ассоциаций с использованием статистических методов показана тесная связь распределения трех видов жаворонков, обитающих в заволжской полупустыне Прикаспийской низменности, с определенными растительными сообществами, которые они предпочитают использовать в качестве гнездовых станций.

Продолжение этих исследований позволит авторам статьи составить алгоритм оценки пригодности территории конкретным ландшафтно-экологическим районам для обитания тех или иных видов позвоночных с использованием спектрально-спутниковых снимков Landsat-8 среднего разрешения (30 м), выложенных в бесплатном доступе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-05-00488).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алейников А. А. Современные геоинформационные системы и космоснимки высокого разрешения в исследовании бобровых ландшафтов // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 3.

Бибби К., Джонс М., Марсден С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц / Союз охраны птиц России. М., 2000. 186 с.

АНАЛИЗ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПО КОСМИЧЕСКИМ СНИМКАМ

- Виноградов Б. В.* Аэрокосмический мониторинг экосистем. М. : Наука, 1984. 316 с.
- Гершензон О. Н., Кучейко А. А., Евтушенко Н. В.* Использование данных дистанционного зондирования для защиты беломорской популяции гренландского тюленя // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 18.
- Гонин Г. Б.* Космическая фотосъемка для изучения природных ресурсов. Л. : Недра, 1980. 318 с.
- Данилов В. А.* Использование ГИС-технологий при мониторинге охотничье-промысловых млекопитающих на промышленно-осваиваемых месторождениях Якутии // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 21.
- Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. 2011. 108 с.
- Добрынин Д. В.* Особенности анализа структуры ареалов тундровой орнитофауны по материалам дистанционного зондирования // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011 а. С. 22.
- Добрынин Д. В.* Космические снимки как модели факторов среды в зоологических исследованиях // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011 б. 2011. С. 23.
- Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
- Елсаков В. В.* Материалы спутниковых съемок и методы GPS-позиционирования в исследовании сезонной активности северного оленя // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 25.
- Колесников В. В., Кетова Н. С., Суханова М. С., Брандлер О. В.* Использование космических снимков для учета сурков // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 32.
- Куликова О. Я., Покровский И. Г.* Опыт использования космических снимков сверхвысокого разрешения для крупномасштабного зоогеографического картографирования местообитаний мохноного канюка (*Buteo lagopus*) // Дистанционные методы исследования в зоологии : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 41.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Рубан О. А.* Структура населения наземногнездящихся птиц саратовского Заволжья и ее внутривековая и межгодовая динамика // Поволж. экол. журн. 2013. № 3. С. 280 – 290.
- Опарин М. Л., Конюшкова М. В., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Шадрин М. Б., Рубан О. А.* Структура гнездового населения жаворонков (Alaudidae, Aves) в типичных местообитаниях полупустыни Прикаспийской низменности // Поволж. экол. журн. 2014. № 3. С. 379 – 392.
- Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Конюшкова М. В., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Трофимов И. А., Трофимова Л. С.* Динамика структуры гнездового населения жаворонков (Alaudidae, Aves) в полупустыне саратовского Заволжья // Поволж. экол. журн. 2015. № 3. С. 277 – 293.
- Равкин Е. С., Челинцев Н. Г.* Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела. М., 1990. 36 с.
- Равкин Ю. С., Гуреев С. П., Покровская И. В.* Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск : Наука. Сиб. отделение, 1985. 206 с.
- Трофимов И. С.* Аэрокосмическое картографирование и мониторинг природных кормовых угодий аридных территорий России : дис. ... д-ра геогр. наук. М., 2001. 453 с.

УДК 631.416(470.311)

ВЛИЯНИЕ НИТРАТА И АЦЕТАТА СВИНЦА НА БИОИНДИКАЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПРИ ВНЕСЕНИИ В ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТУЮ ПОЧВУ

М. И. Панова^{1,2}, М. А. Пукальчик¹, П. В. Учанов², В. А. Терехова^{1,2}

¹ *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: panova.maria@soil.msu.ru*

Поступила в редакцию 25.07.17 г.

Влияние нитрата и ацетата свинца на биоиндикационные показатели при внесении в дерново-подзолистую почву. – Панова М. И., Пукальчик М. А., Учанов П. В., Терехова В. А. – Проведена оценка воздействия солей свинца на динамику активности ферментов (уреаза, дегидрогеназа, общая активность гидролаз, кислотная фосфатаза, пероксидаза) в диапазоне концентраций 10, 100, 300, 500 и 1000 мг/кг по иону свинца в модельном эксперименте в течение 21 суток. Установлено достоверное ингибирующее воздействие нитрата свинца на общую активность гидролаз, дегидрогеназы и пероксидазы при дозах внесения 500 и 1000 мг/кг Pb²⁺, тогда как ацетат свинца характеризовался преимущественно стимулирующим эффектом. На основании полученных данных ранжировали диагностические показатели по снижению степени чувствительности к загрязнению почв нитратом свинца: общая активность гидролаз > пероксидаза > дегидрогеназа > уреазы ~ кислотная фосфатаза.

Ключевые слова: тяжелые металлы, оценка почв, ферменты, биоиндикационная значимость, нормирование.

Influence of lead nitrate and acetate, when introduced into sod-podzolic soil, on its bioindicative characteristics. – Panova M. I., Pukalchik M. A., Uchanov P. V., and Terekhova V. A. – The influence of two lead salts on the enzymatic activity dynamics (urease, dehydrogenase, the total activity of hydrolases, acid phosphatase, and peroxidase) at lead ion concentrations of 10, 100, 300, 500 and 1,000 mg/kg in a model 21-day experiment was estimated. A significant inhibitory effect of lead nitrate on the total activity of hydrolases, dehydrogenase and peroxidase at doses of 500 and 1,000 mg (Pb²⁺)/kg was observed, while lead acetate was characterized by predominantly stimulating effect. On the basis of the data obtained the authors have arranged the diagnostic indicators by the reduction of the sensitivity to lead nitrate pollution as follows: the total activity of hydrolases > peroxidase > dehydrogenase > urease ~ acidic phosphatase.

Key words: heavy metals, assessment of soil, soil enzymes, significance of bioindication parameters, regulation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-382-393

ВВЕДЕНИЕ

В условиях глобального загрязнения почвенного покрова проблема поиска чувствительных и информативных показателей биодиагностики состояния почвенной биоты становится все более актуальной. При этом наиболее перспективными считаются биодиагностические показатели, основанные на прямой оценке ак-

ВЛИЯНИЕ НИТРАТА И АЦЕТАТА СВИНЦА

тивности биоты, либо полученные аппликатными методами при использовании почвообитающих тест-организмов, тогда как при исследовании водных вытяжек почв при химическом загрязнении возникает немало вопросов (Терехова, 2011; Олькова и др., 2016; Vestberg et al., 2001).

Среди всего многообразия поллютантов тяжелые металлы, в частности, свинец, способны аккумулироваться в почвенном покрове и оказывать длительное воздействие на скорость и направление биохимических реакций, протекающих в почвенных средах, а также токсическое действие на живые организмы, обитающие в ней (Звягинцев, 1987; Фокина, 2008). Для оценки влияния свинца на почвы наиболее широко применяют методы оценки активности таких ферментов, как уреазы (Hemida et al., 1997), дегидрогеназы (Aoyama, Nagumo, 1996), фосфатазы (Doelman, Naanstra, 1989) и метод активности общих гидролаз (Yang et al., 2014). Однако опубликованные ранее данные о чувствительности активности данных ферментов к свинцу в почвах весьма противоречивы и зачастую не дают возможности выбрать наиболее чувствительный показатель (табл. 1).

Таблица 1

Эффективные уровни воздействия свинца (EC_{50})
на активность почвенных ферментов по литературным данным

Оцениваемый показатель	EC_{50} , мг/кг	Характеристика почвы в эксперименте	Форма внесения	Источник
1	2	3	4	5
Уреазы	>400	Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая, pH – 4.8, содержание гумуса 1.5%	$Pb(NO_3)_2$	Файза, 1993
	1727–2459	Melanic brunisol ($C_{орг} - 5.5\%$, pH – 5.7)	$PbCl_2$	Chaperon, Sauv�, 2008
	н/о (эффект стимуляции)	Красноземы, $C_{орг} - 1.2-2.6\%$	$Pb(NO_3)_2$	Yang et al., 2014
	н/о (эффект стимуляции)	Чернозем выщелоченный малогумусный среднесуглинистый	$Pb(CH_3COO)_2$	Ананьева, Шпис, 2010
	320	Чернозем обыкновенный	$Pb(CH_3COO)_2$	Семенова и др., 2011
	н/о (эффект стимуляции)	Дерново-подзолистая окультуренная	$Pb(CH_3COO)_2$	Фокина, 2008
Дегидрогеназы	1266–1895	Буроземы, $C_{орг} - 5.5\%$, pH – 5.7	$PbCl_2$	Chaperon, Sauv�, 2008
	н/о (эффект стимуляции)	Красноземы, $C_{орг} - 1.2-2.6\%$	$Pb(NO_3)_2$	Yang et al., 2014
	> 2000	Бурые лесные, pH – 5.4, содержание гумуса 4.4%	PbO	Мазанко и др., 2013
	32 – 320	Коричневые карбонатные	PbO	Колесников и др., 2015
	500	Коричневые почвы, $C_{орг} - 1.78\%$	$Pb(NO_3)_2$	Pan, Yu, 2011
Гидролазы (по гидролизу диацетата флюоресцина, ФДА)	> 1600	Красноземы, $C_{орг} - 1.2-2.6\%$	$Pb(NO_3)_2$	Yang et al., 2014
	> 800	Красноземы, $C_{орг} - 1.2-2.6\%$	$Pb(NO_3)_2$	Yang et al., 2014
Фосфатаза	> 500	Дерново-подзолистая, содержание гумуса 1.8–2.1%	$Pb(CH_3COO)_2$	Арзамазова, 2004

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Фосфатаза	36.7–381– н/о	Песок – суглинок – глины	Pb(NO ₃) ₂	Doelman, Haanstra, 1989
	н/о в диапазоне 10–100 мг/кг	Чернозем карбонатный, рН – 7.6, C _{орг} – 3.1%	Pb(CH ₃ COO) ₂	Belyaeva et al., 2005

Примечание. н/о – ингибирование не выявлено.

Цель работы заключалась в изучении влияния нитрата и ацетата свинца на изменение биологических показателей дерново-подзолистой почвы в модельном эксперименте и ранжирование показателей по степени чувствительности к загрязнению свинцом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика почв. В эксперименте использовали дерново-подзолистые окультуренные среднесуглинистые почвы, отобранные в сентябре 2015 г. на территории УО ПЭЦ «Чашниково», Московская область, Солнечногорский район. Почву отбирали методом «конверта» с участка 10×10 м из верхнего пахотного горизонта (0 – 20 см), сокращали и усредняли объем «квартованием», усредненный образец доводили до воздушно-сухого состояния, отбирали корни растений и просеивали через сито с отверстиями диаметром 1 мм. До постановки опыта почва характеризовалась следующими показателями: физическая глина (фракция < 0.01 мм) – 35%; рН_{KCl} – 6.00±0.05; рН_{H₂O} – 7.58±0.05; содержание органического углерода – 2.55%; содержание гумуса – 4.39%; содержание подвижных форм калия (K₂O) и фосфора (P₂O₅) – 10 мг / 100 г и 20 мг / 100 г соответственно; фоновое содержание свинца (валовая форма) – 5 мг/кг.

Модельный эксперимент. Исследовали следующие концентрации свинца (по Pb²⁺) – 0 (контроль), 10, 100, 300, 500 и 1000 мг/кг, что соответствовало 0, 0.3, 3.1, 9.4, 15.6 и 31.3 ПДК свинца согласно ГН 2.1.7.2041-06 (2006). Выбор форм внесения свинца (ацетат и нитрат) был обусловлен как хорошей растворимостью нитрата и ацетата в водных растворах, так и большим количеством опубликованных работ, затрагивающих вопросы подвижности свинца в почвах и его влияния на биоиндикационные показатели, в которых свинец вносили именно в этих формах (см. табл. 1).

Навески почвы массой 200 г помещали в сосуды, вносили ацетат или нитрат свинца в водном растворе до достижения итоговой влажности субстратов 60% от ППВ и заданной концентрации по ионам свинца, тщательно перемешивали металлическим шпателем. Емкости инкубировали при температуре 22±2°C в течение 21 суток, влажность поддерживали путем периодического полива дистиллированной водой. Контроль влажности опытных емкостей осуществляли весовым методом, потеря веса за счет испарения воды в каждом сосуде не должна была превышать 5%. Повторность каждого опыта – трёхкратная. На 3-, 7- и 21-е сутки от начала эксперимента серию образцов отбирали для оценки ферментативной активности.

Отобранные пробы для оценки активности ферментов хранили в герметичных п/э пакетах в холодильнике при 4°C, длительность хранения не превышала 10-ти дней с момента отбора образцов на испытания.

ВЛИЯНИЕ НИТРАТА И АЦЕТАТА СВИНЦА

Методы определения ферментативной активности почв. Воздействие солей свинца на состояние почв как среды обитания живых организмов оценивали по изменению ферментативной активности почв.

Определение активности **дегидрогеназы** проводили по методике Lenhard (1962) в модификации. В навеску почв 1 г вносили 0.1 г CaCO_3 и 1%-ный раствор глюкозы до 90% насыщения от общей влагоемкости почвы, инкубировали 24 ч при 30°C в термостате. Затем в колбу вносили 3 мл раствора 1%-го трифенилтетразоля хлористого и 1%-ной глюкозы, повторно инкубировали 3 ч при 30°C. Образовавшийся трифенилформазан (ТФФ), являющийся продуктом разложения трифенилтетразоля хлористого, экстрагировали 25 мл этанола, после центрифугирования и в супернатане определяли оптическую плотность на 456 нм. Значения прибора пересчитывали по калибровочной кривой в мкг ТФФ * г^{-1} * 24ч^{-1} .

Активность кислотных фосфомоноэстераз (**фосфатазы**) определяли по методу М. Tabatabai, J. Bremner (1969). 1 г почвы помещали в пробирки, вливали 4 мл универсального буферного раствора MUB (pH 6.5) и 1 мл 5 мМ р-ра пара-нитрофенил фосфата натрия. Пробирки закрывали и инкубировали в термостате 2 ч при 37°C. Образовавшийся в ходе реакции пара-нитрофенол (пНФ) экстрагировали 1 мл 0.5 М CaCl_2 и 4 мл 0.5 М NaOH. Оптическую плотность получившихся окрашенных растворов определяли после фильтрования проб через фильтр «белая лента» при 405 нм. Показания прибора пересчитывали по калибровочной кривой в мкг пНФ * г^{-1} * ч^{-1} .

Общую гидролазную активность определяли по реакции гидролиза диацетата флюоресцеина (**ФДА**) в модификации А. В. Якушева, Б. А. Бызовой (2009). Навески почвы по 1 г помещали в пробирки, после чего приливали по 0.1 мл раствора диацетата флюоресцеина в ацетоне (2 г/л) и 10 мл 0.1 М калий-фосфатного буфера (pH = 7.6). Длительность инкубации составляла 1 ч при 30°C, оптическую плотность растворов определяли после центрифугирования (2000 об., 3 мин) на 490 нм. Показания прибора пересчитывали по калибровочной кривой в $\mu\text{г}$ флюоресцеина * г^{-1} * ч^{-1} .

Определение активности **уреазы** проводили по методу L. Kong с соавторами (2009). К навеске почвы 1 г приливали 2 мл калий-фосфатного буферного раствора (pH 6.7), 0.1 мл толуола и 2 мл 10%-ного раствора мочевины. Длительность инкубации составляла 48 ч при 37°C, после чего в пробирки вносили по 4 мл 1М KCl и 30 минут перемешивали на орбитальном шейкере (180 об./мин). После фильтрования через фильтр «белая лента» 1 мл аликвоты переносили в мерные колбы на 25 мл, в которые вносили дистиллированную воду, 4 мл 1М NaOH, 1 мл 50%-ного водного раствора сегнетовой соли, 0.4 мл реактива Несслера и доводили объем до метки. Оптическую плотность измеряли на светофилт্রে с длиной волны 460 нм. Результаты пересчитывали в $\mu\text{г}$ NH_3 г^{-1} 24ч^{-1} по калибровочной кривой.

Определение активности **пероксидазы** проводили по методу Л. А. Карягиной, Н. А. Михайловской (1986). В навеску почв 1 г вносили 10 мл 1%-ного раствора гидрохинона и 1 мл 0.05%-ного раствора перекиси водорода, инкубировали 30 минут при 30°C в термостате. Затем в колбу вносили 10 мл этанола, смесь фильтровали и центрифугировали, в супернатане определяли оптическую плотность на 405 нм. Значения прибора пересчитывали по калибровочной кривой в мкг БХ * г^{-1} * ч^{-1} .

Определение активности всех ферментов проводили в 4-кратной повторности для каждого образца почв с корректировкой по холостой пробе (почва, прокаленная при 120°C в течение трех часов).

Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета Statistica 10. Значимость и достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и попарного сравнения средних с использованием критерия Фишера (Fisher LSD test) для каждого показателя. Все графики построены с использованием SigmaPlot 11.0 software (USA).

Расчет токсикометрических показателей – эффективных концентраций свинца ($NOEC_{10}$, EC_{20} и EC_{50}) в экспериментах по определению ферментативной активности проводили с использованием лог-логистической модели регрессии вида $\varphi(x) = 1 - \exp[-\exp(\beta X)]$ из пакета программ XLSTAT-Ecology (AddinSoft).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведена серия экспериментов по изучению влияния свинца в форме нитрата и ацетата в дозах внесения 10, 100, 300, 500 и 1000 мг/кг (по ионам свинца) на активность ряда ферментов дерново-подзолистой окультуренной почвы.

Результаты оценки активности дегидрогеназы в зависимости от дозы и формы внесения свинца представлены на рис. 1. При увеличении концентрации нитрата свинца в почве выявлен тренд ингибирования активности дегидрогеназ в образцах, отобранных на 7-е и 21-е сутки опыта; в максимальной дозе внесения (1000 мг/кг) отклонение от контроля достигало 42.5 и 26.1% соответственно. Значения активности фермента в пробах, содержащих менее 300 мг/кг свинца, достоверно не отличались от контрольных проб. Выявлена достоверная отрицательная корреляция ($r = -0.85$, $p < 0.05$) между активностью дегидрогеназы на 21-е сутки опыта и дозой внесения Pb^{2+} в форме нитрата, полученные результаты согласуются с литературными данными (Khan et al., 2007; Pan, Yu, 2011).

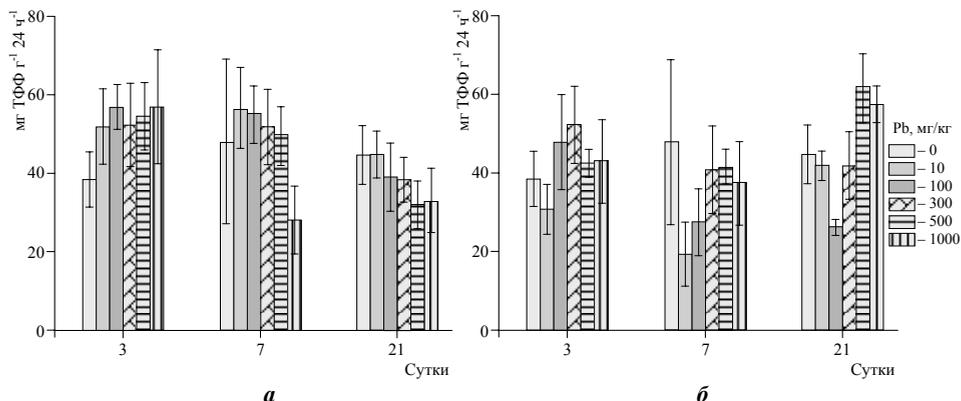


Рис. 1. Влияние различных концентраций свинца на активность дегидрогеназы дерново-подзолистой почвы в модельном эксперименте: *a* – $Pb(NO_3)_2$; *б* – $Pb(CH_3COO)_2$. Здесь и далее на графиках отображены средние значения наблюдаемых показателей и планка погрешностей, отражающая стандартные отклонения ($N = 12$)

ВЛИЯНИЕ НИТРАТА И АЦЕТАТА СВИНЦА

Внесение свинца в форме ацетата оказывало неоднозначное действие. Выявлена значительная вариабельность отклика по отношению к контролю в градиенте концентраций свинца, а максимальные дозы внесения (500 и 1000 мг/кг) оказывали выраженное стимулирующее действие на 21-е сутки опыта, активность в этих пробах была выше контрольных значений на 66.7 и 55.1% соответственно. Аналогичные данные, свидетельствующие о возможном стимулирующем действии свинца на активность дегидрогеназы, были приведены в работе Т. Stuczynski с соавторами (2003) для вариантов внесения 500 и 700 мг/кг свинца в форме хлорида. Авторы связали эффект с возможными перестройками бактериального сообщества почв: гибели чувствительных к загрязнению хлоридом свинца видов и биологическому росту иных бактерий, устойчивых к загрязнению, использующих отмершие клеточные оболочки как источник питания; при этих процессах концентрация дегидрогеназы как фермента окислительно-восстановительной группы почвенных процессов увеличивалась. Можно предположить, что стимулирующее действие высоких концентраций свинца в форме ацетата, выявленное в нашем эксперименте, имеет аналогичное объяснение.

Результаты оценки влияния нитрата и ацетата свинца на активность пероксидазы представлена на рис. 2. Эксперимент показал, что, как и в случае дегидрогеназы, нитрат свинца оказывает достоверное ингибирующее действие на активность пероксидазы и стимулирующее в ряде концентраций в варианте внесения в форме ацетата.

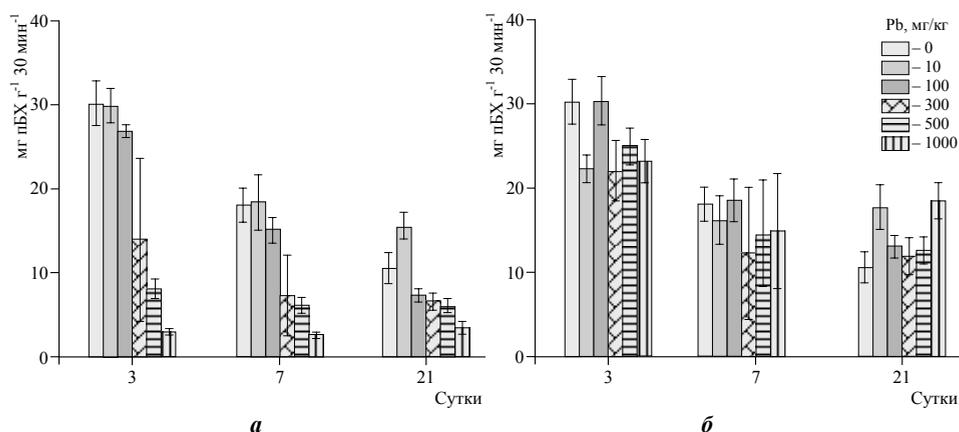


Рис. 2. Влияние различных концентраций свинца на активность пероксидазы дерново-подзолистой почвы в модельном эксперименте: *a* – $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$; *б* – $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$

Общая активность гидролаз, оцененная методом гидролиза ФДА, в пробах с ацетатом и нитратом свинца не отличалась от контроля в первые 7 суток экспозиции, однако на 21-е сутки выявлена дифференциация активности гидролиза ФДА в пробах с различными дозами нитрата свинца (рис. 3, *a*). В вариантах внесения 500 и 1000 мг/кг свинца активность снижалась более чем на 76% к контролю без свинца.

Все исследованные дозы ацетата свинца не отличались от контрольных значений (рис. 3, б). Активность гидролиза ФДА в почвах характеризует общее протекание гидролитических процессов, т.е. суммарную активность липаз, протеаз и эстераз (Guilbault, Kramer, 1964; Schnürer, Rosswall, 1982), в ряде работ была показана тесная корреляционная связь между активностью ФДА и длиной грибного мицелия (Söderström, 1977; Ingham, Klein, 1984).

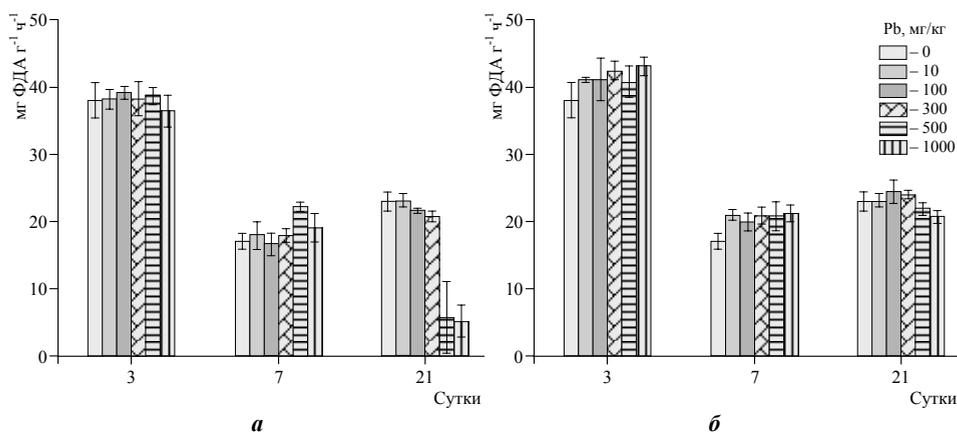


Рис. 3. Влияние различных концентраций свинца на активность общих гидролаз (ФДА) дерново-подзолистой почвы в модельном эксперименте: *а* – $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$; *б* – $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$

Внесение нитрата и ацетата свинца не оказало существенного влияния на активность уреазы и фосфатазы (рис. 4, 5).

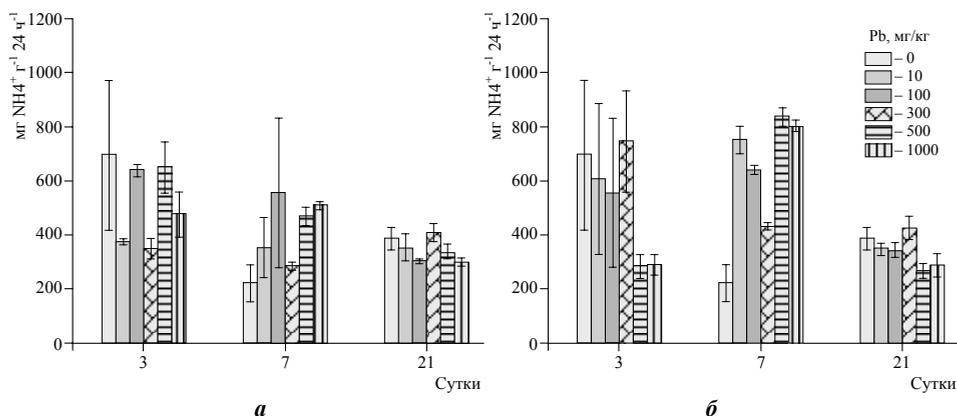


Рис. 4. Влияние различных концентраций свинца на активность уреазы дерново-подзолистой почвы в модельном эксперименте: *а* – $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$; *б* – $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$

ВЛИЯНИЕ НИТРАТА И АЦЕТАТА СВИНЦА

Наблюдалась значительная вариабельность показателей активности уреазы внутри вариантов, как в контрольных пробах, так и при внесении нитрата и ацетата свинца, на 3-и и 7-е сутки эксперимента, что может свидетельствовать о наличии дополнительных факторов, оказавших влияние на активность уреазы в начальных этапах сукцессии микробного сообщества. Средняя активность фермента в контрольных образцах достоверно снизилась к окончанию эксперимента, что может быть объяснено постепенным истощением легко-доступных органических субстратов в условиях модельного опыта (Moreno et al., 2003).

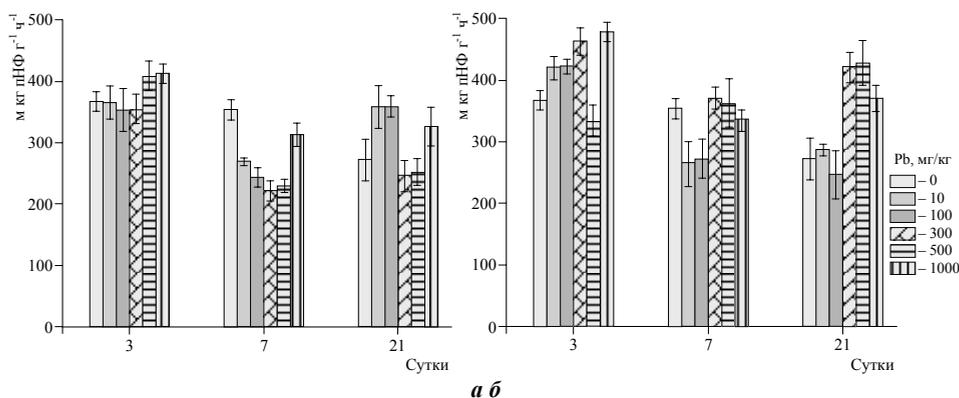


Рис. 5. Влияние различных концентраций свинца на активность кислотных фосфатаз дерново-подзолистой почвы в модельном эксперименте: *a* – Pb(NO₃)₂; *б* – Pb(CH₃COO)₂

Отсутствие выраженного эффекта от внесения свинца на активность кислотных фосфатаз, скорее всего, обусловлено тяжелым гранулометрическим составом почвы, в частности высоким содержанием глинистой фракции, которая могла обеспечить адсорбцию ферментов в межплоскостных пространствах глин и защитить от действия ингибирующих факторов (Звягинцев, 1979; Doelman, Naanstra, 1989; Zhang et al., 2015).

Наглядное представление о различиях в действии нитрата и ацетата свинца на ферментативную активность почв дает сравнение средних коэффициентов отклонения показателей в пробах со свинцом, выраженное % от контроля (рис. 6).

Из представленных результатов следует, что внесение свинца в форме нитрата оказывает более выраженное ингибирующее действие, чем внесение свинца в форме ацетата. При внесении нитрата медианные значения коэффициента отклонения от контроля для активности гидролаз (ФДА), пероксидазы и дегидрогеназы определились в диапазоне ингибирования, в то время как для ацетата – в области стимулирования ферментативной активности. Активность фосфатаз и уреаз в опыте практически не зависела от формы и дозы внесения свинца, что может свидетельствовать о низкой чувствительности и малой информативности этого показателя в оценке загрязнения дерново-подзолистых почв свинцом. Полученные дан-

ные ярко демонстрируют значимость выбора формы внесения ТМ в модельных экспериментах на фиксируемые отклики.

С использованием уравнения, описывающего логистическую кривую отклика активности ферментов к градиенту содержания свинца, были рассчитаны эффективные уровни воздействия

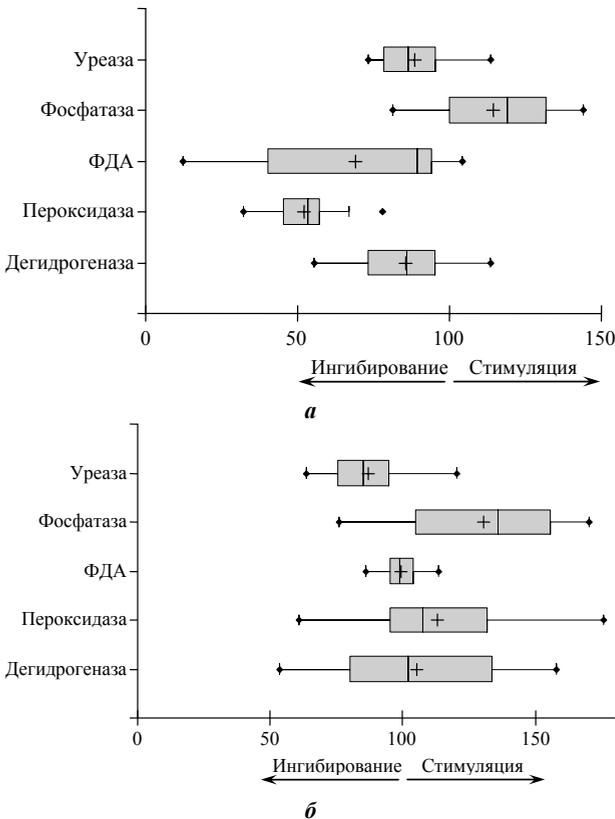


Рис. 6. Диаграммы размаха коэффициентов отклонения ферментативной активности дерново-подзолистых почв под действием нитрата ($Pb(NO_3)_2$) (а) и ацетата ($Pb(CH_3COO)_2$) (б) свинца относительно контроля (100%-контроль) для всех доз внесения свинца на 21-е сутки эксперимента. На графиках приведена медиана, квартиль и размах наблюдаемых значений

нитрата свинца на дерново-подзолистые почвы для данных, в которых фиксировали достоверные отклонения от контроля как минимум для максимальных доз внесения свинца на 21-е сутки опыта. Таким образом, учитывали изменение активности дегидрогеназы, пероксидазы и общую активность гидролаз и не учитывали активность уреазы и кислотной фосфатазы. Результаты проведенных расчетов представлены в табл. 2.

Примененный нами метод расчета зависимости «доза – эффект» и оценки концентраций свинца, приводящих к определению величины эффекта негативного действия на активность ряда почвенных ферментов, показал, что лог-логистическая модель наилучшим образом описывала ответную реакцию общей активности гидролаз (метод с ФДА) на внесение нитрата свинца. В случае активностей дегидрогеназы и пероксидазы расчетный коэффициент корреляции характеризовался значениями из диапазона «слабая связь», что и оказало влияние на высокие значения стандартной ошибки рассчитанных концентраций. На основании полученных данных активность почвенных ферментов можно ранжировать в ряду снижения степени чувствительности к загрязнению нитратом свинца: ФДА > пероксидаза > дегидрогеназа > уреазы ~ кислотная фосфатаза.

ВЛИЯНИЕ НИТРАТА И АЦЕТАТА СВИНЦА

Таблица 2

Эффективные (действующие) концентрации свинца на активность почвенных ферментов

Показатель	Эффективные (действующие) концентрации Pb мг/кг			R (McFadden)*
	NOEC (EC ₁₀)	EC ₂₀	EC ₅₀	
Дегидрогеназа	49.5 (15.2–136.2)	450.4 (160.1–3122.7)	8985.4 (1646.2–516750.4)	0.131
Пероксидаза	0.04 (0.0–0.90)	0.60 (0.0–7.06)	377.65 (37.33–98785.5)	0.138
Гидролазы	128.4 (99.7–162.4)	191.3 (151.1–244.1)	488.2 (371.3–688.2)	0.391

* Расчетный коэффициент «псевдо» корреляции МакФаддена показывает, насколько хорошо логистическая модель (complementary log-log) описывает наблюдения. Значения в диапазоне 0.2 – 0.4 можно трактовать как «очень тесная» связь (Behavioural Travel Modelling, 1979).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования показано, что соли свинца разной природы – органическая и неорганическая – оказывают преимущественно разнонаправленное действие на ферментативную активность дерново-подзолистой почвы. Отмечено преимущественно стимулирующее влияние ацетата свинца, проявляющееся в повышении активности дегидрогеназы, пероксидазы и кислотной фосфатазы. Нитрат свинца оказал более выраженное ингибирующее действие. По показателям активности дегидрогеназы, пероксидазы и общей активности гидролаз (методом с ФДА) рассчитаны эффективные (действующие) концентрации свинца на 21-е сутки опыта. EC₅₀ преимущественно находится в диапазоне свыше 500 мг/кг Pb²⁺ нитрата свинца.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 1.21 П «Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект: Научные основы технологий мониторинга и биоиндикации состояния окружающей среды (№ 0109-2015-0021)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Ю. С., Шпис Т. С.* Влияние загрязнения свинцом на биологические свойства чернозема выщелоченного // Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2010. № 10. С. 29 – 32.
- Арзамасова А. В.* Ферментативная активность дерново-подзолистой почвы при загрязнении тяжелыми металлами и экологические функции удобрений : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 28 с.
- ГН 2.1.7.2041-06. Предельно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве / Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека. М., 2006. 7 с.
- Звягинцев Д. Г.* Иммуобилизованные ферменты в почвах // Микробные метаболиты. М. : Изд-во МГУ, 1979. С. 31 – 46.
- Звягинцев Д. Г.* Почва и микроорганизмы. М. : Изд-во МГУ, 1987. 256 с.
- Карягина Л. А., Михайловская Н. А.* Определение активности полифенолоксидазы и пероксидазы // Вести АН БССР. Сер. сельскохозяйств. наук. 1986. № 2. С. 40 – 41.

Колесников С. И., Верниготова Н. А., Кузина А. А., Лаптинова А. С., Казеев К. Ш. Биодиагностика устойчивости коричневой карбонатной почвы заповедника «Утриш» к химическому загрязнению почв // Науч. журн. Кубан. гос. аграр. ун-та. 2015. № 112. С. 1 – 11.

Мазанко М. С., Колесников С. И., Денисова Т. В., Кузина А. А., Вернигорова Н. А., Кандалова О. А., Бабаян К. С., Лаптинова А. С. Устойчивость бурых лесных почв к сочетанному загрязнению свинцом и переменным магнитным полем // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 5. С. 1 – 6.

Олькова А. С., Березин Г. И., Ашихмина Т. Я. Оценка состояния почв городских территорий химическими и эколого-токсикологическими методами // Поволж. экол. журн. 2016. № 4. С. 411 – 423.

Семенова И. Н., Ильбулова Г. Р., Зулкарнаев А. Б., Суюндуков Я. Т. Влияние цеолитов на ферментативную активность чернозема обыкновенного при загрязнении свинцом // Вестн. Оренб. гос. ун-та. 2011. № 12 (131). С. 427 – 429.

Терехова В. А. Биотестирование почв : подходы и проблемы // Почвоведение. 2011. № 2. С. 190 – 198.

Файза М. М. Влияние известкования на биологические свойства дерново-подзолистой почвы, загрязненной тяжелыми металлами : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 26 с.

Фокина А. И. Биологическая активность дерново-подзолистой пахотной почвы, загрязненной ацетатом свинца // Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2008. № 7. С. 37 – 42.

Якушев А. В., Бызова Б. А. Гидролазная активность как показатель состояния микробного сообщества вермикомпоста // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2009. № 2. С. 41 – 46.

Aoyama M., Nagumo T. Factors affecting microbial biomass and dehydrogenase activity in apple orchard soils with heavy metal accumulation // Soil Science and Plant Nutrition. 1996. Vol. 42, iss. 4. P. 821 – 831.

Behavioural Travel Modelling / eds. D. Hensher, P. Stopher. London : Croom Helm, 1979. 861 p.

Belyaeva O. N., Haynes R. J., Birukova O. A. Barley yield and soil microbial and enzyme activities as affected by contamination of two soils with lead, zinc or copper // Biology and Fertility of Soils. 2005. Vol. 41, iss. 2. P. 85 – 94. DOI: 10.1007/s00374-004-0820-9.

Chaperon S., Sauvé S. Toxicity interactions of cadmium, copper, and lead on soil urease and dehydrogenase activity in relation to chemical speciation // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2008. Vol. 70, iss. 1. P. 1 – 9. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2007.10.026.

Doelman P., Haanstra L. Short- and long-term effects of heavy metals on phosphatase activity in soils : An ecological dose-response model approach // Biology and Fertility of Soils. 1989. Vol. 8, iss. 3. P. 235 – 241. DOI: 10.1007/BF00266485.

Ingham E. R., Klein D. A. Soil fungi : Relationships between hyphal activity and staining with fluorescein diacetate // Soil Biology and Biochemistry. 1984. Vol. 16, iss. 3. P. 273 – 278.

Guilbault G. G., Kramer D. N. Fluorometric determination of lipase, acylase, alpha- and gamma-chymotrypsin and inhibitors of these enzymes // Analytical Chemistry. 1964. Vol. 36, iss. 2. P. 409 – 412.

Hemida S. K., Omar S. A., Abdel-Mallek A. Y. Microbial populations and enzyme activity in soil treated with heavy metals // Water, Air, and Soil Pollution. 1997. Vol. 95, iss. 1 – 4. P. 13 – 22.

Khan S., Cao Q., Hesham A. E., Xia Y., He J. Z. Soil enzymatic activities and microbial community structure with different application rates of Cd and Pb // J. Environmental Sciences. 2007. Vol. 19, iss. 7. P. 834 – 840.

Kong L., Wang Y.-B., Zhao L.-N., Chen Z.-H. Enzyme and root activities in surface-flow constructed wetlands // Chemosphere. 2009. Vol. 76, iss. 5. P. 601 – 608.

ВЛИЯНИЕ НИТРАТА И АЦЕТАТА СВИНЦА

Moreno J. L., García C., Hernández T. Toxic effect of cadmium and nickel on soil enzymes and the influence of adding sewage sludge // *European J. of Soil Science*. 2003. Vol. 54, iss. 2. P. 377 – 386.

Pan J., Yu L. Effects of Cd or/and Pb on soil enzyme activities and microbial community structure // *Ecological Engineering*. 2011. Vol. 37, iss. 11. P. 1889 – 1894.

Schnürer J., Rosswall T. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measurement of total microbial activity in soil and litter // *Applied and Environmental Microbiology*. 1982. Vol. 43, iss. 6. P. 1256 – 1261.

Söderström B. E. Vital staining of fungi in pure cultures and in soil with fluorescein diacetate // *Soil Biology and Biochemistry*. 1977. Vol. 9, iss. 1. P. 59 – 63.

Stuczynski T. I., McCarty G. W., Siebielec G. Response of soil microbiological activities to cadmium, lead, and zinc salt amendments // *J. of Environmental Quality*. 2003. Vol. 32, iss. 4. P. 1346 – 1355.

Tabatabai M. A., Bremner J. M. Use of p-nitrophenylphosphate for assay of soil phosphatase activity // *Soil Biology and Biochemistry*. 1969. Vol. 1, iss. 4. P. 301 – 307.

Vestberg M., Sirvio H., Maarit Niemi R., Vepsäläinen M., Kukkonen S. Application of soil enzyme activity test kit in a field experiment // *Soil Biology and Biochemistry*. 2001. Vol. 33, iss. 12 – 13. P. 1665 – 1672.

Yang J.-X., He J.-L., Jang H.-E., Li T.-Q. Effect of Lead on Soil Enzyme Activities in Two Red Soils // *Pedosphere*. 2014. Vol. 24, iss. 6. P. 817 – 826.

Zhang Q., Zhou W., Liang G., Sun J., Wang X., He P. Distribution of soil nutrients, extracellular enzyme activities and microbial communities across particle-size fractions in a long-term fertilizer experiment // *Applied Soil Ecology*. 2015. Vol. 94. P. 59 – 71.

УДК [502.171:597/599](282.257.543)

**МЕТОДОЛОГИЯ ОБОБЩЕННОЙ ОЦЕНКИ
ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ
И ЧИСЛЕННОСТИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ
НА ПРИМЕРЕ ЗОНЫ ВЛИЯНИЯ ПРОЕКТИРУЕМОГО
НИЖНЕЗЕЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

**С. А. Подольский^{1,2}, В. А. Кастрикин³, М. П. Парилов³,
К. П. Павлова², Л. Ю. Левик⁴**

¹ *Институт водных проблем РАН
Россия, 119333, Москва, Губкина, 3*

² *Зейский заповедник*

Россия, 676246, Амурская обл., Зeya, Строительная, 71

³ *Хинганский государственный природный заповедник*

Россия, 676740, Амурская обл., Архаринский р-н, пос. Архара, пер. Дорожный, 6

⁴ *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова*

Россия, 119991, Ленинские горы, 1

E-mail: sergpod@mail.ru

Поступила в редакцию 22.06.17 г.

Методология обобщенной оценки показателей видового разнообразия и численности наземных позвоночных на примере зоны влияния проектируемого Нижнезейского водохранилища. – Подольский С. А., Кастрикин В. А., Парилов М. П., Павлова К. П., Левик Л. Ю. – При разработке стратегии щадящего природопользования в зонах влияния существующих и перспективных водохранилищ возникают задачи сравнительной оценки природоохранной значимости различных участков побережий. Для зоны ожидаемого влияния проектируемого Нижнезейского гидроузла разработаны интегральные индексы биоразнообразия, учитывающие как видовое богатство, так и показатели обилия каждого отмеченного вида животных. В статье приведены: списки отмеченных видов млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных; градации балльных оценок обилия видов и экологических групп наземных позвоночных; перечень основных биотопов; принципы районирования зоны влияния водохранилища; формулы расчета интегральных показателей видового разнообразия и численности животного населения; картосхемы пространственного распределения значений интегральных индексов богатства и природоохранной значимости животного населения. Даны конкретные рекомендации по укреплению сети ООПТ. Сделано заключение о том, что создание Нижнезейской ГЭС будет сопряжено со значительным риском потери биоразнообразия и экологической устойчивости не только на локальном, но и на региональном уровне.

Ключевые слова: видовое разнообразие, животное население, природоохранная значимость, ООПТ, Нижнезейская ГЭС.

Methodology of generalized assessment of the indicators of specific diversity and the numbers of terrestrial vertebrates with the zone of influence of the projected Nizhnezeisk reservoir as an example. – Podol'ski S. A., Kastrikin V. A., Parilov M. P., Pavlova K. P., and Levik L. Yu. – Problems of comparative estimation of the nature-conservation importance of various littoral zones arise when a strategy of gentle nature management in the areas of influence of both present and planned reservoirs is developed. Integral biodiversity indices to consider both the

МЕТОДОЛОГИЯ ОБОБЩЕННОЙ ОЦЕНКИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

specific richness and the abundance indices of every recorded animal species were developed for the area of expected influence of the projected Lower Zeya Hydroscheme. The paper shows lists of the recorded mammals, reptiles and amphibians; score gradations of the abundance of separate species and ecological groups of terrestrial vertebrates; a list of main biotopes; zoning principles for the areas influenced by the reservoir; formulae to evaluate the integral indices of specific diversity and the abundance of animals; and schematic maps of the spatial distribution of the values of the integral indices of richness and conservative importance of the animal population. Specific recommendations for strengthening the Special Protected Natural Areas system are given. It is concluded that the building of the Lower Zeya hydropower plant will cause a high risk of losses in the biodiversity and ecological stability at the regional level as well as at the local one.

Key words: specific diversity, animal population, conservative importance, Protected Areas of Russia, Lower Zeya hydropower plant.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-394-403

ВВЕДЕНИЕ

Гидроэнергетика стала одним из ведущих факторов антропогенного воздействия на животный мир Приамурья: функционируют Зейская и Бурейская ГЭС, вводится в строй Нижнебурейская ГЭС, проектируется Нижнезейская ГЭС. При разработке стратегии щадящего природопользования в зонах влияния существующих и перспективных крупных водохранилищ часто возникают задачи сравнительной оценки природоохранной значимости различных участков побережий. Объективным критерием могут служить интегральные индексы, учитывающие как видовое разнообразие, так и показатели численности каждого отмеченного вида животных. Такие индексы были разработаны для зоны ожидаемого влияния проектируемого Нижнезейского гидроузла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Большая часть рассматриваемой территории относится к бассейну среднего течения р. Зея в пределах Амурско-Зейской равнины, южная часть – к бассейну нижнего течения Зеи на стыке с Зейско-Буреинской равниной. В 2014 – 2016 гг. была получена и проанализирована информация о видовом составе, обилии, пространственном и биотопическом распределении млекопитающих, земноводных и пресмыкающихся во все сезоны (Подольский и др., 2016). Использовались преимущественно стандартные методики: зимний маршрутный учет – ЗМУ (Кузякин и др., 1990); учет на площадках многодневным окладом (Русанов, 1986); учет изюбрей по реву (Поярков, 1986); учет мелких млекопитающих на линиях ловушек Геро (Новиков, 1953). Отработано 4 площадки многодневного оклада общей площадью 55 км²; 755 км маршрутов ЗМУ; 12 пунктов учета изюбрей по реву на общей площади 118 км² (учтено 35 ревуших самцов); 48 ловушко-линий и 1710 ловушко-суток по учету мелких млекопитающих (отловлено 140 зверьков 9 видов). При организации работ и анализе полученных результатов использованы данные многолетних наблюдений в зонах влияния Зейского и Бурейского водохранилищ (Колобаев и др., 2000; Проблемы охраны..., 2004).

Фауна наземных позвоночных бассейна проектируемого Нижнезейского гидроузла и зоны его влияния включает 57 видов зверей, 6 видов рептилий и 6 видов амфибий. Здесь встречается больше видов зверей, чем в ближайших заповедниках: Зейском – 54 вида (Колобаев и др., 2000) и Хинганском – 55 видов (Антонов и др., 2016). Непосредственно в зоне влияния проектируемого гидроузла отмечено 8 видов зверей (обыкновенная кутора *Neomys fodiens* Pennant, 1771, уссурийская белозубка *Crocidura lasiura* Dobson, 1890, амурский ёж *Erinaceus amurensis* Schrenk, 1859, двухцветный кожан *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758, амурский тигр *Pantera tigris* (Temminck, 1844), амурский лесной кот *Felis bengalensis* ssp. Kerr, 1792, солонгой *Mustela altaica raddei* Ognev, 1930, степной хорь *Mustela eversmannii amurensis* Ognev, 1930) и 2 вида рептилий (сахалинская гадюка *Vipera (Pelias) sachalinensis* Tsarevsky, 1917), амурский полоз *Elaphe schrenckii* Strauch, 1873), занесенных в Красную книгу Амурской области (2009). Весьма вероятно обнаружение амурского лемминга (*Lemmus amurensis* Vinogradov, 1924) и дальневосточной бурозубки (*Sorex gracillimus* Thomas, 1907). Столь высокое видовое разнообразие и природоохранная значимость фауны наземных позвоночных объясняется пограничным зоогеографическим положением (Ильяшенко и др., 1982) и биотопическим разнообразием.

Необходимым условием сравнительной оценки показателей биоразнообразия является выделение и пространственная дифференциация зоны влияния гидросооружения. Использован комплексный подход, учитывающий особенности рельефа, ожидаемые и наблюдаемые явления, формирование экотонов «вода – суша», факторы и интенсивность антропогенных воздействий (Подольский и др., 2016).

Рассмотрим критерии выделения подзон, их основные особенности и ожидаемые явления.

I. Подзона затопления включает акваторию проектируемого водохранилища при нормальном подпорном уровне (НПУ) и зону осушения при регулировании уровня водохранилища. Верхняя граница подзоны соответствует форсированному подпорному уровню (ФПУ). Характерны гибель множества мелких наземных животных при затоплении ложа водохранилища; деградация речных экосистем верхнего бьефа и преобразование их в озерные; разрыв связей между речными экосистемами, расположенными выше и ниже плотины; нарушение связей между группировками наземных животных разных берегов водохранилища; массовая гибель сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) при сезонных миграциях.

II. Подзона существенного влияния на побережья водохранилища (ПСВ) включает прибрежные склоны, экспонированные к водохранилищу, прилегающие водоразделы и долины малых рек на расстоянии не менее 1.5 и не более 5 км от НПУ. Внешняя граница этой подзоны проведена по вершинам и гребням ближайших к водохранилищу сопок и хребтов. Характерно наличие прибрежной полосы подтопления с кардинально меняющимися фитоценозами; усиление эрозионных процессов (оползни, обвалы, сели); микроклиматическое влияние водохранилища (увеличение влажности воздуха, снижение весенне-летних температур); интенсивное браконьерство и пресс охоты хищников. У многих видов и экологических групп (мышевидные грызуны, насекомоядные, куницы, копытные, мелкие воробы-

ные птицы) на склонах побережья водохранилища происходит значительное снижение показателей численности.

III. Подзона умеренного влияния на побережья водохранилища (ПУВ) включает территории, относящиеся к водосборному бассейну водохранилища, расположенные вне ПСВ. Рекомендуется проводить внешнюю границу подзоны по контурам водосбора водохранилища, однако она не должна быть удалена от НПУ более чем на 20 – 30 км. Характерно некоторое усиление воздействия факторов беспокойства и браконьерства; увеличение частоты антропогенных лесных пожаров; временное увеличение численности животных, покидающих зону затопления; изменения в системах «хищник – жертва».

IV. Подзона приустьевых участков водотоков, условно называемых «живыми» долинами (ПЖД), включает поймы и прилегающие части склонов приустьевых участков долин крупных и средних притоков водохранилища. Формируются экотонные сообщества с повышенной численностью и миграционной активностью многих видов животных: копытных, хищных, мышевидных грызунов, рыб-реофилов. По нашим наблюдениям в зонах влияния Зейского и Бурейского водохранилищ для средних притоков длина участков «живых» долин составляет около 3 км, для крупных притоков – 10 – 20 км.

V. Подзона влияния незамерзающей полыньи включает русло реки, долину и прилегающие склоны на участке максимального распространения незамерзающей полыньи. Характерны увеличение частоты туманов, особенно в зимний период; гибель наземных животных при преодолении полыньи или тонкого льда по ее закрайкам; концентрации многих видов рыб в периоды нерестовых и нагульных миграций. Экосистемы этой подзоны в полной мере испытывают последствия зарегулирования стока, общие для нижнего бьефа гидроузла.

VI. Подзона влияния регулирования стока включает русло реки и ее долину на участке ощутимого регулирования стока ниже границы незамерзающей полыньи. Отмечаются уменьшение расходов в периоды паводков; изменение площади, продолжительности, календарных сроков и глубины затопления пойм; снижение среднего уровня и амплитуды колебания уровня грунтовых вод; осуходоливание части пойменных земель; заиливание пойменных озёр; снижение рыбопродуктивности пойменных водоёмов; снижение успеха гнездования птиц, выкармливающих птенцов мелкой рыбой (журавли, аисты и др.). Конфигурация подзоны уточняется в процессе мониторинга по данным о снижении частоты, продолжительности и высоты паводков.

Для выявления особенностей пространственного и биотопического распределения диких животных в пределах каждой подзоны выделены основные местообитания. Экологически близкие местообитания объединены в 17 биотопов ((1) – русла и берега рек, лишенные сплошного растительного покрова или с пионерной околородной растительностью; (2) – акватории и берега озёр, лишенные сплошного растительного покрова или с пионерной околородной растительностью; (3) – умеренные леса из тополя, ольхи, черемухи и прибрежные заросли ивняка; (4) – полидоминантные долинные широколиственные леса; (5) – переувлажненные закоркаренные луга с куртинами ивняка, местами с зарослями ерника; (6) – влажные вей-

никово-осоковые и осоково-вейниковые луга с участием разнотравья; (7) – злаково-разнотравные суходольные луга; (8) – сосновые леса, местами с примесью лиственницы и мелколиственных пород; (9) – светлохвойные сосново-лиственничные и лиственнично-сосновые леса, местами с участием берёзы белой; (10) – мелколиственные широколиственно-луготравяные леса, местами с участием лиственницы; (11) – смешанные неморальные леса с участием чёрной берёзы, дуба монгольского и других широколиственных пород; (12) – сухие ксерофито-разнотравные редколесья с участием дуба, чёрной берёзы, белой берёзы и сосны на крутых склонах; (13) – зарастающие вырубки и гари; (14) – поля и сеяные луга; (15) – полные и разнотравно-полынные залежи, рудеральные сообщества; (16) – земли поселений сельского и городского типа; (17) – пустоши на месте карьеров и полигонов золотодобычи).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для каждого обследованного биотопа (1) – (17), каждой подзоны (I – VI) получена информация о видовом составе наземных позвоночных, а также о показателях численности каждого вида. Учитывая разнородность данных о показателях численности различных видов и групп наземных животных, для сравнения биоразнообразия использованы балльные оценки обилия. На основании данных наших наблюдений и анализа литературных источников разработана пятибалльная шкала показателей численности (обилия), «привязанная» к количественным результатам учетов, дифференцированная для различных таксономических и экологических групп наземных позвоночных рассматриваемой территории (табл. 1, 2).

Для определения обобщенных показателей видового разнообразия и численности зоокомплексов различных биотопов разработан «индекс богатства животного населения» $I_6 = N \times P_{\max} + \sum P_i$, где N – количество видов, отмеченных в пределах биотопа; P_{\max} – максимальный балл шкалы показателей численности (в нашем случае – 5); $\sum P_i$ – сумма балльных оценок обилия всех видов, отмеченных в пределах биотопа. Предложенный индекс позволяет паритетно учитывать как видовое разнообразие, так и обилие каждого вида наземных позвоночных в каждом биотопе в пределах конкретной подзоны влияния водохранилища. Кроме того, с его помощью можно сравнивать животное население различных территорий в пределах одного или нескольких соседних регионов. Для рассчитанных значений индексов (I_6) разработана шкала градаций «богатства» животного населения, выраженная в баллах: менее 80 – 1 балл; 80 – 99 – 2 балла; 100 – 119 – 3 балла; 120 – 139 – 4 балла; 140 – 159 – 5 баллов; 160 – 179 – 6 баллов; 180 – 199 – 7 баллов; 200 – 219 – 8 баллов; 220 – 239 – 9 баллов; 240 – 259 – 10 баллов; 260 – 279 – 11 баллов; 280 – 299 – 12 баллов; 300 – 319 – 13 баллов; 320 – 339 – 14 баллов; 340 – 359 – 15 баллов; более 359 – 16 баллов.

В соответствии с приведенной шкалой градаций результаты расчетов I_6 распределены по контурам местообитаний (1) – (17). Таким образом, создана аналитическая карта «богатства» животного населения наземных позвоночных (рисунок).

Таблица 1

Градации показателей численности для основных экологических и таксономических групп млекопитающих зоны влияния проектируемого Нижнезейского водохранилища, соответствующие балльным оценкам обилия

Виды и экологические группы	Показатели численности	Балльные оценки обилия видов				
		1 балл (очень редкий вид)	2 балла (редкий вид)	3 балла (обычный вид)	4 балла (многочисленный вид)	5 баллов (массовый вид)
Бурозубки	Особей на 100 конусо-суток (к-с)	<1	1-5	6-10	11-20	>20
	Особей на 100 ловушко-суток (л-с)	<0.5	0.6-2.0	2.1-6.0	6.1-10.0	>10.0
Летучие мыши	Встреч на 1 км	<1	1-5	6-10	11-15	>15
	Особей на 100 км ²	<0.1	0.2-0.3	0.4-0.5	0.5-0.7	>0.7
Волк	Особей на 10 км ²	<0.1	0.2-0.5	0.6-1.0	1.1-2.0	>2.0
	Особей на 10 км ²	<0.1	0.2-0.5	0.6-1.0	1.1-2.0	>2.0
Енотовидная собака	Присутствие	<0.1	0.2-0.5	0.6-1.0	1.1-2.0	>2.0
	Присутствие	<0.1	0.2-0.5	0.6-1.0	1.1-2.0	>2.0
Барсук	Особей на 100 км ²	<0.05	0.05-0.1	0.2-0.3	0.4-0.5	>0.5
	Особей на 10 км ²	<0.5	0.6-1.5	1.6-3.0	3.1-6.0	>6.0
Росомаха	Особей на 10 км ²	<0.5	0.6-1.5	1.6-3.0	3.1-6.0	>6.0
	Особей на 10 км ²	<0.5	0.6-1.5	1.6-3.0	3.1-6.0	>6.0
Колонок	Особей на 10 км ²	<0.5	0.6-1.5	1.6-3.0	3.1-6.0	>6.0
	Особей на 10 км ²	<0.5	0.6-1.5	1.6-3.0	3.1-6.0	>6.0
Американская норка	Особей на 10 км берега	<0.5	0.5-1.5	1.6-3.0	3.1-6.0	>6.0
	Особей на 10 км ²	<1.0	1.0-1.5	1.5-3.0	3.0-4.0	>4.0
Горностай	Особей на 10 км ²	<1.0	1.0-1.5	1.5-3.0	3.0-4.0	>4.0
	Особей на 10 км ²	<1.0	1.0-1.5	1.5-3.0	3.0-4.0	>4.0
Ласка	Особей на 10 км ²	<1.0	1.0-1.5	1.5-3.0	3.0-4.0	>4.0
	Присутствие	+	-	-	-	-
Выдра	Присутствие	+	-	-	-	-
	Особей на 100 км ²	<0.4	0.4-0.8	0.8-1.6	1.7-2.0	>2.0
Бурый медведь	Особей на 100 км ²	<0.05	0.05-0.1	0.2-0.3	0.4-0.5	>0.5
	Особей на 100 км ²	<0.05	0.05-0.1	0.2-0.3	0.4-0.5	>0.5
Рысь	Присутствие	+	-	-	-	-
	Особей на 100 л-с	<1.0	1.1-2.0	2.1-7.0	7.1-15.0	>15.0
Мышевидные грызуны	Особей на 1 га	<0.5	0.6-1.0	1.1-3.0	3.1-6.0	>6.0
	Ондатра	<0.5	0.6-1.0	1.1-3.0	3.1-6.0	>6.0
Длиннохвостый суслик	Присутствие	+	-	-	-	-
	Особей на 100 л-с	<0.1	0.1-0.3	0.4-1.0	2.0-3.0	>3.0
Бурундук	Особей на 10 км ²	<2.0	2.1-5.0	5.1-10.0	10.1-15.0	>15.0
	Белка	<0.5	0.6-1.0	1.1-4.0	4.0-6.0	>6.0
Летяга	Особей на 10 км ²	<1.0	1.0-2.0	3.0-6.0	7.0-10.0	>10.0
	Заяц-беляк	<0.05	0.06-0.1	0.2-0.5	0.6-1.0	>1.0
Северная пищуха	Особей на 100 л-с	<0.2	0.2-0.5	0.6-1.0	1.1-3.0	>3.0
	Лось	<0.5	0.5-1.0	1.1-2.0	2.1-5.0	>5.0
Изюбрь	Особей на 10 км ²	<0.5	0.5-3.0	3.1-6.0	6.1-12.0	>12.0
	Косуля	<0.5	0.5-2.0	2.1-4.0	4.1-8.0	>8.0
Кабарга	Особей на 10 км ²	<0.5	0.5-3.0	3.1-6.0	6.1-12.0	>12.0
	Кабан	<0.5	0.5-3.0	3.1-6.0	6.1-12.0	>12.0

Таблица 2

Градации показателей численности земноводных и пресмыкающихся, соответствующие балльным оценкам обилия

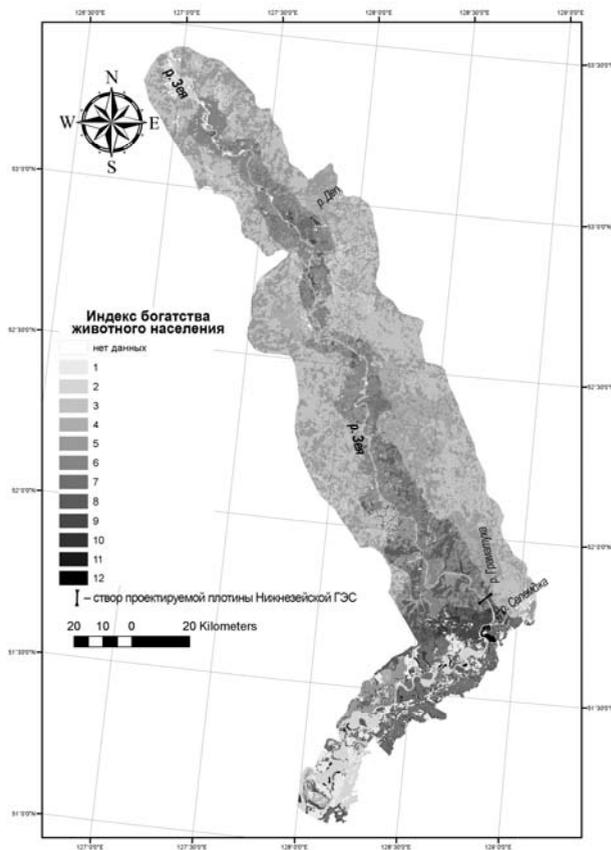
Виды и экологические группы	Показатели численности	Балльные оценки обилия видов				
		1 балл (очень редкий вид)	2 балла (редкий вид)	3 балла (обычный вид)	4 балла (многочис- ленный вид)	5 баллов (массовый вид)
Сибирский углозуб	Особей на 1 га	<2.0	2.0–5.0	5.0–10.0	10.0–20.0	>20.0
Дальневосточная и сибир- ская лягушки	Особей на 1 га	<5.0	5.0–10.0	10.0–20.0	20.0–50.0	>50.0
Дальневосточная квакша	Особей на 1 га	<2.0	2.0–5.0	5.0–10.0	10.0–20.0	>20.0
Живородящая ящерица	Особей на 1 га	<1.0	1.0–2.0	2.0–5.0	5.0–10.0	>10.0
Обыкновенный шитомордник	Особей на 1 га	<0.1	0.1–0.5	0.5–1.0	1.0–2.0	>2.0
Сахалинская гадюка	Особей на 1 га	<0.1	0.1–0.5	0.5–1.0	1.0–2.0	>2.0
Узорчатый полоз	Особей на 1 га	<0.1	0.1–0.5	0.5–1.0	1.0–2.0	>2.0
Амурский полоз	Присутствие	+	–	–	–	–

Для более точного выделения наиболее значимых и уязвимых участков в пределах зоны влияния одного конкретного гидроузла можно использовать индекс «относительного богатства животного населения»: $I_{об} = (N_v \times P_{max} + \sum P_i) / (N_v \times P_{max} + \sum P_{iaa}) \times 100\%$, где N_v – общее количество видов, отмеченных в пределах зоны влияния гидроузла; P_{max} – максимальный балл показателей численности; $\sum P_{iaa}$ – сумма средних балльных оценок обилия всех видов, отмеченных в пределах зоны влияния гидроузла. Для каждого вида P_{aa} определяется как сумма средних показателей обилия всех подзон (I – VI), деленная на количество подзон (в нашем случае – 6). Среднее обилие вида в каждой подзоне (P_a) определяется как сумма количества баллов во всех биотопах, деленная на количество биотопов, в которых был отмечен данный вид. В числителе индекс богатства животного населения конкретного биотопа (I_0); в знаменателе – индекс богатства животного населения всей зоны влияния гидроузла (I_3). Таким образом, индекс «относительного богатства животного населения» ($I_{об}$) представляет долю «богатства» конкретного биотопа по отношению к общему «богатству» животного населения зоны влияния гидроузла в процентах.

Анализ карты «богатства» животного населения (см. рисунок) позволяет выделить основные закономерности пространственного распределения интегральных показателей биоразнообразия: 1) показатели биоразнообразия постепенно увеличиваются с севера на юг; 2) долина Зеи (включая расчетную зону затопления) представляет собой область максимального «богатства» животного населения на всем протяжении зоны влияния гидроузла; 3) повышенное «богатство» наиболее характерно для поймы Зеи, склонов долины Зеи, водно-болотных угодий близ устьев ее крупных (р. Деп) и средних (реки Тыгда, Граматуха) притоков; 4) в зоне влияния верхнего бьефа проектируемого водохранилища показатели биоразнообразия постепенно снижаются по мере удаления от долины Зеи; 5) в зоне влияния нижнего бьефа проектируемого гидроузла участки с максимальными показателями соседствуют и перемежаются с сильно «обедненными» антропогенно-нарушенными территориями (сельхозугодья, пустоши, земли населенных пунктов и т.д.).

МЕТОДОЛОГИЯ ОБОБЩЕННОЙ ОЦЕНКИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Использование предлагаемых индексов позволяет наглядно представить максимально обобщенные данные натурных исследований фауны и населения наземных позвоночных. Создание подобных карт имеет практическое значение. На основании их анализа можно объективно выделить участки, наиболее ценные в природоохранном и хозяйственном отношении. Это помогает оптимально спланировать системы ООПТ и организовать щадящее природопользование в условиях гидростроительства. Так, для зоны влияния проектируемого Нижнезейского гидроузла разработаны предложения по созданию кластерного природного парка «Нижнезейский». Основу проектируемой ООПТ составят участки, выделяющиеся повышенными показателями «богатства» животного населения (I_6) среди окружающих территорий: район устья р. Дел и район от урочища р. Граматуха до устья р. Селемджа.



Карта «богатства» животного населения зоны влияния проектируемого Нижнезейского гидроузла
р. Дел и район от урочища р. Граматуха до устья р. Селемджа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Карта «богатства» животного населения показывает, что для устойчивости природных комплексов региона чрезвычайно опасно нарушение Зейского экологического коридора. В бассейне Амура поймы и долины крупных рек представляют систему магистральных экологических коридоров, по которым идет межрегиональный обмен видами. Сложное сочетание интра- и экстразональных биотопов долины Зеи обеспечивает проникновение маньчжурских видов (дальневосточная квакша *Hyla japonica* Gunther, 1859, дальневосточная лягушка *Rana dybowskii* Guenther, 1876, амурский и узорчатый полоз *Elaphe dione* Pallas, 1773, амурский ёж *Erinaceus amurensis* Schrenk, 1859, уссурийская белозубка *Crocidura lasiura* Dobson, 1890, дальневосточная полёвка *Microtus fortis* Bucchner, 1889, азиатская

лесная мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906, амурский барсук *Meles meles leucurus* Hodgson, 1847, енотовидная собака *Nictereutes procyonoides* Gray, 1834, дальневосточный лесной кот *Felis bengalensis* ssp. Kerr, 1792, кабан *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 и др.) далеко к северо-западу, а даурско-монгольских видов (монгольская жаба *Bufo raddei* Strauch, 1876, унгорская полёвка *Microtus maximoviczii* Schrenk, 1858, барабинский хомячок *Cricetulus barabensis* Pallas, 1773, длиннохвостый суслик *Citellus undulates* Pallas, 1778, солонгой *Mustela altaica raddei* Ognev, 1930, степной хорь *Mustela eversmanii amurensis* Ognev, 1930) к северо-востоку от основных ареалов. После завершения строительства плотины Зейской ГЭС в 1974 г. длина Зейского экологического коридора значительно сократилась. Распространение большинства «южных» видов на север стало четко ограничиваться южными предгорьями хребтов Тукурингра и Соктахан. В случае создания Нижнезейской ГЭС рассматриваемый экологический коридор сократится еще почти на 300 километров и будет ограничен районом устья р. Граматуха. Многие из наземных животных (дальневосточная квакша, дальневосточная лягушка, узорчатый полоз, дальневосточная полёвка, длиннохвостый суслик, солонгой, степной хорь) могут выпасть из состава фауны побережья Нижнезейского водохранилища. Кроме того, русло р. Зея играет важную роль в сезонных миграциях копытных, водоплавающих птиц и некоторых видов рыб. В многоснежные зимы через Зею переправляются тысячи косуль. При появлении на их пути водохранилища одновременная гибель, по разным оценкам, составит от 3 до 10 тыс. особей. Массовая гибель косуль может повторяться неоднократно. Из-за более поздних сроков вскрытия искусственного водоёма ото льда нарушится весенняя миграция водоплавающих птиц. Прекратятся миграции рыб через створ плотины.

В нижнем бьефе в результате зарегулирования стока и изменения режима колебаний уровня грунтовых вод будет происходить деградация пойменных лугов, лесов (Кузьмина, Трешкин, 2012) и старичных озер. Это приведет к понижению численности многих видов и групп наземных животных. Наиболее значимой следует признать угрозу гнездовым группировкам дальневосточного аиста (*Ciconia boyciana* Swinhoe, 1873), а также японского (*Grus japonensis* Muller, 1776) и даурского (*Grus vipio* Pallas, 1811) журавлей (Париллов и др., 2006). Карта (см. рисунок) показывает, что в нижнем бьефе проектируемого гидроузла достаточно нарушить незначительные по площади участки с «богатой» биотой, чтобы инициировать резкое региональное снижение биоразнообразия.

Интенсивность некоторых факторов антропогенных воздействий (браконьерство, антропогенные палы и др.) может быть существенно снижена за счет комплекса компенсационных и охранных мероприятий. Однако невозможно эффективно компенсировать нарушение трансрегионального Зейского экологического коридора, нарушение путей сезонных миграций косуль и нерестовых миграций рыб, деградацию пойменных экосистем нижнего бьефа. Таким образом, создание Нижнезейской ГЭС связано со значительным риском потери биоразнообразия и экологической устойчивости на региональном уровне.

МЕТОДОЛОГИЯ ОБОБЩЕННОЙ ОЦЕНКИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Авторы выражают благодарность директору Зейского заповедника С. Ю. Игнатенко и сотрудникам Зейского заповедника за неоценимую помощь в организации и проведении полевых работ.

Исследования проведены при финансовой поддержке Проекта ПРООН/ГЭФ – Минприроды России «Организация и выполнение мониторинга (включая предпроектный мониторинг) состояния биоразнообразия в зонах воздействия проектируемых, строящихся и эксплуатируемых гидроэнергетических объектов в Амурской области» (договор № 01/К/2015), а также в рамках темы НИР Института водных проблем РАН «Разработка оценочных показателей и критериев трансформации наземных экосистем при изменении водного режима территории под влиянием природных и антропогенных факторов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. И., Кадетова А. А., Мельникова Ю. А., Парилов М. П., Кастрикин В. А., Кочетков Д. Н., Бабыкина М. С. Кадастр наземных позвоночных Хинганского заповедника и прилегающих территорий. Благовещенск, 2016. 80 с.

Ильищенко В. Ю., Костенко В. А., Родионов С. П., Юдин В. Г. Хребет Тукурингра как зоогеографический рубеж // Млекопитающие СССР : тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва. М. : Наука, 1982. Т. 1. С. 115 – 116.

Колобаев Н. Н., Подольский С. А., Дарман Ю. А. Влияние Зейского водохранилища на наземных позвоночных (амфибии, рептилии, млекопитающие) / Зейский гос. природный заповедник Госкомэкологии РФ. Благовещенск, 2000. 216 с.

Красная книга Амурской области : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Благовещенск : Изд-во Благовещ. гос. пед. ун-та, 2009. 446 с.

Кузьмина Ж. В., Трешкин С. Е. Оценка последствий гидротехнического воздействия на экосистемы пойменных гидроморфных и полуавтоморфных территорий // Вопросы географии. Т. 134. Актуальная биогеография. М. : Изд. дом «Кодекс», 2012. Сб. 134. С. 298 – 313.

Кузякин В. А., Челинцев Н. Г., Ломанов И. К. Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1990. 51 с.

Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных М. : Сов. наука, 1953. 503 с.

Парилов М. П., Игнатенко С. Ю., Кастрикин В. А. Гипотеза влияния многолетних гидрологических циклов и глобального изменения климата на динамику численности японского, даурского журавлей и дальневосточного аиста в бассейне реки Амур // Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М. : WWF России, 2006. С. 92 – 110.

Проблемы охраны и изучения диких животных в зоне влияния Бурейского гидроузла / под ред. С. А. Подольского. М. : РАСХН, 2004. 132 с.

Подольский С. А., Игнатенко С. Ю., Игнатенко Е. В., Тиунова Т. М., Павлова К. П., Коцюк Д. В., Антонов А. И., Михеев П. Б., Шмигирилов А. П., Борисова И. Г., Старченко В. М. Методология организации и ведения мониторинга биоразнообразия в зонах влияния ГЭС на примере крупных гидроузлов Приамурья // Вестн. ДВО РАН. 2016. № 1(185). С. 15 – 25.

Поярков В. С. Методика количественного учета изюбрей во время гона // Вопросы учета охотничьих животных / ЦНИЛ охот. хоз-ва и заповедников. М., 1986. С. 120 – 123.

Русанов Я. С. Основы охотоведения. М. : Изд-во МГУ, 1986. 160 с.

УДК [598.243.3:591.524.23](470.311)

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ (*GALLINAGO MEDIA*) (SCOLOPACIDAE, AVES) НА ТОКАХ

Т. В. Свиридова¹, М. Ю. Соловьев², А. А. Бажанова², С. М. Соловьев³

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

² *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Россия, 119991, Ленинские горы, 1*

³ *Заказник «Журавлиная Родина»
Россия, 141912, Московская обл., Талдомский район, д. Дмитровка
E-mail: t-sviridova@yandex.ru*

Поступила в редакцию 09.06.17 г.

Влияние структуры растительности на численность дупелей (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) на токах. – Свиридова Т. В., Соловьев М. Ю., Бажанова А. А., Соловьев С. М. – Численность птиц и структура растительности проанализированы на 13, 7 и 10 токах дупелей (*Gallinago media*), сформировавшихся на сельскохозяйственных землях Подмосковья в 2014 – 2016 гг. соответственно. Ежегодно на токах собирались не менее 120 – 130 особ., 82 – 94% из которых были самцами. Численность дупелей в течение сезона гнездования изменялась на разных токах не синхронно. Она не зависела от расположения токов в пойме или на водоразделе, а также от проницаемости почвы на токах. Для всего гнездового сезона (май – июнь) выявлена отрицательная корреляция численности птиц с высотой ($n = 42$; $R_s = -0.52$; $p < 0.01$) и проективным покрытием ($n = 44$; $R_s = -0.56$; $p < 0.01$) растительности на токах. В основной период активности дупелей (май – первая декада июня) пуассоновская регрессия показала отрицательное влияние средней высоты травостоя на численность птиц на токах ($p = 0.0162$). Но при анализе перемещений 2 меченых самцов подобные закономерности четко не прослеживались. При этом для всего сезона гнездования получена отрицательная корреляция численности дупелей с дисперсией высоты травы ($n = 42$; $R_s = -0.48$; $p < 0.01$) и положительная – с дисперсией проективного покрытия ($n = 44$; $R_s = 0.40$; $p < 0.01$). Обнаружена корреляция численности птиц с представленностью наиболее низкотравной растительности (равной и ниже 10 см) как для всего гнездового периода ($n = 42$; $R_s = 0.51$; $p < 0.01$), так и для периода основной активности дупелей ($n = 30$; $R_s = 0.41$; $p < 0.05$). Сделан вывод о важности для дупелей при выборе мест токования не столько высоты травостоя, сколько разнородности его проективного покрытия и наличия более – менее обширных пятен с наиболее низкотравной растительностью.

Ключевые слова: дупель, *Gallinago media*, ток, структура растительности.

Influence of the vegetation structure on the numbers of Great Snipes (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) on leks. – Sviridova T. V., Soloviev M. Yu., Bazhanova A. A., and Soloviev S. M. – The numbers of birds and the vegetation structure were analyzed at 13, 7 and 10 leks of Great Snipes (*Gallinago media*) formed on agricultural lands in the Moscow Region in 2014 – 2016, respectively. Not less than 120 – 130 birds were concentrated on the leks annually, of which 82 – 94% were males. The abundance of Great Snipes changed asynchronously at different leks. It depended on neither the lek location (floodplain or watershed) nor the soil penetrability therein. A negative correlation was found between the bird numbers and the height of vegetation ($n = 42$; $R_s = -0.52$; $p < 0.01$) and that with the coverage of vegetation ($n = 44$; $R_s = -0.56$; $p < 0.01$) on the leks during the entire breeding season (May – June). Poisson regression has revealed a nega-

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

tive impact ($p = 0.0162$) of the average grass height on the bird numbers on the leks during the main period of activity of Great Snipes (May – the first 10 days of June). However, such relationships were not traced so clear by analyses of the movements of two marked males. A negative correlation between the bird numbers and the variation of grass height ($n = 42$; $R_s = -0.48$; $p < 0.01$) and a positive one between the bird numbers and the variation in grass cover ($n = 44$; $R_s = 0.40$; $p < 0.01$) were found for the entire breeding period (May – June). The numbers of Great Snipes positively correlated with the abundance of the lowest vegetation class (not higher than 10 cm) during the entire breeding period ($n = 42$; $R_s = 0.51$; $p < 0.01$) as well as during the period of maximal activity of Great Snipes ($n = 30$; $R_s = 0.41$; $p < 0.05$). A conclusion was made that the heterogeneity of the projective grass coverage and the presence of fairly large patches with the lowest vegetation rather than the grass height itself are of importance for Great Snipes when selecting sites for lekking.

Key words: Great Snipe, *Gallinago media*, lek, vegetation structure.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-404-416

ВВЕДЕНИЕ

Дупель (*Gallinago media* Latham, 1787) – полигамный вид, самцы которого устраивают в ночное время «бои» на токах и спариваются там с самками (International..., 2004). Численность дупеля катастрофически снизилась в Европе, в течение XX в. На большей части Западной Европы этот вид прекратил гнездиться на сельскохозяйственных землях уже несколько десятилетий, а в ряде стран и более столетия (International..., 2004). В северном Подмоскowie его численность к середине XX в. также существенно снизилась (Конторщиков и др., 2014), но с конца 1990-х гг. отмечена тенденция к расширению присутствия дупеля в данном регионе (Свиридова и др., 2016 а, б). В этой связи представляется актуальным исследование современных предпочтений дупеля при выборе им местообитаний в районах гнездования. Прежде всего это касается сельскохозяйственных земель, где вид может быть наиболее уязвим.

На сельскохозяйственных землях дупель селится на средних по увлажненности и сырых, преимущественно пойменных, лугах; тока устраивает нередко на возвышающихся на фоне окружающей местности участках (Фокин, 2006; Морозов, 2013). Среди прочего, предполагается, что высокая трава осложняет взаимодействия дупелей на токах и увеличивает риск быть пойманными хищниками, поэтому птицы покидают токовище после отрастания там травы до 30 см, перемещаясь на более низкотравные участки (Фокин, 2006). Однако мы не обнаружили детальных количественных исследований влияния растительности на токах на численность там дупелей, за исключением работы А. Aunijš (2001), и попытались осуществить эти исследования на севере Подмоскowie.

Дупели формируют тока в столь разнообразных местообитаниях (Морозов, 2013; Бажанова, Свиридова, 2016; Løfaldi et al., 1992), что очевидно – состояние растительности для вида должно быть важно не столько с точки зрения её флористического состава и состава растительного сообщества, сколько с точки зрения «физической» структуры растительности – её высоты и проективного покрытия. Общее распределение дупелиных токов в сельскохозяйственных угодьях севера Подмоскowie рассмотрено ранее (Бажанова, Свиридова, 2016). Задача настоящей статьи – анализ влияния структуры растительности на численность собирающихся

на токах дупелей. Последняя может зависеть и от иных экологических факторов, среди которых значимыми, в том числе в связи с рассмотрением структуры растительности на токах, могут быть ландшафтная приуроченность мест токования и проницаемость почвы на токах. В качестве дополнения к основной задаче мы проанализировали влияние на численность дупелей и этих двух факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализированы данные о токах дупелей, сформировавшихся в 2014 – 2016 гг. на сельскохозяйственных землях северного Подмоскovie – в Апсаревском урочище заказника «Журавлиная Родина» и пойме р. Дубна (56°40' с.ш.; 37°40' в.д.). Характеристика района исследований дана ранее (Свиридова и др., 2016 б). В указанные годы в том числе осуществляли кольцевание птиц на токах и использовали светоотражающие метки, прикреплявшиеся на спины самцов в 2016 г.; методика учета численности дупелей изложена ранее (Свиридова и др., 2016 а, 2017).

В 2014 – 2016 гг. наблюдения проводили на 13, 7 и 10 токах соответственно. Суммарная численность дупелей на этих токах составляла не менее 120 – 130 особей ежегодно, из которых 82 – 94% были самцами (Свиридова и др., 2016 а; наши неопубл. данные). Максимальная численность одновременно собиравшихся на одном токе в мае–первой декаде июня птиц составляла от 7 до 33 особей. Состояние растительности и некоторые иные рассматриваемые в статье показатели проанализированы для 5 токов в 2015 г., 2 из которых располагались на водоразделе и 3 в пойме, и для 8 токов в 2016 г., включая 3 на водоразделе. Динамика численности дупелей в течение гнездового сезона проанализирована для всех токов, на которых регулярно учитывали птиц в 2014 – 2016 гг., в том числе там, где растительность не изучали.

Распределение дупелей по токам существенно зависит от характера весеннего половодья в поймах (Карпович, 1962 и др.). В годы нашей работы этот фактор не оказывал влияния, так как в 2014 – 2015 гг. р. Дубна не разливалась, а в 2016 г. половодье было непродолжительным, большинство токов не были залиты или освободились от воды к прилету дупелей. По данным ближайшей к району исследований метеостанции в г. Переславль-Залесский, среднемесячная температура в 2015 г. и в 2016 г. составляла, соответственно, в апреле +4.4°C и +6.6°C, в мае +13.5°C и +13.9°C, в июне +16.6°C и +16.2°C; среднее количество осадков – в апреле 46 мм и 35 мм, в мае 85 мм и 40 мм, в июне 47 мм и 67 мм (Булыгина и др., 2017). Вследствие более теплого апреля в 2016 г. начало вегетации травянистой растительности началось раньше, чем в 2015 г. Отличием 2015 г. было вдвое большее количество осадков в мае, значительная часть которых выпала в его второй половине.

Структуру растительности определяли на случайных площадках в пределах токов: при посещении тока 10 раз забрасывали там алюминиевую рамку размером 0.5×0.5 м, в границах которой оценивали проективное покрытие и делали 5 измерений высоты растительности. Учитывали проективное покрытие только поднявшегося в текущем сезоне травостоя; полегшую ветошь сухой травы приравнивали к поверхности земли. Измерения осуществляли 4 раза: первый раз во второй дека-

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

де мая (12, 13, 17, 21 на разных токах в разные годы), второй – 1–3 июня, третий – 10 – 13 июня, четвертый – 20 – 24 июня. Для токов, где птицы начинали собираться только в июне, измерения в более ранние даты отсутствуют; в единичных случаях меньшее число измерений определялось невозможностью их проведения в нужную дату по независящим от нас причинам.

Дупели кормятся, зондируя сырую и влажную почву в поисках беспозвоночных животных (Løfaldi et al., 1992; International..., 2004). Кормовое поведение – не основной тип активности на токах, но многие самцы кормятся именно там или в непосредственной близости (Кузьмин, Никифоров, 1983; Korniluk et al., 2014). Поэтому в 2016 г. оценивали также проницаемость почвы на токах: в 10 точках в их пределах бросали с высоты 1.1 м вертикально вниз металлический стержень весом 235 г и измеряли глубину, на которую он вошел в землю. Этот показатель косвенно отражает проницаемость почвы для клюва дупелей и может служить условным индексом увлажненности почвы, которая, в свою очередь, влияет на обилие беспозвоночных.

Рассчитывали средние показатели высоты и проективного покрытия травянистой растительности, а также проницаемости почвы для каждого из токов в каждую из дат измерений. Далее оценивали зависимость от этих показателей численности дупелей на токах. Для выяснения связи всех упомянутых характеристик с численностью птиц использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена (R_s). Дополнительно проверили возможную зависимость численности птиц на токах от расположения последних в пойме или на водоразделе с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни (Mann – Whitney U test, U -критерий).

Рассчитывали также дисперсию высоты и проективного покрытия травостоя на токах в каждую из дат измерений и анализировали возможное влияние этого показателя на численность птиц на токах. Дисперсия отражает изменчивость всех исходных абсолютных измерений, поэтому ее можно принять за условный показатель разнородности растительности. Чем выше значения дисперсии высоты или проективного покрытия, тем выше разнородность участка по этим показателям.

Разброс абсолютных значений и высоты травы, и ее дисперсии был очень высок, поэтому для оценки разнородности структуры растительности по этому показателю осуществили дополнительный анализ, разбив исходные значения высоты на 4 класса. К первому классу относили значения высот травы до 10 см (включительно), ко второму – более 10 и до 20 см, к третьему – более 20 и до 30 см, к четвертому – более 30 см. Выделение последующих классов не имело смысла, так как на большинстве токов средний уровень травостоя достигал высоты более 30 см уже в конце сезона размножения дупелей. Суммарное число случаев наличия каждого высотного класса растительности в ту или иную дату рассматривали как характеристику представленности этих классов на токах. Далее оценивали зависимость численности птиц от представленности на токах каждого из высотных классов растительности.

Для изучения зависимости присутствия или численности дупелей на токах от средних значений высоты и проективного покрытия, представленности высотных классов растительности, года проведения исследований (2015 и 2016 гг.), взаимо-

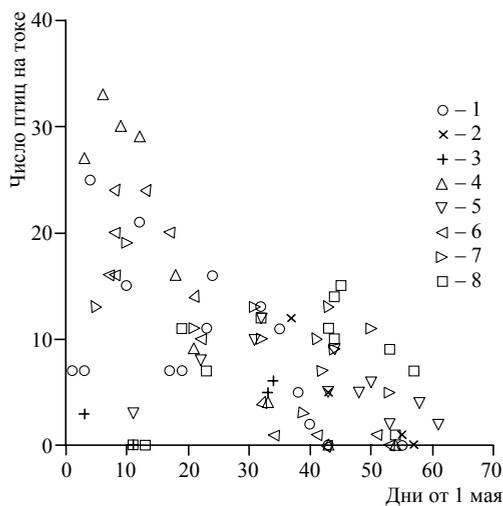
действия этих показателей, а также характеристики динамики численности дупелей в течение гнездового сезона использовали обобщенные линейные модели в виде логистической и пуассоновской регрессий для двоичных и счетных данных соответственно. Для корректировки обнаруженной по результатам пуассоновской регрессии избыточной дисперсии мы повторяли моделирование с использованием квазипуассоновской модели (Zuur et al., 2009), что позволило получить приемлемые по адекватности модели.

За 3 года отловов дупелей (2014 – 2016 гг.) зарегистрировали перемещения меченых самцов с одного тока на другой, а также перемещение птиц с одной «арены токования» на другую в пределах одного тока (при анализе каждую из них рассматривали как отдельный ток). Это дало возможность для сравнения структуры растительности на разных токах попарно с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни: в даты, когда меченые птицы на токе присутствовали, и в даты, когда они его покинули, т.е. были встречены на другом токе, и т.п.

Статистический анализ осуществляли в пакете программ R (R Core Team, 2015). Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика численности дупелей на токах района исследований. В северном Подмоскowie дупели начинают формировать тока и активно там токовать с первой декады мая. В течение гнездового сезона численность собирающихся на токах дупелей уменьшается: самки приступают к насиживанию; постепенно снижается токовая активность самцов. На разных токах района исследований численность дупелей в 2014 – 2016 гг. менялась несинхронно (рисунок). Из рисунка видно, что снижение численности дупелей на токах более выражено в первые 40 дней от даты



Численность птиц на токах в мае – июне 2014 – 2016 гг. в зависимости от даты

начала сезона размножения дупелей (1 мая), хотя есть тока, где эта закономерность не так очевидна (см., например, ток № 8). Обобщенные линейные модели (квазипуассоновская модель) показали незначимость факторов взаимодействия года с численностью и года с датой.

Во второй половине июня многие дупели прекращают собираться на токах вследствие окончания сезона размножения. Самое позднее токование в сельскохозяйственных угодьях района исследований отмечали 28 – 30 июня. При анализе влияния структуры растительности на дупелиных токах на численность там птиц необходимо иметь в виду и это снижение, не зависящее от изме-

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

нений структуры растительности. Поэтому помимо данных, полученных для всего гнездового сезона (май – июнь), анализировали и данные только для периода основной активности дупелей (май – первая декада июня), исключая из выборки измерения за 20 – 24 июня.

Ландшафтная приуроченность токов и проницаемость почвы. Анализ с использованием коэффициента корреляции Спирмена не выявил зависимости численности дупелей на токах ни от ландшафтного расположения токов (пойма, водораздел), ни от проницаемости почвы и для всего гнездового сезона, и для периода основной активности дупелей.

Высота, проективное покрытие и разнородность растительности на токах. Численность дупелей на токах отрицательно коррелировала с высотой растительности как в течение всего гнездового сезона ($n = 42$; $R_s = -0.52$; $p < 0.01$), так и в период основной активности дупелей ($n = 30$; $R_s = -0.41$; $p < 0.05$). Для проективного покрытия получены аналогичные зависимости ($n = 44$; $R_s = -0.56$; $p < 0.01$ и $n = 32$; $R_s = -0.45$; $p < 0.01$ соответственно).

Анализируя разнородность растительности на токах, исходили из предположения, что для дупелей могут иметь значение не столько абсолютные значения высоты травостоя или его проективного покрытия, сколько степень изменчивости этих показателей на участке токования. Для всего гнездового сезона получена отрицательная корреляция численности дупелей с дисперсией высоты травы ($n = 42$; $R_s = -0.48$; $p < 0.01$) и положительная – с дисперсией проективного покрытия ($n = 44$; $R_s = 0.40$; $p < 0.01$). То есть прослеживается тенденция того, что птиц больше на токах, где выше разнородность проективного покрытия растительности, но не высоты травостоя. Но для основного периода активности дупелей корреляция численности птиц с дисперсией и высоты ($n = 30$; $R_s = -0.30$; ns), и проективного покрытия ($n = 32$; $R_s = 0.32$; ns) растительности незначима.

Чтобы нивелировать широкий разброс исходных абсолютных значений высоты растительности, провели анализ влияния высоты травостоя на дупелей также по классам высотности. Численность дупелей на токах положительно коррелировала с классом наиболее низкотравной растительности, равной и ниже 10 см, как для всего гнездового периода ($n = 42$; $R_s = 0.51$; $p < 0.01$), так и для периода основной активности дупелей ($n = 30$; $R_s = 0.41$; $p < 0.05$), а отрицательно – со всеми другими классами высотности травы ($n = 42$; $R_s = -0.33$ и $R_s = -0.38$ при $p < 0.05$ и $R_s = -0.45$, $p < 0.01$ соответственно) для всего гнездового периода, но не для периода основной активности дупелей ($n = 30$; $R_s = -0.33$, $R_s = -0.30$ и $R_s = -0.25$ соответственно; ns). При этом представленность на токах класса наиболее низкотравной растительности отрицательно коррелирует с проективным покрытием ($R_s = -0.71$, $p < 0.05$) – т.е. на участках, где имеется больше низких растений и общее проективное покрытие растительности ниже.

Для основного периода активности дупелей с помощью логистической и пуассоновской регрессий исследовали несколько моделей, где зависимой переменной было присутствие или численность дупелей на токах, а независимыми – разные сочетания средних значений высоты и проективного покрытия, представленности на токах высотных классов растительности, года проведения исследований.

Взаимодействие с годом исследований всех остальных независимых переменных было незначимым.

Согласно единственной достоверной модели отрицательное влияние на численность дупелей на токах в основной период активности птиц оказывает средняя высота травостоя – чем она больше, тем меньше птиц на токах ($E = -0.006982 \pm 0.002729$, $p = 0.0162$). Иные модели могли быть недостоверны как из-за отсутствия влияния других характеристик на численность дупелей, так и из-за небольшой выборки данных для основного периода активности птиц, либо отсутствия в модели каких-либо значимых для вида, но не учтенных нами факторов.

Растительность на токах, где отмечены перемещения птиц. Наблюдали два перемещения меченых самцов с одного тока на другой, которые мы считаем подтвержденным прекращением использования ими первого из токов и окончательным перемещением в новое место. В 2016 г. перемещение регистрировали с помощью светоотражающей метки на птице, а не переотлова окольцованного ранее дупеля. В этом случае самца при повторных встречах нельзя было распознать индивидуально, но был точно определен ток, на котором его поместили при отлове.

Сравнение структуры растительности на токах в даты, когда окольцованные птицы там присутствовали, и в даты, когда и меченые самцы точно покинули эти тока (т.е. были обнаружены на другом токе) и 90 – 100% других самцов перестали там собираться, представлены в табл. 1. Из нее видно, что в обоих случаях высота растительности и проективное покрытие на токах, когда самцы их покинули, была достоверно выше, чем в даты, когда птицы использовали эти тока.

Таблица 1

Состояние растительности на токах в даты, когда меченые дупели там присутствовали (более ранние даты) и в даты, когда меченые самцы переместились с этого на другой ток (более поздние даты)

Самец А (ток 1)			Самец Б (ток 1)		
Дата	h , мм	cov , %	Дата	h , мм	cov , %
01.06.15	140.8±70.7	58±14.2	01.06.16	143.6±75.8	89.0±7.4
10.06.15	265±138.9	75.5±14.0	13.06.16	253.9±150.3	96.0±6.6
	$p < 0.0001$	$p < 0.05$		$p < 0.0001$	$p < 0.05$

Примечание. h – высота, cov – проективное покрытие.

Сравнили также высоту растительности в одну и ту же дату на токах, откуда меченые птицы переместились (ток 1) и на токах, куда они переместились и продолжали там токовать в рассматриваемую дату (ток 2; табл. 2). Самец Б токовал в июне на участке с меньшей высотой травы и проективным покрытием, но для самца А это не подтверждается.

Для полноты анализа сравнили также состояние растительности на исходном токе (ток 1) и участке, куда меченая птица переместилась (ток 2) в те даты, когда птица присутствовала на каждом из этих токов (табл. 3). Предполагали, что разница в высоте и проективном покрытии на токах, когда каждый из них использовали птицы, должна отсутствовать. Но это предположение не подтвердилось. В более поздние даты самцы токовали как на участке с достоверно более низкими травой и

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

проективным покрытием (самец Б), так и на участке с достоверно более высокой травой и проективным покрытием (самец А), по сравнению с «исходным» током.

Таблица 2

Состояние растительности в одну и ту же дату на токах, которые меченые птицы посещали в начале сезона гнездования (ток 1), и на токах, куда они переместились к указанной в таблице дате (ток 2)

Ток	Самец А			Самец Б		
	Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %	Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %
1	10.06.15	265±138.9	75.5±14.0	13.06.16	253.9±150.3	96.0±6.6
2	10.06.15	309±185.1	76.5±19.6	13.06.16	75.2±80.5	68.0±27.5
		<i>ns</i> ; <i>p</i> = 0.262	<i>ns</i> ; <i>p</i> = 0.591		<i>p</i> < 0.00001	<i>p</i> = 0.005

Примечание. *h* – высота, *cov* – проективное покрытие.

Таблица 3

Состояние растительности на токах, которые меченые птицы посещали в начале сезона гнездования (ток 1), и на токах, куда они переместились (ток 2), в даты, когда птицы использовали каждый из них

Самец А			Самец Б		
Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %	Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %
01.06.15 (ток 1)	140.8±70.7	58±14.2	01.06.16 (ток 1)	143.6±75.8	89±7.4
10.06.15 (ток 2)	309±185.1	76.5±19.6	13.06.16 (ток 2)*	75.16±80.5	68±27.5
	<i>p</i> < 0.0001	<i>p</i> < 0.05		<i>p</i> < 0.0005	<i>p</i> < 0.05

Примечание. *h* – высота, *cov* – проективное покрытие.

В 2016 г. отметили смещение «арены токования» самцов в пределах одного тока на расстояние 65 – 70 м. Сравнение состояния растительности на «исходной» и более поздней «аренах токования» приведены в табл. 4. Из нее следует, что дупели в июне постепенно переместились для токования на участок с более низкой и разреженной растительностью.

Таблица 4

Состояние растительности на ранней (май – 1 июня) и более поздней (1 – 13 июня) «аренах токования» в пределах одного тока

Арена токования	Дата (число птиц, особ.)	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %	Дата (число птиц, особ.)	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %
Исходная	22.05.16 (8+? особ.)	56.4±64.3	59±18.97	01.06.16 (2 особ.)	168.8±126.1	82.5±12.1
Поздняя	01.06.16 (10 особ.)	89.9±100.1	66±13.7	01.06.16 (10 особ.)	89.9±100.1	66±13.7
		<i>ns</i> ; <i>p</i> = 0.293	<i>ns</i> ; <i>p</i> = 0.446		<i>p</i> < 0.0005	<i>p</i> < 0.05
Исходная	13.06.16 (0 особ.)	151.9±109.8	93±11.1	01.06.16 (2 особ.)	168.8±126.1	82.5±12.1
Поздняя	13.06.16 (9 особ.)	68.4±95.8	81±9.9	13.06.16 (9 особ.)	68.4±95.8	81±9.9
		<i>p</i> < 0.0001	<i>p</i> < 0.05		<i>p</i> < 0.0001	<i>ns</i> ; <i>p</i> = 0.56

Примечание. *h* – высота, *cov* – проективное покрытие.

ОБСУЖДЕНИЕ

На значительной части гнездового ареала дупель обитает преимущественно в поймах (International..., 2004). По нашим данным, ландшафтная приуроченность токов не влияла на присутствие и численность там дупелей. Не выявлено влияния на эти показатели и проницаемости почвы на токах северного Подмосковья. Хотя в Скандинавии и Латвии показано, что проницаемость и влажность почвы, определяющие возможности для кормежки вида, влияют на присутствие дупелей в районах гнездования (Løfaldi et al., 1992; Auniņš, 2000).

Переходя к основной части обсуждения, нельзя не упомянуть, что в разных районах гнездового ареала выявлены факты использования частью дупелей в течение одного гнездового сезона нескольких токов попеременно (Карпович, 1962; Korniluk et al., 2014). В Польше с помощью регистраторов, которыми были снабжены дупели, обнаружили, что доля самцов, токующих более чем на одном токе изредка или регулярно, может составлять до 38 и 28.5% соответственно (Korniluk et al., 2014). В Швеции же около 77 – 81% самцов использовали в течение гнездового сезона один ток (Фокин, 2006; Höglund, Lundberg, 1987). Вкупе с ночным образом жизни дупелей и, зачастую, большими расстояниями между токами, это осложняет любые исследования по виду, в том числе по оценкам его численности и предпочтению тех или иных характеристик местообитаний на токах.

Все перемещения меченых самцов в северном Подмосковье в 2014 – 2016 гг. зарегистрированы уже в июне, а не в мае, в том числе самцов, перемещавшихся между не рассматриваемыми в этой статье токами (наши неопубл. данные). Свидетельствует ли это о меньшей, чем в Польше, доле самцов, использующих более одного тока в гнездовом сезоне, однозначно сказать сложно. Рассмотренные в этой статье перемещения меченых самцов мы считаем именно окончательными перемещениями дупелей с «исходных майских» токов на иные тока, а не «скачками» самцов между выбранными для сравнения токами. При этом исходим из того, что обратного перемещения меченых птиц на исходные тока в июне не регистрировали, частично это подтверждается и окончанием использования «исходных токов» большинством дупелей.

Ранее высказывались предположения, что дупели покидают токовище после отрастания там травы до 30 см, перемещаясь на более низкотравные участки (Фокин, 2006). Собственные наблюдения заставляли нас предположить, что птицы скорее реагируют не на высоту травостоя, тем более столь конкретную – 30 см, а на ее разнородность, предпочитая участки, где более выражена неоднородность высоты растительности и ниже проективное покрытие, поэтому проверяли влияние и этих факторов.

Проведенный нами с помощью разных подходов анализ в большинстве случаев подтверждает предположение о перемещении дупелей на другие тока в случаях, когда растительность на участке, где птицы начали токовать в начале сезона размножения, становится выше и гуще. Численность дупелей отрицательно коррелировала со средними значениями высоты и проективного покрытия растительности на токах как для всего гнездового сезона, так и для периода основной активности дупелей – т.е. чем выше была трава и ее покрытие, тем меньше птиц присутство-

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

вало на токе. Единственная достоверная модель регрессионного анализа подтверждает эту закономерность для высоты травостоя в основной период активности дупелей. Смещение «арены токования» дупелей в пределах одного тока в течение сезона гнездования также произошло с участка с высокой и густой травой на участке с более низкой и разреженной растительностью.

Вместе с тем при анализе перемещений двух меченых самцов тенденция «избегания» дупелями участков с более высокой травой и проективным покрытием четко не прослеживается (см. табл. 1 – 3). Не подтверждается кажущееся логичным отсутствие различий высоты и проективного покрытия на токах откуда и куда переместились дупели в те даты, когда птицы использовали каждый из них. Кроме того, самец А токовал после перемещения на токе с достоверно большей высотой и проективным покрытием растительности, по сравнению с током, где этого самца отмечали в начале сезона размножения.

При анализе изменчивости (дисперсии) высоты и проективного покрытия, а не их абсолютных значений, для всего гнездового сезона прослеживается тенденция того, что птиц больше на токах, где выше разнородность проективного покрытия растительности, но не высоты травостоя. Но для основного периода активности дупелей такая корреляция численности птиц с дисперсией высоты и проективного покрытия не подтвердилась статистически, что возможно и из-за меньшей выборки данных для этого периода. Единственной же более менее прослеживаемой тенденцией влияния разнородности высоты травостоя на численность дупелей, достоверной и для основного периода активности птиц, оказывается представленность на токах класса растений ниже 10 см.

Отрицательная корреляция классов более высокой растительности, в частности выше 30 см, с численностью птиц не подтверждается для периода основной активности дупелей, а для всего сезона гнездования она может в существенной степени определяться приближением конца сезона размножения и снижением численности дупелей во второй половине июня из-за иных, внутривидовых, причин. Последние мы не можем оценить количественно, но они могут оказывать более существенное влияние на численность птиц на токах во второй половине июня, чем состояние растительности. При исследованиях, проведенных в Латвии, класс растительности выше 30 см вообще не был представлен на токах, хотя исследования там также осуществляли в течение всего гнездового сезона (Aunīņš, 2000). Возможно, именно эти данные послужили основой для предположения, что дупели избегают участков с высотой растительности более 30 см (Фокин, 2006).

По полученным нами результатам складывается впечатление, что дупели скорее не «избегают» участков с каким-то определенным средним уровнем травостоя, оказывающимся для них слишком высоким (выше 30 см или иным), а используют для токования места, где имеются большие или меньшие по площади низкотравные участки (ниже 10 см). В этом контексте случай с меченым самцом А, на первый взгляд противоречащий общей картине, выглядит несколько иначе. Самец А токовал 10.06.2016 г. на токе 2 с большей средней высотой травы и практически таким же, как на исходном токе 1, проективным покрытием на эту же дату (около

75%). Но «свободные» от растительности 25% были по-разному распределены на сравнимых токах. На токе 1, который самец А прекратил использовать, не покрытая растительностью поверхность равномерно распределялась по пространству тока. А на токе 2, который самец А продолжал использовать, эти 25% были представлены относительно большими пятнами полегшей сухой ветоши: в мае она долго находилась под водой, а в июне освободилась от воды, но продолжала препятствовать росту травы текущего года. Именно эти пятна использовал для токовых демонстраций самец А, несмотря на то, что окружающая эти «проплешины» трава была существенно выше, чем на многих иных участках лугов. Слушания токования в подобных местах отмечены нами не единожды и у других особей.

Несмотря на различавшиеся методы сбора и анализа исходных характеристик дупелиных токов, наши выводы о «предпочтениях» дупелей согласуются с результатами, полученными в Латвии. Там наилучшая модель показала, что дупелям подходит приподнятый участок луга с неоднородной (по видовому составу) и разреженной (по проективному покрытию) растительностью текущего года и плотным слоем сухой прошлогодней ветоши (Auniņš, 2000). При этом высота растительности, анализирувавшаяся авторами по двум категориям – ниже и выше 30 см, не влияла на присутствие или отсутствие дупелей. Мы не анализировали количественно имевшуюся на многих токах сухую ветошь, так как 46 – 50% дупелиных токов располагались в северном Подмоскowie на неиспользуемых лугах (Бажанова, Свиридова, 2016). Это, как и в Латвии (Auniņš, 2000), скорее отражает современное преобладание в регионе неиспользуемых лугов, нежели предпочтения вида (Бажанова, Свиридова, 2016). Вместе с тем плотная многолетняя ветошь сухой травы существенно, а иногда полностью затрудняет рост травостоя текущего года, тем самым уменьшая проективное покрытие зеленой растительности и способствуя увеличению разнородности местообитания, которая, с нашей точки зрения, и привлекает дупелей.

Во второй половине сезона гнездования не исключена также вероятность перемещения дупелей на другие тока не столько из-за состояния растительности, сколько из-за наличия на том или ином токе самок. Большинство самок к концу мая уже насиживают кладки, поэтому теоретически «стимулом» для перемещения самцов с того или иного тока в первой половине июня может быть и фактор прекращения посещения этих токов самками. Тем более что у этого вида предполагают ведущую роль самок при выборе партнера для спаривания (Sæther et al., 2005). Однако это вопрос для отдельного исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в условиях северного Подмоскowie не обнаружено зависимости численности дупелей на токах ни от ландшафтного расположения этих токов – в пойме или на водоразделе, ни от проницаемости почвы на токах. Структура же растительности на токах оказывает влияние на численность там дупелей. Численность дупелей на токах отрицательно коррелировала с высотой и проективным покрытием растительности как в течение всего гнездового сезона, так и в период основной активности дупелей. При этом при выборе мест токования наибольшее

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

значение имеет не столько высота травостоя, сколько разнородность его проективного покрытия и наличие более-менее обширных пятен с наиболее низкотравной растительностью.

Авторы статьи выражают благодарность исследователям и волонтерам заказчика «Журавлиная Родина», помогавшим в работе в 2014 – 2016 гг., особенно В. О. Авданину, В. В. Головнюку, О. С. Гринченко, Д. Б. Кольцову, С. А. Коркиной, К. А. Любимовой, А. В. Севрюгину, Д. В. Хотину, К. В. Щербакову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бажанова А. А., Свиридова Т. В. Местообитания дупеля в сельскохозяйственных угодьях севера Подмосковья // Птицы и сельское хозяйство : материалы I междунар. орнитол. конф. «Птицы и сельское хозяйство : современное состояние, проблемы и перспективы изучения» / под ред. Т. К. Железновой, Л. В. Маловичко. М. : Знак, 2016. С. 30 – 35.

Булыгина О. Н., Разуваев В. Н., Александрова Т. М. Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадкой на метеорологических станциях России и бывшего СССР (ТТТР). Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620942 / ВНИИГМИ-МЦД. Обнинск, 2017. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperature-regresitation#описание-массива-данных> (дата обращения: 20.05.2017).

Карпович В. Н. Изучение природы дупелиного тока методом кольцевания // Тр. Окского гос. заповедника. Вологда : Вологодское кн. изд-во, 1962. Вып. IV С. 185 – 191.

Конторицков В. В., Гринченко О. С., Свиридова Т. В., Волков С. В., Шариков А. В., Хромов А. А., Зубакин В. А., Кольцов Д. Б., Коновалова Т. В., Смирнова Е. В., Иванов М. Н., Макаров А. В., Севрюгин А. В. Птицы Журавлиной Родины и окрестностей: распространение и численность // Вестн. Журавлиной Родины. М. : Голос, 2014. Вып. 2. С. 76 – 77.

Кузьмин И. Ф., Никифоров Л. П. Поведение дупелей на токах // Поведение животных в сообществах : материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М. : Наука, 1983. Т. 2. С. 270 – 272.

Морозов В. В. Дупель // Полный определитель птиц Европейской части России / под ред. М. В. Калякина. М. : Фитон, 2013. Ч. II. С. 105 – 108.

Свиридова Т. В., Кольцов Д. Б., Гринченко О. С., Зубакин В. А., Конторицков В. В., Волков С. В. Дупель (*Gallinago media*) на северо-востоке Подмосковья в 1980 – 2014 гг. // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии : материалы 10-й юбилейной конф. Рабочей группы по куликам Северной Евразии. Иваново : Изд-во Иван. гос. ун-та, 2016 а. С. 334 – 341.

Свиридова Т. В., Волков С. В., Гринченко О. С., Кольцов Д. Б. Мониторинг птиц и их местообитаний в сельскохозяйственных ландшафтах северного Подмосковья : итоги 20-летних наблюдений // Птицы и сельское хозяйство : материалы I междунар. орнитол. конф. «Птицы и сельское хозяйство : современное состояние, проблемы и перспективы изучения» / под ред. Т. К. Железновой, Л. В. Маловичко. М. : Знак, 2016 б. С. 268 – 277.

Свиридова Т. В., Бажанова А. А., Соловьев С. М. Проекты по изучению и сохранению куликов на северо-востоке Подмосковья в 2015 – 2016 гг. // Информационные материалы рабочей группы по куликам Северной Евразии. М., 2017. № 30. С. 42 – 45.

Фокин С. Ю. Охота на болотно-луговую дичь. М. : Вече, 2006. 352 с.

Auniņš A. Territorial distribution, numbers and habitat selection of Great Snipe in Latvia : historical information and the current situation (1999 – 2001) // Putni Daba. 2001. Suppl. 1. P. 4 – 12.

Höglund J., Lundberg A. Sexual selection in a monomorphic lek-breeding bird : correlates of male mating success in the great snipe *Gallinago media* // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1987. Vol. 21, iss. 4. P. 211 – 216.

International Single Species Action plan for the conservation of the Great Snipe // AEWA Technical Series. 2004. № 5. 41 p.

Korniluk M., Świętochowski P., Tumiel T., Wereszczuk M., Białomyzy P., Grygoruk G., Iliszko L. Ranging behaviour of Great Snipe males in E Europe – GPS telemetry results // Wader Study Group Bull. 2014. Vol. 121, iss. 3. P. 219.

Løfaldi L., Kålås J. A., Fiske P. Habitat selection and diet of Great Snipe *Gallinago media* during breeding // *Ibis*. 1992. Vol. 134, iss. 1. P. 35 – 43.

R Core Team. R : A language and environment for statistical computing / R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2015. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed 20 March 2017).

Sæther S. A., Baglo R., Fiske P., Ekblom R., Höglund J., Kålås J. A. Direct and undirect mate choice om leks // *American Naturalist*. 2005. Vol. 166, № 2. P. 145 – 157.

Zuur A., Ieno E. N., Walker N., Saveliev A. A., Smith G. M. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Berlin : Springer Sci., 2009. 574 p.

**ФОРМИРОВАНИЕ ГИДРОХИМИЧЕСКОГО РЕЖИМА
ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. УРАЛ
В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО РЕГУЛИРОВАНИЯ СТОКА**

**Е. А. Шашуловская, С. А. Мосияш, И. Г. Филимонова,
Л. В. Гришина, Е. Г. Кузина**

*Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга, Саратовское отделение
Россия, 410002, Саратов, Чернышевского, 152
E-mail: shash.elena2010@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.03.17 г.

Формирование гидрохимического режима верхнего течения р. Урал в условиях техногенного регулирования стока. – Шашуловская Е. А., Мосияш С. А., Филимонова И. Г., Гришина Л. В., Кузина Е. Г. – Показано изменение химического состава воды р. Урал (верхнее течение) на участке зарегулирования крупным искусственным водоёмом (Ириклинское водохранилище). Зарегистрировано снижение концентраций основных ионов, органического вещества, биогенных элементов и, особенно, соединений металлов (меди, марганца, железа и алюминия) на участке ниже водохранилища. Отмечено, что возможными причинами изменения рассматриваемых показателей могут быть внутриводоёмные физико-химические процессы, возникающие при низком водообмене на Ириклинском водохранилище. Наибольшая самоочищающая способность зафиксирована для железа и марганца, наименьшая – для меди. Для оценки «здоровья» водной экосистемы предложено использовать показатель устойчивости (усредненный модуль $\left| \overline{r_i} \right|$ коэффициентов корреляции гидрохимических параметров).

Ключевые слова: качество воды, органическое вещество, биогенные элементы, металлы, р. Урал, Ириклинское водохранилище.

Formation of the hydrochemical regime of the upper reaches of the Ural River under conditions of technogenic flow regulation. – Shashulovskaya E. A., Mosiyash S. A., Filimonova I. G., Grishina L. V., and Kuzina E. G. – Changes in the chemical composition of water of the Ural River (upstream) along the section of regulation by a large artificial reservoir (the Iriklin'sky reservoir) are shown. Decreased concentrations of major ions, organics, nutrients, and, especially, compounds of metals (copper, manganese, iron and aluminum) in the area below the reservoir were recorded. It was noted that physicochemical processes inside the Iriklin'sky reservoir occurring at low water exchange could be the possible causes of these changes of the considered parameters. The highest self-cleaning ability was revealed for iron and manganese, whilst the smallest one was for copper. It is offered to use a stability indicator (the average module $\left| \overline{r_i} \right|$ of the correlation coefficients of hydrochemical parameters) for an assessment of the “health” of an aquatic ecosystem.

Key words: water quality, organic substance, biogenic elements, metals, Ural River, Iriklin'sky reservoir.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-417-425

ВВЕДЕНИЕ

Река Урал занимает третье место по протяженности среди рек Европы, уступая лишь Волге и Дунаю. Её бассейн расположен на стыке Европы и Азии в густонаселенном регионе с развитой цветной и черной металлургией, добычей и переработкой нефти и газа, сельским хозяйством. Длительное хозяйственное освоение водосборной территории привело к значительной трансформации природной среды. Еще 50 лет назад река занимала одно из ведущих мест в мире по воспроизводству и добыче осетровых видов рыб, однако в настоящее время эти позиции сильно ослаблены (Чибилев и др., 2015).

Верхнее и среднее течение р. Урал находится в лесостепной и степной зонах, нижнее – в районах пустынь и полупустынь. На величину речного стока оказывают влияние не только естественные климатические факторы, но и интенсивная хозяйственная деятельность, связанная с орошением и водопотреблением, последствия которой особенно заметны в маловодные годы.

С целью гарантированного водоснабжения в бассейне Урала было построено около 20 средних и мелких водохранилищ, наиболее крупное из которых – Ириклинское (полный объем 3260 млн м³, площадь при НПУ 260 км², максимальная глубина 34 м), созданное в верхнем течении реки с целью обеспечения водохозяйственных потребностей городов, крупных металлургических комбинатов, развития ирригации и рыбного хозяйства. Низкий водообмен (один раз в два года) способствует аккумуляции в донных отложениях значительного количества загрязняющих веществ и вывода их из биологического круговорота, что отмечается в исследованиях (Павлейчик, Сивохиц, 2011, 2013). Однако количественные закономерности переноса загрязняющих веществ в условиях регулирования речного стока р. Урал в силу своей динамичности постоянно нуждаются в уточнении.

Выявление особенностей и механизмов процессов самоочищения и, как следствие, самовосстановления является важным вкладом в развитие теории устойчивого функционирования природных гидроэкосистем. Очевидно, что если водная экосистема функционирует устойчиво, то она способна поддерживать определенный гомеостаз, и качество вод в «здоровой» экосистеме можно считать соответствующим требованиям рыбного хозяйства и, в конечном итоге, сохранения здоровья человека.

В связи с вышеизложенным целью работы являются исследования закономерностей трансформации наиболее важных гидрохимических компонентов р. Урал на участке зарегулирования крупным искусственным водоёмом и оценка «здоровья» такой экосистемы на основе применения некоторых статистических критериев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящих исследований послужили пробы воды р. Урал, отобранные с поверхностного горизонта на участках выше (с. Кардаилловка) и ниже (с. Колпакское) Ириклинского водохранилища в 2013 – 2016 гг. в сезонном аспекте. Оценку качества воды проводили по показателям кислородного режима, солевого состава, органического вещества, биогенных и токсичных элементов – с использованием общепринятых методик (Реестр методик..., 2015). Также в каждой

точке отбора проб измеряли температуру и прозрачность (по диску Секки). Для оценки динамики показателей рассчитывали их среднесезонные концентрации.

Степень самоочищения воды р. Урал по отношению к некоторым металлам рассчитывали по формуле (Справочник по гидрохимии, 1989):

$$CC = 100(C_n - C_k) / C_n,$$

где CC – степень самоочищения, %; C_n и C_k – концентрации металлов соответственно в начальном и конечном створах водоёма.

Статистическую обработку данных проводили с использованием соответствующих процедур программной среды Microsoft Excel, а также специализированного пакета программы Statgraphics Centurion.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Весной и летом вода в р. Урал, вытекающая из глубоководного Ириклинского водохранилища, прогревалась медленнее в среднем на 3 – 4°С. В осенний период, наоборот, вследствие медленного охлаждения больших водных масс, температура воды на участке ниже водохранилища почти на 6°С выше.

Прозрачность воды колебалась от 0.4 до 1.4 м по диску Секки. Наименьшие значения отмечены в период паводка. В летнюю межень прозрачность увеличивалась и достигала 0.5 – 0.8 м. Максимум прозрачности приходился на осенний период. Такой характер годовой динамики этого показателя воды Урала типичен для равнинных рек со снеговым питанием. Следует отметить, что участки ниже водохранилища характеризовались в 1.6 – 2.8 раза более высокими значениями прозрачности по сравнению с районами, расположенными выше водохранилища.

Вода р. Урал по общепринятой классификации (Алекин, 1970) является среднeminерализованной и относится к гидрокарбонатному классу группы кальция. Реакция среды слабощелочная. Содержание растворенного кислорода находилось в интервале 8.3 – 12.3 мг/дм³.

Формирование режима главных ионов р. Урал зависит от состава питающих его вод. Максимальные величины хлоридов, сульфатов, общей жёсткости регистрировались на участках реки выше Ириклинского водохранилища. В районе с. Колпакское концентрации основных ионов меньше (рис. 1). Низкий водообмен способствует аккумуляции в водохранилище преимущественно вод весеннего паводка, которые имеют пониженную минерализацию.

Содержание органического вещества (ОВ) оценивали по показателям цветности, перманганатной (ПО) и бихроматной (БО) окисляемости.

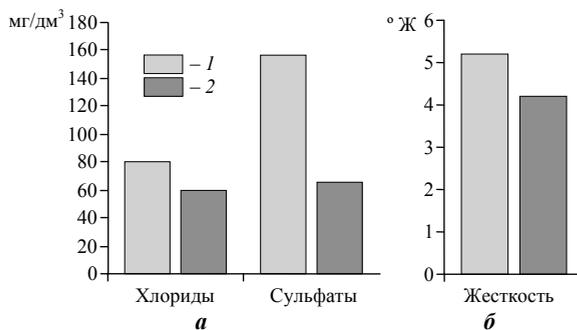


Рис. 1. Содержание хлоридов, сульфатов (а) и жёсткости (б) в воде р. Урал на участках выше (1) и ниже (2) Ириклинского водохранилища

Величины цветности и ПО характеризуют главным образом содержание в воде окрашенных гуминовых веществ аллохтонного происхождения. Однако на участках р. Урал выше водохранилища значения этих показателей не соответствовали друг другу. При относительно высоких величинах цветности значения перманганатной окисляемости малы (рис. 2, а, б). Следует отметить, что цветность воды может быть обусловлена присутствием в воде растворенных коллоидных и взвешенных частиц (Руководство..., 1977), что, видимо, наблюдается в Урале, о чем косвенно свидетельствует низкая прозрачность воды. Кроме того, окраска воды может быть связана с загрязнением неорганическими соединениями железа, марганца, меди как природного, так и техногенного происхождения. Величины цветности на участке реки выше водохранилища характеризовались более высокими значениями (см. рис. 2, а), уменьшаясь от периода паводка (весна) к осени.

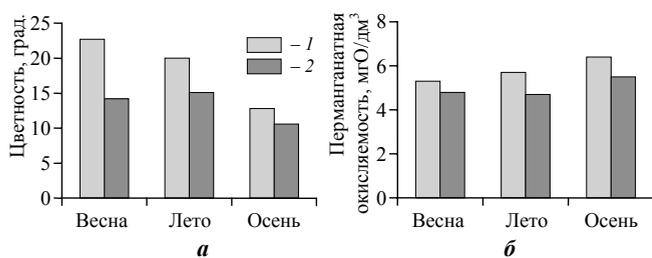


Рис. 2. Сезонная динамика цветности (а) и перманганатной окисляемости (б) на разных участках р. Урал: 1 – участок реки выше водохранилища, 2 – участок реки ниже плотины водохранилища

на участке реки выше водохранилища связаны между собой и изменяются с коэффициентом корреляции 0.68 ($p = 0.045$), в отличие от водохранилищ Нижней Волги, где изменения этих показателей не связаны, так как характеризуют разные группы органических веществ (Шашуловская и др., 2016 б).

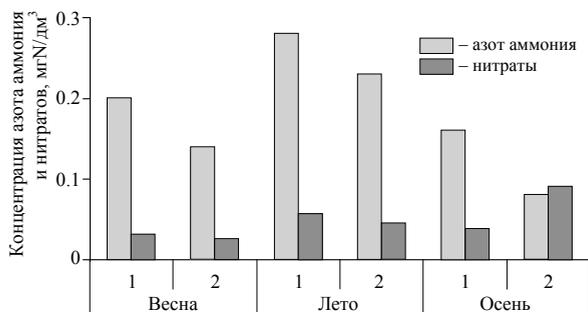


Рис. 3. Сезонная динамика азота аммония и нитратов в воде р. Урал на участках выше (1) и ниже (2) Ириклинского водохранилища

В районе с. Кардаиловка среднесезонное значение БО, характеризующее содержание общего органического вещества, составило 34.4 мгО/дм³, что почти в 1.5 раза выше, чем на участке ниже водохранилища.

Величины перманганатной и бихроматной окисляемости на

Аммонийный азот поступает с поверхностным стоком или образуется в водоёме при минерализации органического вещества. Содержание аммония на участке реки выше водохранилища в 1.2 – 2 раза более высокое, чем в районе с. Колпакское. Максимальные значения отмечены в летний период при трансформации органического вещества (рис. 3). Более быстрый прогрев воды участков реки выше водохранилища

ща в весенне-летний период способствует интенсификации процессов аммонификации, о чем свидетельствует положительная корреляционная зависимость между значениями температуры и концентрациями NH_4^+ ($r = 0.68$ при $p = 0.043$).

Концентрации нитритов в течение периода настоящего исследования характеризовались низкими величинами ($<0.006 - 0.017$ мгN/дм³), что обычно для водоёмов и водотоков с благоприятным кислородным режимом.

Содержание нитратов также было невысоким. В районе с. Кардаилловка концентрации этого соединения колебались в интервале $0.03 - 0.06$ мгN/дм³, на участке с. Колпакское – $0.03 - 0.09$ мгN/дм³ (см. рис. 3).

Сезонная динамика минерального фосфора, второго важнейшего биогенного элемента, на участках выше и ниже водохранилища имела сходный характер. Максимальные концентрации отмечены в летний период. Наибольшие различия между участками по содержанию этого элемента обнаружены весной, причем в районе с. Кардаилловка содержание минерального фосфора было в 2 раза выше, к осени различия нивелируются.

Содержание кремния в водоёмах зависит главным образом от уровня внутриводоемных процессов и от водообмена с интерстициальными водами, обогащенными кремнием, и в меньшей степени от антропогенного влияния (Йоргенсен, 1985). Средние концентрации кремния на участке выше водохранилища уменьшаются от весны к осени (с 3.6 до 1.5 мг/дм³), ниже водохранилища максимальные значения 2.0 мг/дм³ характерны для летнего периода.

Специфика природного фона и промышленное водоотведение в пределах бассейна р. Урал проявляет себя как мощный источник загрязнения, в том числе соединениями металлов (марганец, медь, железо, алюминий).

Формы состояния, миграции и трансформации этих элементов в водных экосистемах зависят от многих абиотических факторов и процессов (рН и жесткости воды; адсорбции, окисления, комплексообразования, гидролиза и др.). Для речных вод Урала с повышенными показателями мутности в большей степени характерны процессы адсорбции металлов на взвешенных частицах. Особенности гидрологического режима и морфометрии Ириклинского водохранилища, а также физико-химические условия способствуют аккумуляции образовавшихся малорастворимых соединений в илах. Кроме того, нельзя не учитывать роль гидробионтов-фильтраторов в процессах самоочищения, которые, пропуская через свои организмы большие количества воды, на определенное время выводят загрязняющие вещества из биологического круговорота.

В сезонном распределении железа на участке реки выше водохранилища прослеживается летний максимум, средние концентрации которого достигают 0.56 мг/дм³, что в 5.6 раза выше рыбохозяйственной ПДК (рис. 4). Весной и осенью средние концентрации соответственно в 2.6 – 3.2 раза выше нормативов. Ниже водохранилища во все сезоны содержание железа практически одинаково на уровне ПДК.

Соединения меди и марганца – одни из основных загрязнителей р. Урал. Их поставщиками являются крупные металлургические и горнодобывающие предприятия региона – Магнитогорский металлургический комбинат, Баймакский ме-

деплавильный завод, Бурибаевский горно-обогатительный комбинат (ГОК) и др. Длительно действующими источниками металлов являются отвалы вскрышных пород и шламохранилищ, образующих обширные ареалы загрязнения, поверхностный и подземный сток кислых водоотвальных вод (Павлейчик, Сивохиц, 2013).

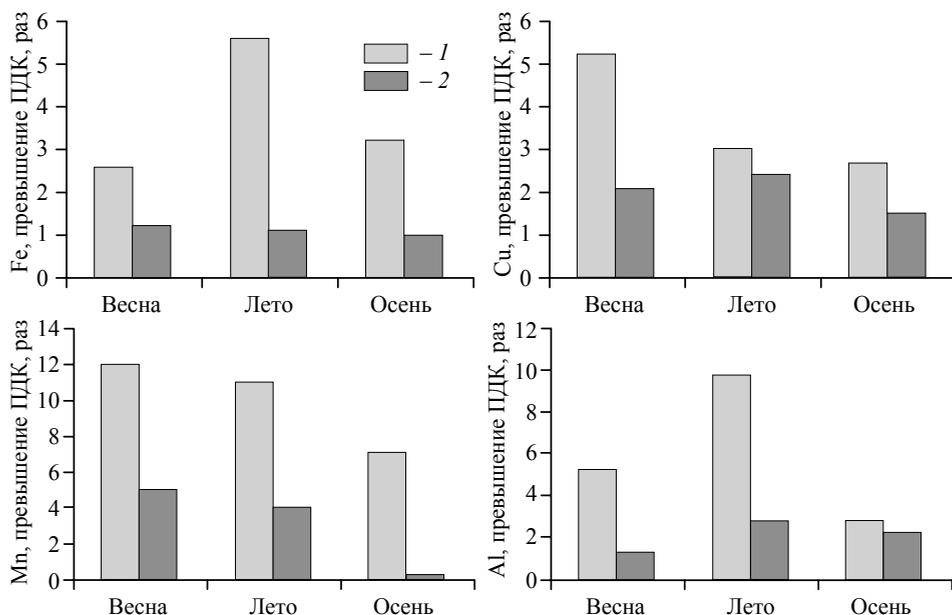


Рис. 4. Сезонная динамика некоторых металлов в воде р. Урал на различных участках: 1 – участок реки выше водохранилища, 2 – участок реки ниже плотины водохранилища

Максимальные концентрации меди и марганца обнаружены весной на участке выше водохранилища в количествах 5.3 и 12 ПДК соответственно (см. рис. 4). Содержание марганца в воде Урала к осени постепенно снижается: до 7 ПДК в районе с. Кардаилровка и почти полностью на участке с. Колпакское. Количества меди в осенний период уменьшаются в 2 (выше водохранилища) и 1.5 (ниже водохранилища) раза.

В сезонной динамике алюминия можно выделить летний максимум (9.8 ПДК) на участке выше водохранилища. Ниже в районе с. Колпакское в конце вегетационного сезона количество этого элемента на уровне 2.1 – 2.7 ПДК (см. рис. 4).

Соединения кадмия в воде не обнаружены (<0.0005 мг/дм³). Концентрации свинца в основном находились ниже предела чувствительности метода (<0.0010 мг/дм³), однако максимальные значения 0.0060 – 0.0082 мг/дм³ обнаружены именно на участке выше водохранилища.

Для количественной оценки аккумулялирующей ёмкости Ириклинского водохранилища в отношении некоторых металлов использовали степень самоочищения.

Максимальную степень самоочищения наблюдали для марганца и железа, наименьшую – для меди (рис. 5). Очевидно, некоторые количества соединений меди привносятся с водосбора рек, впадающих в Ириклинское водохранилище (Шашуловская и др., 2014). Так, расположенный в бассейне р. Таналык Бурибаевский ГОК является основным источником поступления меди в водохранилище.

С точки зрения рыбохозяйственного использования водоёма после прохождения уральской воды через водохранилище отмечено снижение показателей,

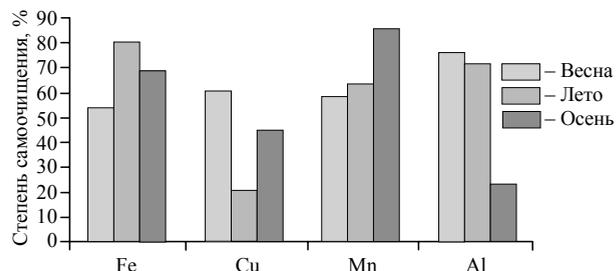


Рис. 5. Степень самоочищения р. Урал на участке сел Кардаилловка – Колпакское

по которым зарегистрировано превышение ПДК: сульфатов – в 2.4, железа – 3.5, алюминия – 2.9, марганца – 3.3, меди – 1.8 раза.

Для оценки отмеченных нами изменений в содержании гидрохимических компонентов с точки зрения «здоровья экосистемы» была сделана попытка применить показатель устойчивости. Устойчивость является важнейшим качеством любой сложной живой системы (Whittaker, 1975). Математические формализации, гидробиологические и гидрохимические примеры различных определений устойчивости приведены в работе Г. С. Розенберга и Т. Д. Зинченко (2014), которые отмечают, что, несмотря на кажущуюся очевидность понятия «устойчивость», дать ему четкое и однозначное определение оказывается трудной, а иногда и неразрешимой задачей. В этой связи предлагается использовать ряд фрагментарных определений, касающихся лишь некоторых аспектов отдельных сторон данного понятия (Розенберг, 1986).

Так, устойчивость в понимании К. Холлинга (Holling, 1969, 1973) есть способность системы сохранять свои внутренние взаимосвязи при возмущении ее состояния, что соответствует средней силе корреляционных связей. Таким образом, за величину надежности связи в системе принимается усредненный модуль $\overline{|r_i|}$ коэффициентов корреляции ее параметров, который может быть интерпретирован как устойчивость (Михайловский, 1978, 1982; Розенберг, 1986). Подобный подход хорошо зарекомендовал себя на Волжских водохранилищах (Шашуловский, Мосяш, 2010; Шашуловская и др., 2016 а).

В нашем исследовании значение усредненного модуля $\overline{|r_i|}$ коэффициентов корреляции гидрохимических параметров на участке реки выше водохранилища составило 0.29, а на участке ниже водохранилища – 0.38.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что значительное воздействие на процессы миграции и трансформации химических веществ оказы-

вает Ириклинское водохранилище, являясь своего рода отстойником для различных компонентов внеруслового происхождения.

Гидрологические, морфометрические и физико-химические особенности искусственного водоёма способствуют выводу из биологического круговорота значительных количеств поллютантов, что усиливает, очевидно, внутренние связи между гидрохимическими параметрами экосистемы р. Урал, и, в конечном итоге, свидетельствует о ее «оздоровливании» и является благоприятным явлением с точки зрения использования водного объекта в качестве рыбохозяйственного водоёма и источника питьевого водоснабжения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексин О. А.* Основы гидрохимии. Л. : Гидрометеиздат, 1970. 443 с.
- Йоргенсен С. Э.* Управление озерными системами. М. : Агропромиздат, 1985. 159 с.
- Михайловский Г. Е.* Биосфера и человеческое общество // Человек и биосфера. М. : Изд-во МГУ, 1982. Вып. 6. С. 78 – 101.
- Михайловский Г. Е.* Термодинамические аспекты системного подхода к экологии // Человек и биосфера. М. : Изд-во МГУ, 1978. Вып. 2. С. 103 – 123.
- Павлейчик В. М., Сивохин Ж. Т.* Миграция загрязняющих веществ в условиях регулирования стока (на примере верхнего течения реки Урал) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1 – 6. С. 1472 – 1475.
- Павлейчик В. М., Сивохин Ж. Т.* Формирование качества поверхностных вод бассейна верхнего течения реки Урал в условиях техногенной трансформации природной среды // Водные ресурсы. 2013. Т. 40, № 5. С. 456 – 467.
- Реестр методик количественного химического анализа и оценки состояния объектов окружающей среды, допущенных для государственного экологического контроля и мониторинга (ПНД Ф). URL: <http://fcao.ru/metodiki-kkha.html> (дата обращения: 01.12.2015).
- Розенберг Г. С.* Устойчивость экосистем и ее математическое описание // Экологические аспекты гомеостаза в биогеоценозе. Уфа : БФАН СССР, 1986. С. 120 – 130.
- Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д.* Устойчивость гидроэкосистем : обзор проблемы // Аридные экосистемы. 2014. Т. 20, № 4 (61). С. 11 – 23.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л. : Гидрометеиздат, 1977. 541 с.
- Справочник по гидрохимии / под ред. А. М. Никанорова. Л. : Гидрометеиздат, 1989. 392 с.
- Чибилев А. А., Сивохин Ж. Т., Чибилев А. А., Падалко Ю. А.* Бассейн Урала как трансграничный регион и проблемы его устойчивого развития // Географические проблемы региона Каспийского моря и изучение путей достижения устойчивого развития территорий. М. : Медиа-Пресс, 2015. С. 89 – 98.
- Шашуловская Е. А., Мосияш С. А., Филимонова И. Г., Кузина Е. Г.* Соединения тяжелых металлов в биогидроценозе Ириклинского водохранилища // Рыбохозяйственные водоёмы России : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию ГосНИОРХ. СПб., 2014. С. 1132 – 1139. URL: http://mail.niorh.ru/download.pub/Conference/Fishery_ponds_2014.pdf (дата обращения: 02.02.2017).
- Шашуловская Е. А., Мосияш С. А., Орлов А. А., Фокина Л. Н.* Многолетние изменения качества воды участков Нижней Волги, различающихся по гидрологическому режиму // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2016 а. Т. 18, № 5 – 2. С. 382 – 386.
- Шашуловская Е. А., Мосияш С. А., Филимонова И. Г., Гришина Л. В., Кузина Е. Г.* Гидрохимические основы биологической продуктивности в замыкающих водохранилищах Волжского каскада // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2016 б. Т. 320, № 3. С. 367 – 376.

ФОРМИРОВАНИЕ ГИДРОХИМИЧЕСКОГО РЕЖИМА ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. УРАЛ

Шацуловский В. А., Мосияш С. С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 249 с.

Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems // Annual Review of Ecology and Systematics. 1973. Vol. 4. P. 1 – 23.

Holling C. S. Stability in Ecological and Social systems // Diversity and Stability in Ecological systems : Brookhaven Symposium in biology. Upton : Brookhaven National Laboratory, 1969. Vol. 22. P. 128 – 141.

Whittaker R. H. Communities and Ecosystems. 2nd ed. New York ; London : MacMillan Publ. Co., Inc., 1975. 387 p.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.192.546

ОЦЕНКА ЗАГРЯЗНЕННОСТИ ВОДНОЙ СРЕДЫ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДИАЛИЗНОЙ КУЛЬТУРЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

И. А. Фомина¹, Я. В. Саванина², Е. Л. Барский², Е. С. Лобакова²

¹ Департамент Федеральной службы по надзору в сфере природопользования
по Центральному федеральному округу
Россия, 117105, Москва, Варшавское шоссе, 39а

² Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1
E-mail: irinafomina.net@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.17 г.

Оценка загрязненности водной среды с использованием диализной культуры цианобактерий. – Фомина И. А., Саванина Я. В., Барский Е. Л., Лобакова Е. С. – Предложен подход, позволяющий проводить мониторинг загрязнений водотоков путем регистрации изменений пространственно-временных параметров клеток и их внешних структур посредством ИК-спектроскопии внутреннего отражения с использованием диализных культур цианобактерии *Synechococcus* sp. PCC 6301.

Ключевые слова: цианобактерии, диализное культивирование, водная токсикология, биотестирование, ИК-спектроскопия внутреннего отражения.

Pollution assessment of the aquatic environment with the use of dialysis cyanobacteria cultures. – Fomina I. A., Savanina Ya. V., Barsky E. L., and Lobakova E. S. – An approach to allow monitoring contamination of watercourses by registering changes in the space-time parameters of cells and their external structures by ATR-IR spectroscopy with the use of dialysis cultures of *Synechococcus* sp. PCC 6301 is offered.

Key words: cyanobacteria, dialysis cultivation, aquatic toxicology, biodetection, ATR-IR.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-426-429

Водотоки (реки, ручьи, каналы) представляют собой объекты, характеризующиеся высокой степенью пространственной и временной неоднородности как по гидролого-гидрохимическим характеристикам, так и по гидробиологическим параметрам. Для токсикологического контроля сред с неопределенным или сложным составом, включая сточные и загрязненные природные воды, в последние десятилетия часто используется понятие «биотестирование». К числу преимуществ биотестирования относятся оперативность и чувствительность (Филенко, Михеева, 2007).

Авторами статьи разработан вариант методики экспресс-контроля качества водной среды в природных водоёмах (включая водотоки) путем регистрации изме-

ОЦЕНКА ЗАГРЯЗНЕННОСТИ ВОДНОЙ СРЕДЫ

нений пространственно-временных параметров клеток и их внешних структур с использованием ИК-спектроскопии внутреннего отражения диализных культур фототрофных микроорганизмов.

В качестве тест-объекта для токсикологических опытов использовали 9 – 11-суточную культуру одноклеточной цианобактерии *Synechococcus* sp. PCC 6301 (далее в тексте *Synechococcus* 6301), инкубируемую в мешках фирмы «Serva» (Германия) как описано ранее (Лебедева и др., 2010; Барский и др., 2015).

Состояние клеток цианобактерии-биоиндикатора оценивали по величине разности дихроичных отношений полос поглощения белков целых клеток цианобактерий и их внешних структур (ΔP) при использовании метода спектроскопии внутреннего отражения в ИК-диапазоне. Уменьшение величины ΔP , как было показано для ряда микроорганизмов, коррелирует со снижением их физиологической активности (Калабеков, Королев, 2000; Фомина и др., 2016).

Статистический анализ проводили в 2 этапа. На первом этапе была проверена гипотеза о нормальности распределения ΔP для каждой из выборок. Если распределение исходных данных было отлично от нормального, использовали методы дисперсионного анализа (Analysis of Variance, ANOVA) и непараметрические критерии Kruskal – Wallis test, Brown – Mood test. За величину статистической значимости принимали $\alpha = 0.05$ (Мятлев и др., 2009).

В качестве тест-объекта была выбрана чистая культура свободноживущей одноклеточной цианобактерии *Synechococcus* 6301. Особенности морфологического строения, высокая скорость размножения, чувствительность к неблагоприятным факторам среды делают этот микроорганизм удобным объектом для биотестирования. Тест-объект способен выявлять интегральный биологический эффект комплекса неблагоприятных экологических факторов (Филенко, Михеева, 2007).

Для контроля загрязнения природного водотока *in situ* необходима иммобилизация клеток тест-культуры на носителе. Одной из разновидностей иммобилизованных культур является диффузионное (иначе – диализное) культивирование, при котором клетки культуры отделены от внешнего объема среды мембраной с размерами пор, пропускающих соединения с определенной молекулярной массой. Особенности метода максимально проявляются при высоком соотношении поверхности и объема диализной мембраны: наиболее подходящая форма диализного мешка – удлиненный цилиндр, полностью погруженный в 5 – 10-кратный объем «внешней среды» (Барский и др., 2015; Лебедева и др., 2010). В относительно небольшом объеме диализного мешка накапливается высокой плотности популяция «физиологически молодых», чувствительных к внешним воздействиям клеток, свободному прохождению молекул токсикантов диализная мембрана не препятствует. Культуру в диализном мешке легко перемещать из одной среды в другую, при этом клетки в диализном мешке остаются в стерильных условиях. Это позволяет как обеспечивать истощение клеточных резервов при одновременном удалении продуктов автоингибирования, так и изучать физиологические изменения культур в любых загрязненных средах, как *in vitro*, так и *in vivo*, включая возможность воспроизводить в лаборатории условия, характерные для загрязнений естественных водоёмов, например, моделируя разовый или неоднократный сброс путем замены внешней среды (Лебедева и др., 2010).

Исследование посредством ИК-спектроскопии внутреннего отражения изменений содержания в клетках тест-объекта важнейших биополимеров, их пространственного распределения и структурной организации показало, что наиболее существенные различия между клетками в разных функциональных состояниях, а также между целой клеткой и ее поверхностными структурами (их толщина составляет примерно 0.1 диаметра клетки) были обнаружены в спектральной области 1660 см^{-1} и 1550 см^{-1} , характерной для белковых компонентов. Разность дихроичных отношений полос поглощения белков целых клеток и их внешних структур (ΔP) была выбрана в качестве спектрального показателя, способного характеризовать общее состояние популяции клеток объекта в зависимости от условий культивирования (Калабеков, Королев, 2000).

Возможность получать однородный материал для токсикологических исследований выявлена при изучении роста *Synechococcus* 6301 в периодическом суспензионном и диализном режимах культивирования. При переходе диализной культуры в стационарную фазу роста (9 – 11 сут.) более 90% популяции представлено «молодыми» клетками, которые сохраняют чувствительность к внешним воздействиям и физиологическую активность. При отсутствии внешних воздействий величина ΔP за период измерений (2 – 5 сут.) практически не изменяется, рост культуры, а также изменения таких интегральных параметров среды культивирования, как окислительно-восстановительный потенциал и pH, незначительны (Барский и др., 2015).

Установлено, что выбранный показатель ΔP зависит главным образом от уровня загрязнения водной среды. Использование методов статистического анализа позволяет уменьшить влияние неоднородностей условий, при которых проводятся отдельные наблюдения, и получить достоверный результат при минимальном количестве исследуемых проб (Мятлев и др., 2009).

Влияние на показатель ΔP таких факторов, как начальная концентрация клеток тест-культуры, время инкубации культуры на загрязненной среде, объем исследуемой среды и вид загрязнителей (органических или минеральных), незначительно, по крайней мере, в заданных интервалах условий (Фомина и др., 2016).

Предложенный метод оценки состояния популяции фотосинтезирующих микроорганизмов по величине ΔP пригоден для определения качества воды в лабораторных исследованиях и в условиях *in situ* при экологическом мониторинге, как это показано при обследовании двух пунктов на р. Москва, заведомо отличающихся по уровню загрязненности (Барский и др., 2015; Фомина и др., 2016).

Показатель ΔP отражает токсикологическое воздействие загрязняющих веществ, влияние общего гидрохимического режима, а также изменений температуры и освещенности. Так, в речном протоке *in situ* в августе и, особенно, в сентябре показатель ΔP заметно ниже по сравнению с его значением, полученным в июле. Возможно, это связано с замедлением обменных процессов у микроорганизмов в связи с сезонным снижением температуры и освещенности в водоёме. При этом разница ΔP , которая отражает уровень загрязненности водной среды между точками отбора проб, сохраняется (Фомина и др., 2016).

ОЦЕНКА ЗАГРЯЗНЕННОСТИ ВОДНОЙ СРЕДЫ

Прямой зависимости между высокими значениями показателя ΔP и интенсивным нарастанием биомассы фитопланктона исследуемых водотоков не обнаружено, а соотношение видов в фитопланктоне зависит от уровня загрязнения среды (Саванина и др., 2017).

Показатель ΔP может быть эффективно использован при оценке загрязнений водной среды и для тех фототрофных микроорганизмов, которые отличаются от *Synechococcus* 6301 по размерам, строению клетки, организации внешних структур, а также по физиологии (Барский и др., 2015).

Как нам представляется, разработанный подход позволяет по-новому строить стратегию охраны водных объектов и обоснованно выбирать уровень снижения поступления загрязняющих веществ, выявлять неорганизованные (аварийные, несанкционированные) источники сброса.

Работа выполнена при поддержке НИР «Физико-химические основы молекулярной биоинженерии» (№ АААА-А16-116021660024-7) Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (биологический факультет).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барский Е. Л., Саванина Я. В., Фомина И. А., Лобакова Е. С. Оценка качества водной среды с использованием цианобактерий // Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии : материалы XXIV междунар. конф. М. : Изд-во «Новые информационные технологии», 2015. С. 224 – 233.

Калабеков А. Л., Королев Ю. Н. Экологический мониторинг : некоторые методы неинвазивного анализа интактных клеток. М. : Прима-Пресс, 2000. 179 с.

Лебедева А. Ф., Барский Е. Л., Саванина Я. В., Королева С. Ю., Королев Ю. Н., Лобакова Е. С. Диализное культивирование микроорганизмов как адекватная модель контроля популяции при исследовании экосистем // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16: Биология. 2010. № 2. С. 15 – 20.

Мятлев В. Д., Панченко Л. А., Ризниченко Г. Ю., Терехин А. Т. Теория вероятностей и математическая статистика. Математические модели : университетский учебник. М. : Академия, 2009. 315 с.

Саванина Я. В., Барский Е. Л., Фомина И. А., Лобакова Е. С. Биотестирование с использованием спектроскопии внутреннего отражения и биоиндикация // Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии : материалы XXVI междунар. конф. М. : Новые информационные технологии, 2017. С. 105 – 114.

Филенко О. Ф., Михеева И. В. Основы водной токсикологии. М. : Колос, 2007. 144 с.

Фомина И. А., Саванина Я. В., Барский Е. Л., Панченко Л. А., Лобакова Е. С. Метод ИК-спектроскопии внутреннего отражения клеток цианобактерий и их внешних структур для оценки уровня загрязнения водотоков // Проблемы региональной экологии. 2016. № 6. С. 18 – 22.