



СОДЕРЖАНИЕ

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Диатомовые водоросли горных озер Джергинского заповедника (Прибайкалье). 1. <i>Centrophyceae</i>	127
Извекова Г. И., Тютин А. В. Заражённость и особенности отношений паразит-хозяин в системе <i>Ligula intestinalis</i> – чехонь (<i>Pelecus cultratus</i>) в Рыбинском водохранилище	137
Каримова О. А., Абрамова Л. М. К биологии редкого вида алтея лекарственного (<i>Althaea officinalis</i> L.) в антропогенно нарушенных местообитаниях Республики Башкортостан	146
Кин Н. О., Калмыкова О. Г., Рябуха А. Г. Сосновые боры бассейна р. Самара ...	155
Одинцева А. А. Пространственно-временное распределение птиц г. Омска	164
Окулова Н. М., Дуванова И. А., Калинкина Е. В., Миронова Т. А., Недосекин В. Ю., Дроздова В. Ф. К экологии полевой мыши (<i>Apodemus agrarius</i> Pall.) в лесостепном Черноземье. I. Численность	174
Розенцвиг О. А., Нестеров В. Н., Синютин Н. Ф. Эколого-физиологические и биохимические аспекты влияния ионов тяжелых металлов на водное растение <i>Hydrilla verticillata</i>	185
Смирнов Д. Г., Вехник В. П. О современном распространении <i>Pipistrellus kuhlii</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) в Поволжье	193
Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н., Воропаева Е. Л. Взаимодействие интродуцированного ротана <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) с местными видами рыб: паразитологический аспект проблемы	203
Трегуб А. С., Позднякова Н. Н., Гринев В. С., Гольдфейн М. Д., Турковская О. В. Влияние ароматических ксенобиотиков на активность внутриклеточных ферментов элодеи канадской (<i>Eloдея canadensis</i>)	212
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
Баскин Л. М., Прищепов А. В. Динамика популяций лося (<i>Alces alces</i>) в Поволжье	218
Мальшева Г. С., Малаховский П. Д. Растительность меловых обнажений Национального парка «Хвалынский»	223
Неронов В. В., Шилова С. А. Состояние растительности в период засухи и ее влияние на сроки залегания в спячку желтого суслика (<i>Spermophilus fulvus</i> Licht., 1823) в Саратовском Заволжье	231
Семенов Д. Ю. Данные по морфометрии и биологии бычка-цуцика <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814) Куйбышевского водохранилища	237



CONTENTS

Genkal S. I. and Bondarenko N. A. Diatom algae in mountain lakes of the Dzhergin-skiy reserve (the Baikal area). 1. Centrophyceae	127
Izvekova G. I. and Tyutin A. V. Infection and parasite–host relation peculiarities in the system <i>Ligula intestinalis</i> – sabrefish (<i>Pelecus cultratus</i>) in the Rybinsk reservoir	137
Karimova O. A. and Abramova L. M. On the biology of <i>Althaea officinalis</i> L., a rare species in anthropogenically disturbed habitats of Bashkortostan Republic	146
Kin N. O., Kalmykova O. G., and Ryabukha A. G. Pine forests in the Samara river basin	155
Odintseva A. A. Spatial and temporal bird distribution in the Omsk city	164
Okulova N. M., Duvanova I. A., Kalinkina E. V., Mironova T. A., Nedosekin V. Yu., and Drozdova V. F. On the ecology of field mouse (<i>Apodemus agrarius</i> Pall.) in the forest-steppe Chernozemye. I. Abundance	174
Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., and Sinyutina N. F. Ecological, physiological and biochemical aspects of the influence of heavy metal ions on aquatic plant <i>Hydrilla verticillata</i>	185
Smirnov D. G. and Vehnik V. P. On the modern distribution of <i>Pipistrellus kuhlii</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Volga region	193
Sokolov S. G., Protasova E. N., Reshetnikov A. N., and Voropaeva E. L. Interactions of the introduced rotan <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) with aboriginal fish species: a parasitological aspect	203
Tregub A. S., Pozdnyakova N. N., Grinev V. S., Goldfein M. D., and Turkovskaya O. V. Effect of aromatic xenobiotics on the activity of intracellular enzymes of <i>Elo-dea canadensis</i>	212

SHORT COMMUNICATIONS

Baskin L. M. and Prishchepov A. V. Dynamics of moose (<i>Alces alces</i>) populations in the Volga River basin	218
Malysheva G. S. and Malakhovsky P. D. Vegetation of chalk outcrops in the Khvalynsky National Park	223
Neronov V. V. and Shilova S. A. Vegetation status under drought conditions and its influence on the hibernation period of yellow ground squirrels (<i>Spermophilus fulvus</i> Licht., 1823) in the Saratov Trans-Volga region	231
Semenov D. Yu. Data on the morphometry and biology of tube-nosed goby <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814) in the Kuybyshev reservoir	237

УДК 582.261.1(571.53/.55)

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЕР
ДЖЕРГИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПРИБАЙКАЛЬЕ).
1. CENTROPHYCEAE**

С. И. Генкал¹, Н. А. Бондаренко²

¹ *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок*

E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

² *Лимнологический институт СО РАН
Россия, 664033, Иркутск, Улан-Баторская, 3*

E-mail: nina@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 16.06.09 г.

Диатомовые водоросли горных озер Джергинского заповедника (Прибайкалье). 1. Centrophyceae. – Генкал С. И., Бондаренко Н. А. – На основе электронно-микроскопических исследований получены первые данные по составу центрических диатомовых водорослей ряда горных озер Джергинского заповедника. Выявлено 26 таксонов из 8 родов, в том числе *Cyclotella baicalensis* и *C. minuta*, ранее относимые к байкальским эндемикам, и новые для флоры Прибайкалья *Aulacoseira pfaffiana*, *Cyclotella antique*, *C. species*, *Discostella pseudostelligera*, *Melosira species*, *Stephanodiscus invisitatus*.

Ключевые слова: Centrophyceae, диатомовые водоросли, фитопланктон, флора, горные озера, Джергинский заповедник, Прибайкалье.

Diatom algae in mountain lakes of the Dzherginskiy reserve (the Baikal area). 1. Centrophyceae. – Genkal S. I. and Bondarenko N. A. – By using electronic microscopy, first data on centric diatom algae were obtained for some mountain lakes located in the Dzherginskiy reserve. 26 taxa from 8 genera have been found, including *Cyclotella baicalensis* and *C. minuta* formerly classified as Baikalian endemic algae, and some ones new for the Baikal regional flora (*Aulacoseira pfaffiana*, *Cyclotella antique*, *C. species*, *Discostella pseudostelligera*, *Melosira species*, and *Stephanodiscus invisitatus*).

Key words: Centrophyceae, diatom algae, phytoplankton, flora, mountain lakes, Dzherginskiy reserve, Baikal area.

ВВЕДЕНИЕ

Государственный природный заповедник «Джергинский» расположен в Курумканском районе Республики Бурятия. Центральная усадьба заповедника размещается в поселке Майский. Уникально географическое положение заповедника, он находится в восточной части Северо-Восточного Прибайкалья на стыке трех крупных горных массивов – Баргузинского, Икатского и Южно-Муйского хребтов. Этот район относится к сводовому поднятию Станового хребта, к Байкальскому горному поясу. Сердцем заповедника является Амутская реликтовая ледниковая котловина с расположенной в ней сетью кристально чистых озер. Площадь заповедника составляет 238.088 тыс. га, из них пространства, занятые водой – 0. 894 тыс. га (сайт <http://www.baikal-center.ru>).

Литературные данные по альгофлоре водоемов заповедника практически отсутствуют. Краткие сведения о летнем фитопланктоне горных озёр бассейна р. Баргузин есть в работах Г. В. Помазкиной (Помазкина, 1986, 1992), в которых отмечено, что доминантами в фитопланктоне, как по численности, так и по биомассе, выступали диатомовые водоросли родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. Имеются сведения по видовому составу водорослей водоёмов близкорасположенного Баргузинского заповедника, в том числе и диатомовым (Бочка, 2000). Из центрических диатомовых водорослей на основе определения по старым систематическим сводкам (Определитель ..., 1951; Комаренко, Васильева, 1975) приводится 27 видов и внутри-видовых таксонов: *Cyclotella* – 6, *Melosira* – 19, *Stephanodiscus* – 2.

Цель настоящего исследования – изучение видового состава доминирующего в фитопланктоне отдела Bacillariophyta (класса Centrophyceae).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Амутская котловина протянулась с юго-запада на северо-восток на 16 – 17 км, а с юго-востока на северо-запад на 8 – 9 км. Абсолютная высота центральной пониженной части котловины 1210 – 1240 м, а в северо-восточной и юго-западной ее частях 1400 – 1470 м. Озеро Амут расположено между северо-восточным склоном Амутской котловины

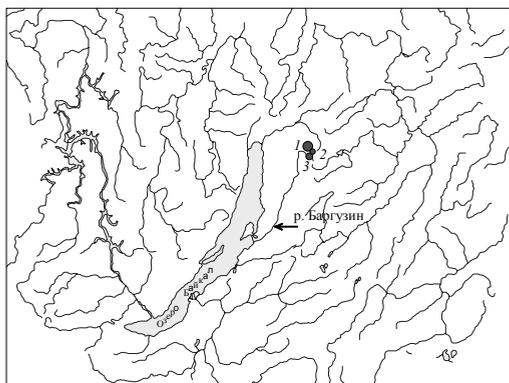


Рис. 1. Карта-схема района исследования: 1 – озеро Амут, 2 – Якондыкон, 3 – Балан-Тамур

и участие тектоники в возникновении их ванн (Выркин, 1986). Озера достаточно глубокие (таблица).

Морфометрические характеристики озер (по: Выркин, 1986)

Озеро	Абсолютная высота, м	Длина, км	Максимальная ширина, км	Максимальная глубина, м	Площадь водного зеркала, км ²
Амут	1453	6.8	3.5	70	10.7
Якондыкон	1409	2.6	0.7	21	1.3
Балан-Тамур	1234	2.3	1.1	16	1.1

Материалом для настоящей работы послужили концентрированные методом седиментации пробы фитопланктона, собранные в озерах Балан-Тамур (2006 –

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЕР

2008 г., подледный период, после таяния льда, начало и конец лета), Амут (2007 – 2008 г., после таяния льда, лето), Якондыкон (разовая съемка в августе 2008 г.). Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25S).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных водоёмах обнаружено 26 видов центрических диатомовых водорослей. Их краткие диагнозы, эколого-географические характеристики (распространение, галобность, отношение к pH, сапробность (Корнева, Генкал, 2000) и оригинальные микрофотографии приведены ниже.

Aulacoseira alpigena (Grunow) Krammer (рис. 2, 1). Створки диам. 9.5 – 12.8 мкм, выс. 4.5 – 7.1 мкм, рядов ареол 14 в 10 мкм, ареол в ряду 20 – 24 в 10 мкм.

Балан-Тамур, Якондыкон.

Северо-альпийский, алкаифил, олигосапроб (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Давыдова, Моисеева, 1992).

Aulacoseira ambigua (Grunow) Simonsen (рис. 2, 2). Створки диам. 8.2 – 12.7 мкм, выс. 10.4 – 17.8 мкм, рядов ареол 10 – 16 в 10 мкм, ареол в ряду 14 – 16 в 10 мкм.

Амут, Балан-Тамур, Якондыкон.

Космополит, индифферент, алкаифил, α - β -мезосапроб.

Aulacoseira granulata (Ehrenberg) Simonsen (рис. 2, 3, 4). Створки диам. 7.8 – 14.3 мкм, выс. 10.7 – 21 мкм, рядов ареол 7 – 9 в 10 мкм, ареол в ряду 7 – 10 в 10 мкм.

Амут, Балан-Тамур, Якондакон.

Космополит, индифферент, алкаифил, α - β -мезосапроб.

Aulacoseira islandica (O. Müller) Simonsen (рис. 2, 5). Створки диам. 17.8 – 27 мкм, выс. 12.8 – 15.7 мкм, рядов ареол 10 – 11 в 10 мкм, ареол в ряду 16 в 10 мкм.

Балан-Тамур.

Северо-альпийский, индифферент, индифферент, α - β -мезосапроб.

Aulacoseira lirata (Ehrenberg) Ross (рис. 2, 6). Створки диам. 21.0 – 23.3 мкм, выс. 6.7 мкм, рядов ареол 8 в 10 мкм, ареол в ряду 10 в 10 мкм.

Амут, Якондыкон.

Северо-альпийский, индифферент.

Aulacoseira perglabra (Oestrup) Haworth (рис. 2, 7). Створки диам. 10.9 – 13.2 мкм, выс. 1.8 – 2.3 мкм, рядов ареол 10 – 12 в 10 мкм.

Якондыкон.

Редкий для флоры России вид, найден в олиготрофных, ацидных водоёмах США, Канады и Англии (Haworth, 1988; Siver, Kling, 1997).

Aulacoseira pfaffiana (Reinsch) Krammer (рис. 2, 8). Створки диам. 10.9 – 17.0 мкм, выс. 2.8 – 4.3 мкм, рядов ареол 10 – 11 в 10 мкм.

Амут, Якондыкон.

Редкий для флоры России северо-альпийский вид (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

Новый для флоры Прибайкалья.

Aulacoseira valida (Grunow) Krammer (рис. 2, 9). Створки диам. 6.4 – 13.5 мкм, выс. 10.0 – 11.8 мкм, рядов ареол 12 в 10 мкм, ареол в ряду 16 в 10 мкм.

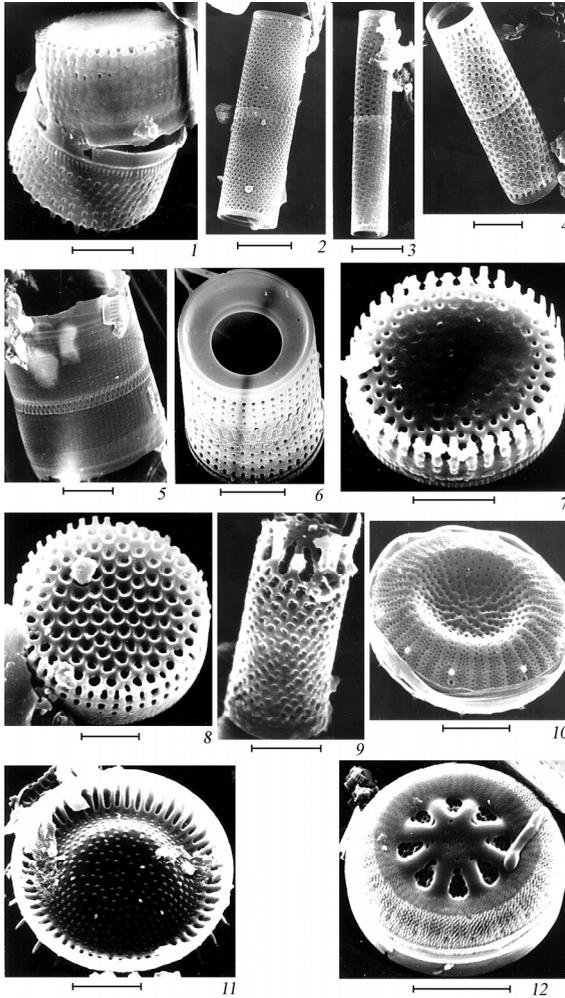


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Aulacoseira alpigena*; 2 – *A. ambigua*; 3, 4 – *A. granulata*; 5 – *A. islandica*; 6 – *A. lirata*; 7 – *A. perglabra*; 8 – *A. pfaffiana*; 9 – *A. valida*; 10, 11 – *Cyclostephanos dubius*; 12 – *Cyclotella antiqua*. 1 – 10, 12 – створка с наружной поверхности; 11 – створка с внутренней поверхности. Масштаб, мкм: 1, 8 – 11 – 5; 2 – 6, 7 – 2; 12 – 10

Балан-Тамур, Якондыкон.

Северо-альпийский, индифферент, алкалофил (Давыдова, Моисеева, 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (рис. 2, 10, 11). Створки диам. 9.4 – 15.7 мкм, штрихов 10 – 12 в 10 мкм.

Балан-Тамур.

Бореальный, индифферент, алкалофил, β-мезосапроб.

Cyclotella antiqua W. Smith (рис. 2, 12; рис. 3, 1). Створки диам. 21.4 – 35.5 мкм, межальвеолярных ребер (теневых линий в СМ) 5 – 6 в 10 мкм.

Балан-Тамур, Якондыкон.

Бореальный, галофоб, ацидофил, олигосапроб.

По литературным данным, максимальный диаметр створки у этого вида находится в пределах 30 – 31 мкм (Козыренко и др., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 1991). В нашем материале мы зафиксировали диаметр створки превышающий эти значения – 35.5 мкм.

Новый для флоры Прибайкалья.

Cyclotella baicalensis Skvortzow (рис. 3, 2). Створка диам. 60 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Балан-Тамур.

Эндемик оз. Байкал, холодолюбивый вид (Давыдова, Моисеева, 1992). В последние годы обнаружен и в других озерах Прибайкалья и Забайкалья (Генкал, Бондаренко, 2004; Бондаренко, Генкал, 2005).

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ГОРНЫХ ОЗЕР

Cyclotella meneghiniana Kützing (рис. 3, 3). Створка диам. 21.4 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Балан-Тамур.

Космополит, галофил, алкалифил, α -мезосапроб.

Cyclotella minuta (Skvorzow) Antipova (рис. 3, 4, 5). Створки диам. 17.0 – 26.6 мкм, штрихов 10 – 12 в 10 мкм, центральных выростов с опорами 2 – 5.

Балан-Тамур.

Эндемик оз. Байкал. В последние годы обнаружен и в других озерах Прибайкалья и Забайкалья (Генкал, Бондаренко, 2004; Бондаренко, Генкал, 2005).

Cyclotella ocellata Pantocsek (рис. 3, 6). Створки диам. 8.8 – 22.2 мкм, штрихов 12 – 14 в 10 мкм.

Балан-Тамур, Якондыкон.

Бореальный, индифферент, α - β -мезосапроб.

Cyclotella species (рис. 3, 7, 8; рис. 4, 1). Створки диам. 5.8 – 20.7 мкм, штрихов 15 – 25 в 10 мкм, центральных выростов с опорами 1 – 7, краевые выросты с опорами на 2 – 5-м ребре.

Амут, Балан-Тамур, Якондыкон.

Створки *C. species* с наружной и/или внутренней поверхности имеют сходство с таковыми *C. cyclopuncta* Håkansson et Carter, *C. kuetzingiana* Thwaites, *C. rossii* Håkansson, *C. tripartita* Håkansson (Генкал и др., 2004; Wunsam et al., 1995; Håkansson, 1990, 2002; Genkal et al., 2004), но отличаются от последних расположением двугубого выроста на створке.

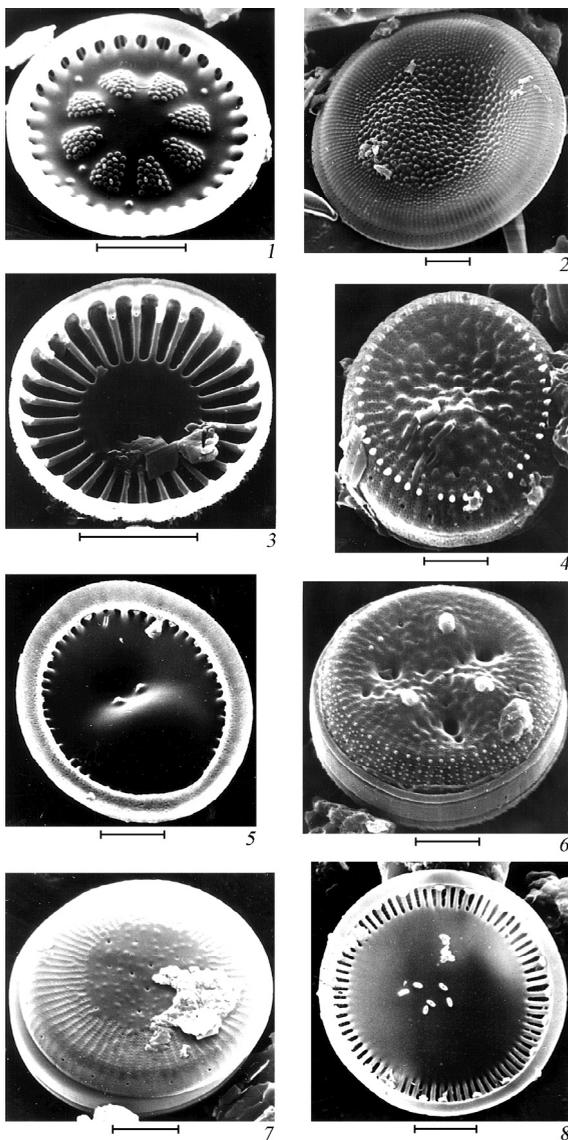


Рис. 3. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Cyclotella antiqua*; 2 – *C. baicalensis*; 3 – *C. meneghiniana*; 4, 5 – *C. minuta*; 6 – *C. ocellata*; 7, 8 – *C. species*. 1, 3, 5, 8 – створка с внутренней поверхности; 2, 4, 6, 7 – створка с наружной поверхности. Масштаб, мкм: 1 – 3 – 10; 4 – 8 – 5

Discostella pseudostelligera (Hustedt) Houk et Klee (рис. 4, 2, 3). Створки диам. 4.2 – 5.8 мкм, штрихов 20 – 30 в 10 мкм.

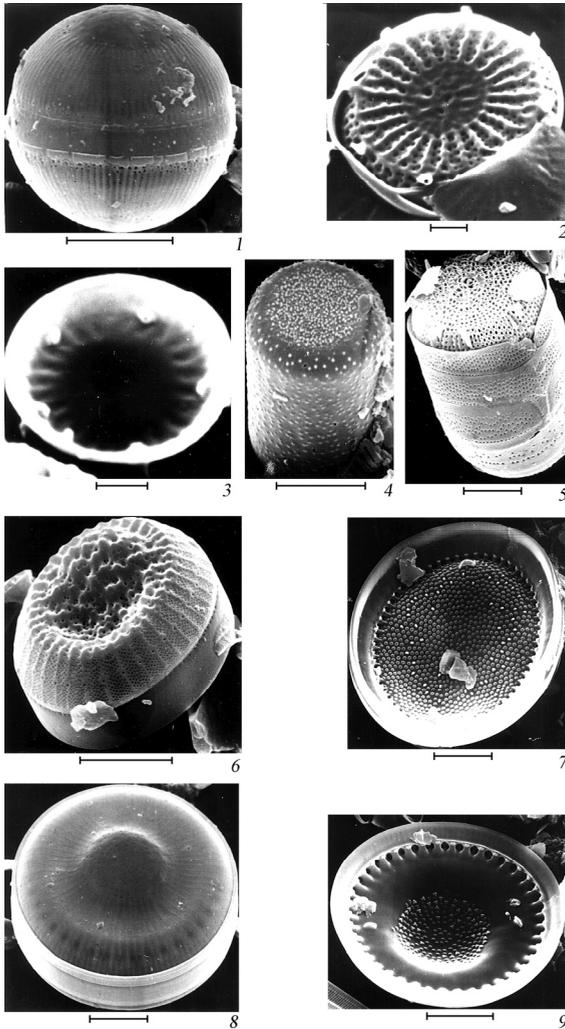


Рис. 4. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Cyclotella* species; 2, 3 – *Discostella pseudostelligera*; 4 – *Melosira varians*; 5 – *M.* species; 6, 7 – *Pliocaenicus costatus*; 8, 9 – *Puncticulata bodanica*. 1 – инициальная клетка; 2, 4 – 6, 8 – створка с наружной поверхности; 3, 7, 9 – створка с внутренней поверхности. Масштаб, мкм: 1, 4 – 9 – 10; 2, 3 – 1

Балан-Тамур, Якондыкон.
Космополит, индифферент,
алкалифил, олиго-β-мезосапроб.
Новый для флоры Прибай-
калья.

Melosira species (рис. 4, 5).
Панцирь диам. 27 мкм. Кари-
нопортулы отсутствуют.

Балан-Тамур.

Систематическое положе-
ние форм с такой морфологией
на сегодняшний день точно не
определено. С одной стороны,
сходный по морфологии вид *Me-
losira roeseana* Rabenhorst пере-
веден в род *Orthoseira* Thwaites
sensu Round, Crawford et Mann
(Round et al., 1990), для которого
характерно наличие каринопор-
тул. С другой стороны, на сего-
дняшний день отсутствуют дан-
ные по изучению типового ма-
териала по виду *Melosira ameri-
cana* Kützing, который является
типовым для *Orthoseira*, и ряд
других сходных по морфологии
видов (*Melosira roeseana* var.
dendroteres, *M. dendrophila*) пока
остаются в составе рода *Melosi-
ra* (Houk, 2003).

Melosira varians Agardh
(рис. 4, 4). Створки диам. 15 –
30 мкм, выс. 10 – 17 мкм.

Балан-Тамур, Якондыкон.

Космополит, галофил, ал-
калифил, β-мезосапроб.

Pliocaenicus costatus (Logi-
nova, Lupikina et Chursevich)
Flower, Ozornina et Kuzmina (рис.
4, 6, 7). Створки диам. 14.5 – 43.3
мкм, штрихов 6 – 8 в 10 мкм.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЕР

Амут, Балан-Тамур, Якондыкон.

Puncticulata bodanica (Grunow) Håkansson (рис. 4, 8, 9). Створки диам. 15.0 – 42.8 мкм, штрихов 8 – 9 в 10 мкм.

Балан-Тамур.

Космополит, галофил, алкалофил, α - β -мезосапроб.

Stephanodiscus binderanus (Kützing) Krieger (рис. 5, 1).

Балан-Тамур.

Бореальный, индифферент, β -мезосапроб.

Stephanodiscus hantzschii Grunow (рис. 5, 2). Створка диам. 14.5 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

Балан-Тамур.

Космополит, галофил, алкалофил, α -мезосапроб – полисапроб.

Stephanodiscus invisitatus Hohn et Hellerman (рис. 5, 3). Створки диам. 11.8 – 14.2 мкм, штрихов 14 – 16 в 10 мкм.

Балан-Тамур, Якондыкон.

Космополит, индифферент, алкалофил.

Новый для флоры Прибайкалья.

Stephanodiscus makarovae Genkal (рис. 5, 4, 5). Створки диам. 7.9 – 8.6 мкм, штрихов 15 в 10 мкм.

Амут, Балан-Тамур.

Stephanodiscus minutulus (Kützing) Cleve et Möller (рис. 5, 6). Створки диам. 7.1 – 10.9 мкм, штрихов 12 – 15 в 10 мкм.

Амут, Балан-Тамур, Якондыкон.

Бореальный, индифферент, алкалофил, α -мезосапроб.

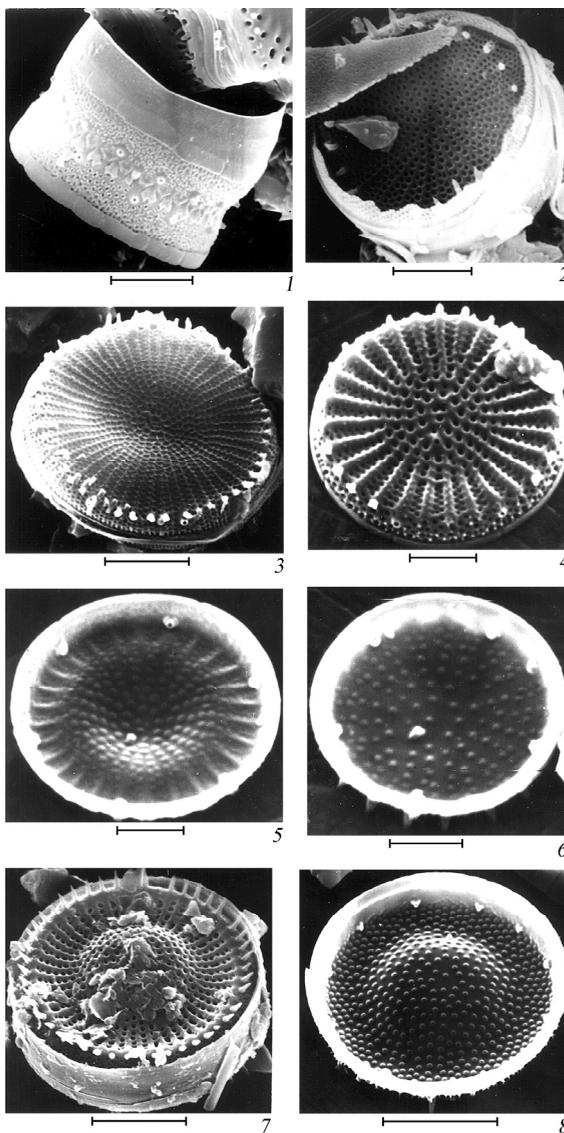


Рис. 5. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Stephanodiscus binderanus*; 2 – *S. hantzschii*; 3 – *S. invisitatus*; 4, 5 – *S. makarovae*; 6 – *S. minutulus*; 7, 8 – *S. neoastraea*. 1 – 4, 7 – створка с наружной поверхности; 5, 6, 8 – створка с внутренней поверхности. Масштаб, мкм: 1 – 3 – 5; 4 – 6 – 2 мкм; 7, 8 – 10

Stephanodiscus neoastraea Håkansson et Nickel emend. Casper, Scheffler et Augsten (рис. 5, 7, 8). Створки диам. 10.4 – 25.5 мкм, штрихов 8 – 10 в 10 мкм.

Балан-Тамур, Якондыкон.

Космополит, индифферент, алкалофил.

Наиболее богатыми в видовом отношении оказались рода *Aulacoseira* (8 видов), *Stephanodiscus* (6) и *Cyclotella* (6). В водоёмах Баргузинского заповедника (Бочка, 2000) с учетом современного систематического положения приведенных таксонов и их синонимии наблюдается сходная картина: *Aulacoseira* – 11 таксонов, *Cyclotella* – 6 и *Stephanodiscus* – 1. Аналогичная ситуация имеет место и в других озерах Прибайкалья (Поповская, Генкал, 2008). К характерным видам озер Прибайкалья и Забайкалья относится *Pliocaenicus costatus* (Генкал, Бондаренко, 2001, 2004; Поповская, Генкал, 2008), и его присутствие в озерах Джергинского заповедника еще раз подтверждает это. Представляет интерес очередная находка в исследованных водоёмах байкальских эндемиков *Cyclotella baicalensis* и *C. minuta*, что подтверждает данные о более широком ареале этих видов. Наименьшее число центральных диатомовых водорослей мы отметили в оз. Амут (8). Максимальное их количество выявлено в оз. Балан-Тамур (22), что, вероятнее всего, связано не только с многолетним отбором материала в разные сезоны года в этом озере и, в первую очередь, в весенний период, когда диатомовые обильны и разнообразно представлены в сибирских горных озерах, но и особенностями водного режима самого озера. Оз. Балан-Тамур является проточным водоёмом.

Данные изучения водоёмов этого региона с помощью световой микроскопии имеются в немногочисленных публикациях (Скабичевский, 1942, 1953; Помазкина, 1981, 1986, 1992; Поповская, 1981; Кузьмина и др., 2004), в которых приведены сведения и по центрическим диатомовым водорослям.

Результаты электронно-микроскопических исследований озер Прибайкалья приведены в работах С. И. Генкала, Н. А. Бондаренко, Г. И. Поповской (Генкал, Бондаренко, 2001; Поповская, Генкал, 2008). В них приводится в общей сложности 26 видов и разновидностей из класса Centrophyceae. Наше исследование выявило наличие новых для флоры Прибайкалья представителей Centrophyceae: *Aulacoseira paffiana*, *Cyclotella antiqua*, *C. species*, *Discostella pseudostelligera*, *Melosira species*, *Stephanodiscus invisitatus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены первые данные по видовому составу диатомовых водорослей класса Centrophyceae горных озер Джергинского заповедника (Амут, Балан-Тамур, Якондыкон). Выявлено 26 видов из 8 родов: *Aulacoseira* – 8, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 6, *Discostella* – 1, *Melosira* – 2, *Pliocaenicus* – 1, *Puncticulata* – 1, *Stephanodiscus* – 6. В исследованных водоёмах зафиксированы некоторые байкальские эндемики, новые виды для флоры Прибайкалья и две формы определены до рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М. : Наука, 1975. С. 87 – 90.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ГОРНЫХ ОЗЕР

Бочка А. Б. Водоросли // Флора и фауна заповедников. Вып. 91. Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника / Комиссия РАН по заповедному делу. М., 2000. С. 8 – 123.

Бондаренко Н. А., Генкал С. И. О находке байкальских эндемичных водорослей в горных озерах Забайкалья // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 9. С. 1389 – 1401.

Выркин В. Б. Морфометрия и некоторые особенности природы озер Амутской котловины // Озёра Баргузинской котловины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 43 – 46.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Материалы к флоре водорослей (Centrophyceae, Bacillariophyta) некоторых озер Прибайкалья и Забайкалья // Биол. внутр. вод. 2001. № 1. С. 3 – 10.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Bacillariophyta планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. Centrophyceae // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 10. С. 1588 – 1596.

Генкал С. И., Лупкина Е. Г., Лепская Е. В. *Cyclotella tripartita* (Bacillariophyta) из озер Камчатки и Забайкалья // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 3. С. 426 – 435.

Давыдова Н. Н., Мусеева А. И. Род *Aulacosira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1992. Т. II, вып. 2. С. 76 – 85.

Козыренко Т. Ф., Логинова Л. П., Генкал С. И., Хурсевич Г. К., Шеиукова-Порецкая В. С. *Cyclotella* Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1992. Т. II, вып. 2. С. 24 – 47.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М. : Наука, 1975. 423 с.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. С. 5 – 112.

Кузьмина А. Е., Игнатова Н. В., Мизандронцев И. Б. Видовой состав и эколого-географическая характеристика диатомовых водорослей озера Фролиха // Живые клетки диатомей : Тез. докл. Междунар. симп. / Ин-т географии РАН. Иркутск, 2004. 55 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. Вып. 4. 619 с.

Помазкина Г. В. Альгофлора озер Верхнеангарской котловины // Озера прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 139 – 145.

Помазкина Г. В. Фитопланктон озер Баргузинской котловины // Озера Баргузинской долины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 78 – 86.

Помазкина Г. В. Фитопланктон озёр Восточной Сибири // Альгология. 1992. Т. 2, № 1. С. 61 – 65.

Поповская Г. И. Фитопланктон Ангаро-Кичерского региона // Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 123 – 138.

Поповская Г. И., Генкал С. И. Материалы к флоре диатомовых водорослей (Centrophyceae) озер Прибайкалья и Забайкалья // Биол. внутр. вод. 2008. № 4. С. 3 – 11.

Скабичевский А. П. Материалы по вопросам озера Духового // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Восточно-Сибирском ун-те. 1942. Т. 9, вып. 1 – 2. С. 49 – 72.

Скабичевский А. П. О фитопланктоне и кремнеземках озера Фролиха (Забайкалье) // Тр. Иркут. гос. ун-та. Сер. биол. 1953. Т. 7, вып. 1 – 2. С. 145 – 152.

Genkal S. I., Lupikina E. G., Lepskaya K. *Cyclotella tripartita* Håkansson from the lakes in Kamchatka, Russia // Seventeenth international diatom symposium 2002. Bristol : Biopress Ltd., 2004. P. 103 – 120.

Håkansson H. A comparison of *Cyclotella krammeri* sp. nov. and *C. schumannii* Håkansson stat. nov. with similar species // Diatom Research. 1990. Vol. 5(2). P. 261 – 271.

Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclotella* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae // Diatom Research. 2002. Vol. 17, № 1. P. 1 – 139.

Haworth E. Y. Distribution of diatom taxa of the old genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters // *Algae and the aquatic environment*. Bristol : Biopress Ltd., 1988. P. 138 – 167.

Houk V. Atlas of freshwater centric diatoms with brief key and descriptions. Part I. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae // *Czech. Phycol.* 2003. Suppl. 1. 27 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil : Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // *Süswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart ; Jena : Gustav Fischer Verlag, 1991. 576 s.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1990. 747 p.

Siver P. A., Kling H. Morphological observations of *Aulacoseira* using scanning electron microscopy // *Can. J. Bot.* 1997. Vol. 75. P. 1807 – 1835.

Wunsam S., Schmidt R., Klee R. *Cyclotella*-taxa (Bacillariophyceae) in lake of the Alpine region and there relationship to environmental variables // *Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 57, № 4. P. 360 – 386.

УДК [597.551.2:595.121](282.247.413.5)

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН В СИСТЕМЕ *LIGULA INTESTINALIS* – ЧЕХОНЬ (*PELECUS CULTRATUS*) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Г. И. Извекова, А. В. Тютин

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

Поступила в редакцию 04.05.09 г.

Заражённость и особенности отношений паразит–хозяин в системе *Ligula intestinalis* – чехонь (*Pelecus cultratus*) в Рыбинском водохранилище. – Извекова Г. И., Тютин А. В. – Изучено современное состояние заражённости чехони *Pelecus cultratus* (L.) Рыбинского водохранилища плероцеркоидами *Ligula intestinalis* (L.). Показано, что встречаемость плероцеркоидов в период с 1995 по 2008 г. у ранее свободной от паразита чехони значительно выросла, что может быть связано с изменением уровня режима водохранилища в этот период и как следствие – условий и спектра питания рыб. Заражение чехони плероцеркоидами вызывает снижение активности пищеварительных гидролаз (протеаз и карбогидраз) в кишечнике рыб, что, очевидно, ухудшает эффективность питания последних. Показаны небольшие нарушения в углеводном обмене у заражённых рыб, выражающиеся в изменении соотношения содержания гликогена в гепатопанкреасе и мышцах хозяина.

Ключевые слова: *Ligula intestinalis*, чехонь, встречаемость, пищеварительные ферменты

Infection and parasite–host relation peculiarities in the system *Ligula intestinalis* – sabrefish (*Pelecus cultratus*) in the Rybinsk reservoir. – Izvekova G.I. and Tyutin A.V. – The current status of infection of sabrefish *Pelecus cultratus* (L.) with *Ligula intestinalis* (L.) plerocercoids in the Rybinsk reservoir basin is described. Formerly, sabrefish was free of this parasite. During 1995 – 2008, the occurrence of plerocercoids considerably increased. This is probably due to variations in the water level of the reservoir (within this period) and the consequent changes in the feeding conditions and food spectra of this fish. The infection of sabrefish with plerocercoids leads to a decrease in the activity of digestive hydrolases (proteases and glycosidases) in the intestine, which may reduce the feeding efficiency of the fish. Some slight imbalances in the carbohydrate metabolism of infected fish were shown, such as glycogen content changes in the liver and muscles of the host.

Key words: *Ligula intestinalis*, sabrefish, occurrence, digestive hydrolases.

ВВЕДЕНИЕ

Плероцеркоиды *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758), обитающие в полости тела рыб, – доминантная фаза жизненного цикла этого червя, как по продолжительности (до 3-х лет и более), так и по глубине воздействия на хозяина (Дубинина, 1966). Плероцеркоиды *L. intestinalis* широко распространены по всему миру, в Северном полушарии они найдены в Европе, Азии и Северной Америке, а в Южном – в Родезии и Австралии (Орт, 1967).

Изучение плероцеркоидов и их влияния на организм хозяина ведется довольно давно (Дубинина, 1966), однако гельминт привлекает внимание исследователей и в настоящее время (Carter et al., 2005). Это объясняется вызываемыми паразитом

эпизоотиями и широким его распространением. Известно, что заражение *L. intestinalis* приводит к патологическим изменениям в организме рыб, включающим редукцию гонад и размера печени, понижение реакции оседания эритроцитов, цитологические изменения в гонадах и гипофизе и т.п. (Arme, Owen, 1968; Taylor, Hoole, 1989). Исследование плероцеркоидов *L. intestinalis* ведется в различных направлениях. Изучаются вопросы, связанные с его распространением и систематикой (Ott, 1967), молекулярными характеристиками (Li et al., 2000), выделительными процессами (Barrett, 1978), продукцией ингибиторов протеиназ (Matskási, Németh, 1979), взаимоотношениями с промежуточным хозяином и влиянием на различные стороны жизнедеятельности этого хозяина (Извекова, Кузьмина, 1996) и другие.

Интерес к изучению плероцеркоидов *L. intestinalis* объясняется также тем фактом, что в каждом конкретном водоёме отмечены экологические особенности, влияющие на взаимоотношения в системе плероцеркоид – промежуточный хозяин, что сказывается на результатах исследований. С одной стороны, многие работы подтверждают уже имеющиеся общие сведения, с другой – достаточно часто отмечаются особенности, характерные для данного водоёма или хозяина.

Чехонь *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) как промежуточный хозяин *Ligula intestinalis* зарегистрирована в числе других карповых рыб (Дубинина, 1966), однако работ, посвященных этой паре паразит–хозяин практически нет. Даже при планомерном исследовании паразитофауны рыб многочисленных водохранилищ СССР в середине XX в. *L. intestinalis* у чехони встречалась крайне редко (Исюмова, 1977). В частности, такой случай известен для Кайраккумского водохранилища, созданного в 1956 г. на р. Сырдарье. В бассейне р. Волги были зарегистрированы две вспышки инвазивности чехони в первые годы после создания Горьковского водохранилища: в 1956 г. (9.1%) и в 1963 г. (до 80%). Позже подобные случаи не отмечены. Следует подчеркнуть, что ранее, за длительный период паразитологических исследований 1868 – 1956 гг. до окончательного зарегулирования стока р. Волги и создания каскада водохранилищ, в качестве хозяев *L. intestinalis* были установлены 6 видов карповых рыб: плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), укляк *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) (Богданова, Никольская, 1965).

В связи с этим цель работы – оценка современного уровня зараженности чехони из Рыбинского водохранилища плероцеркоидами *L. intestinalis*, а также выяснение влияния паразита на активность основных пищеварительных ферментов кишечника и содержание гликогена в тканях хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в рейсах экспедиционных судов ИБВВ РАН по акватории Рыбинского водохранилища пелагическими и придонными тралениями по стандартной сетке из 22 станций в период с мая по октябрь. Объектом исследования служила чехонь незараженная и зараженная плероцеркоидами *Ligula intestinalis*. За период с 1995 по 2008 г. вскрыт 451 экз. чехони размером 10 – 35 см. Для физиологического изучения отбирали рыб одной размерно-возрастной группы

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАЗАРИТ–ХОЗЯИН

(длина по Смитту 12 – 14 см). Исследовали суммарную активность пищеварительных гидролаз слизистой оболочки и полости кишечника. Определяли протеолитическую (ПА) и амилолитическую (АА) активности.

Протеолитическую активность (суммарная активность трипсина, КФ 3.4.21.4, химотрипсина, КФ 3.4.21.1 и дипептидаз, КФ 3.4.13.1 – 3.4.13.11) определяли методом Ансона (Anson, 1938). В качестве субстрата использовали 1%-ный раствор казеина, приготовленный на растворе Рингера для холоднокровных животных, рН 7.4. Амилолитическую активность (суммарная активность α -амилазы, КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы, КФ 3.2.1.3 и ферментов группы мальтаз, КФ 3.2.1.20) определяли модифицированным методом Нельсона (Исследование..., 1969). В качестве субстрата использовали 1.8%-ный раствор растворимого крахмала, приготовленный на растворе Рингера. Скорость гидролиза субстрата выражали в мкмольях тирозина (для ПА) или крахмала (для АА) за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы ткани. Содержание гликогена в мышцах и гепатопанкреасе чехони определяли по методу Монтгомери с фенолом и серной кислотой (Montgomery, 1957). Содержание гликогена выражали в мг гликогена на г влажной массы ткани.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что в период с 1995 по 2005 г. встречаемость *L. intestinalis* в промысловых группировках плотвы, густеры и леща Рыбинского водохранилища увеличилась примерно в 2 раза (таблица). К 2008 г. отмечено снижение заражения леща (4.9%) наряду с отсутствием паразита у плотвы, густеры, уклей и синца *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758). В 2005 г. чехонь впервые зарегистрирована в качестве промежуточного хозяина *L. intestinalis* в Рыбинском водохранилище. Установлено, что, в отличие от других рыб, встречаемость паразита у чехони возросла с 13.3% в 2005 г. до 44.4% в 2008 г. (см. таблицу).

Встречаемость ($E \pm s$, %) плероцеркоидов *Ligula intestinalis* у рыб Рыбинского водохранилища по данным траловых уловов

Годы	Виды рыб					
	Лещ*	Плотва	Густера	Уклея	Синец	Чехонь
1995 – 2004	6.2±0.8	1.4±0.5	0.7±0.7	2.3±0.7	0	0
2005	15.3±1.8	2.2±0.7	3.3±2.3	2.2±0.8	0	13.3±1.9
2006 – 2007	3.2±0.9	0	0	1.2±1.2	0	18.4±5.5
2008	4.9±1.7	0	0	0	0	44.4±8.3
Число исследованных рыб, экз.	1923	995	253	885	687	451

* В расчет включены единично встречающиеся у леща особи *Digramma interrupta* (Rudolphi, 1910), дифференцировка которых от *L. intestinalis* в неполовозрелом состоянии невозможна.

Исследовано влияние заражения плероцеркоидами *L. intestinalis* на активность основных пищеварительных ферментов – протеаз и карбогидраз – кишечника чехони (рис. 1). Установлено, что присутствие плероцеркоидов в полости тела хозяина существенно влияет на активность указанных ферментов. Так, активность протеаз в кишечнике зараженной чехони по сравнению с незараженной снижается

на 42% (с 2.229 ± 0.278 мкмоль/г×мин до 1.291 ± 0.159 мкмоль/г×мин), а карбогидраз – на 48% (с 1.214 ± 0.228 мкмоль/г×мин до 0.627 ± 0.077 мкмоль/г×мин). На основании полученных данных рассчитан коэффициент К/П (отношение активности карбогидраз к активности протеаз). Соотношение активностей карбогидраз и протеиназ, отражающееся в коэффициенте К/П, у зараженных и незараженных рыб различается незначительно (0.49 у зараженных и 0.54 у незараженных).

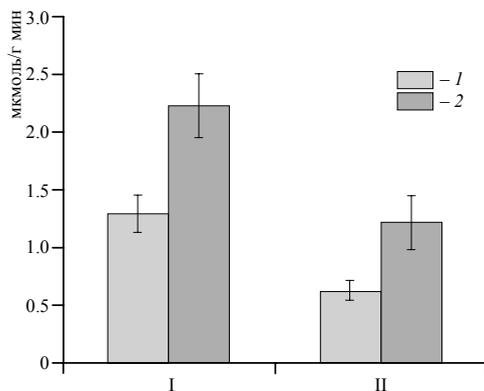


Рис. 1. Протеолитическая (I) и амилолитическая (II) активность ферментов чехони, зараженной (1) и незараженной (2) плероцеркоидами *Ligula intestinalis*

практически не сказывается на содержании гликогена в исследованных тканях этого промежуточного хозяина (рис. 2). Так, в гепатопанкреасе зараженной чехони его содержание составило 0.56 ± 0.06 мг/г, в то время как у незараженной – 0.45 ± 0.06 мг/г, однако полученные различия недостоверны. Также недостоверны различия для уровня гликогена в мышцах зараженных и здоровых рыб (0.33 ± 0.09 и 0.41 ± 0.04 мг/г соответственно). В то же время изменяется соотношение содержания гликогена в этих тканях, которое можно выразить коэффициентом Г/М (отношение содержания гликогена в гепатопанкреасе к его содержанию в мышцах). У зараженных рыб коэффициент Г/М составляет 1.7, а у незараженных – 1.1.

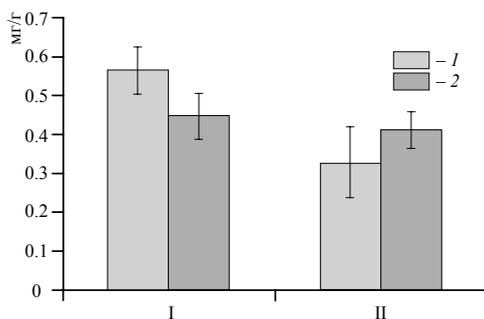


Рис. 2. Содержание гликогена в гепатопанкреасе (I) и мышцах (II) у чехони, зараженной (1) и незараженной (2) плероцеркоидами *Ligula intestinalis*

окончательного хозяина – рыбадных птиц. На цикл развития паразита большое влияние оказывают особенности водоёма – его глубина, прогреваемость, течение, характер грунта, видовой состав и плотность популяций возможных промежуточ-

гидраз к активности протеаз). Соотношение активностей карбогидраз и протеиназ, отражающееся в коэффициенте К/П, у зараженных и незараженных рыб различается незначительно (0.49 у зараженных и 0.54 у незараженных).

Гликоген – основной запасной полисахарид и один из первостепенных источников энергии у рыб и других животных. Уровень содержания гликогена в организме служит важным показателем жизнедеятельности последнего (Плисецкая, 1975). Определено содержание гликогена в гепатопанкреасе и мышцах зараженной и здоровой чехони. Показано, что заражение плероцеркоидами *L. intestinalis*

практически не сказывается на содержании гликогена в исследованных тканях этого промежуточного хозяина (рис. 2). Так, в гепатопанкреасе зараженной чехони его содержание составило 0.56 ± 0.06 мг/г, в то время как у незараженной – 0.45 ± 0.06 мг/г, однако полученные различия недостоверны. Также недостоверны различия для уровня гликогена в мышцах зараженных и здоровых рыб (0.33 ± 0.09 и 0.41 ± 0.04 мг/г соответственно). В то же время изменяется соотношение содержания гликогена в этих тканях, которое можно выразить коэффициентом Г/М (отношение содержания гликогена в гепатопанкреасе к его содержанию в мышцах). У зараженных рыб коэффициент Г/М составляет 1.7, а у незараженных – 1.1.

Паразитические черви *L. intestinalis* имеют сложный жизненный цикл, для его прохождения необходимо наличие двух промежуточных хозяев (первого – веслоногих ракообразных и второго – карповых рыб) и

ных и окончательных хозяев червя в различных местах водоёма, биологические и экологические особенности отдельных потенциальных видов хозяев (Дубинина, 1966).

Наблюдения за зараженностью карповых рыб Рыбинского водохранилища плероцеркоидами *L. intestinalis* ведутся достаточно регулярно, начиная со времени его создания (Изюмова, 1977). Большинство работ посвящено заражению леща как основного промыслового вида рыб (Куперман и др., 1997). Отмечено, что за период с 1978 г. по 1995 г. зараженность неполовозрелых лещей лигулидами возросла (Куперман и др., 1997). Данные десятилетних (1995 – 2005 гг.) мониторинговых наблюдений за лигулезом наиболее распространенных видов карповых рыб в Рыбинском водохранилище также позволили установить тенденцию роста встречаемости *L. intestinalis* в промысловых группировках плотвы, густеры и леща. Это закономерное следствие повышения среднегодовых значений температуры и частичного деэвтрофирования пелагиали водоёма, которое привело к увеличению доли в зоопланктоне веслоногих рачков – первых промежуточных хозяев цестод (Лазарева, 2007).

В 2006 – 2007 гг. впервые за все время существования водохранилища сохранился близкий к максимальной проектной отметке уровень его заполнения, значительно улучшивший ситуацию по лигулезу. В этот период зарегистрировано снижение зараженности леща как основного промежуточного хозяина *L. intestinalis* до минимальных значений (3.2 – 4.9%) и отсутствие плероцеркоидов у других рыб-бентофагов (плотва, густера). Снижение уровня заражения *L. intestinalis* очевидно связано с сокращением количества зараженных процеркоидами рачков – первых промежуточных хозяев паразита – в местах питания рыб. Вместе с тем в 2005 г. впервые зарегистрирован высокий уровень встречаемости плероцеркоидов у чехони (13.3%, $n = 316$), которая долгое время, наряду с другим массовым пелагическим планктофагом – синцом, оставалась незараженной и не фигурировала в Рыбинском водохранилище в качестве промежуточного хозяина *L. intestinalis*. В 2008 г. зараженность чехони выросла до 44.4%. Возможно, это объясняется разделением мест нагула и его сроков у леща и чехони, что, в свою очередь, связано с изменениями условий и спектра питания рыб вследствие повышения уровня режима водохранилища. Первые промежуточные хозяева *L. intestinalis* – планктонные ракообразные, составляющие кормовую базу рыб – вторых промежуточных хозяев, имеют низкий процент и локальность заражения в различных местах водоёма (Дубинина, 1966). Известно, что осуществлению жизненного цикла лигулид способствуют замедление проточности и появление больших площадей зарастаемых мелководий, на что значительное влияние оказывает гидрологический режим водоёма (Куперман и др., 1997). Зависимость распределения плероцеркоидов от качественного состава зоопланктона отмечается и другими авторами (Евланов, 1989). Возможно, что с изменением в будущем уровня режима водохранилища и соответственно условий питания, зараженность чехони уменьшится, а леща, напротив, возрастет.

Полученные данные по влиянию заражения плероцеркоидами *L. intestinalis* на активность пищеварительных ферментов кишечника чехони согласуются с анало-

гичными сведениями для зараженного и незараженного этим паразитом леща (Извекова, Кузьмина, 1996; Извекова, 1999). Однако на активности гидролаз чехони заражение сказывается сильнее: как показано выше, ПА зараженных рыб снижается на 42%, а АА – на 48%, в то время как у леща на 33% и 24% соответственно (Извекова, Кузьмина, 1996). Следует отметить, что работ, касающихся влияния заражения цестодами на пищеварительную активность хозяина, крайне мало и получить целостную картину этого влияния не представляется возможным. Тем не менее, исходя из имеющихся данных, можно сделать вывод, что полостной паразит в ряде случаев воздействует на пищеварительную активность хозяина сильнее, чем кишечный. Так, не обнаружено различий в активности трипсина, уровне общей протеолитической активности и скорости гидролиза углеводов у крыс, неинфицированных и инфицированных *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) (Pappas, 1983). Отмечено лишь некоторое увеличение активности амилазы в кишечнике у зараженных *Bothriocephalus gowkongensis* Yea, 1955 годовиков карпа (Давыдов, Куровская, 1991). Активность протеаз при этом оставалась без изменений. Только в одном случае при исследовании сеголеток карпа показано достоверное снижение активности амилазы, протеазы и кислой фосфатазы в слизистой и химусе кишечника при заражении рыб цестодами *B. acheilognathi* Yamaguti, 1934, причем активность амилазы и протеазы, функционирующих в полости кишечника, изменяется в большей степени, чем активность ферментов, функционирующих в составе слизистой (Куровская, 1991). Большее влияние полостного паразита по сравнению с кишечным на физиологические характеристики хозяина и, в частности, на активность его пищеварительных ферментов может быть связана с различными жизненными стратегиями этих гельминтов. Так, для продолжения жизненного цикла цестодам, паразитирующим в кишечнике рыб, гибель хозяина не нужна, в то время как полостной паразит должен попасть в организм окончательного хозяина – рыбоядной птицы. Заражение плероцеркоидом и вызываемые им физиологические изменения делают рыбу более доступной добычей (Дубинина, 1966).

По типу питания чехонь относится к хищникам – факультативным планктофагам. Полученные для чехони значения коэффициента К/П меньше единицы соответствуют представлениям о соотношении активностей карбогидраз и протеаз у хищных рыб (Уголев, Кузьмина, 1993). Коэффициент К/П, вычисленный для ферментов зараженной и здоровой чехони, свидетельствует о незначительном влиянии заражения на соотношение исследованных ферментов, в отличие от влияния этого паразита на аналогичный коэффициент у леща: при инвазии лещей *L. intestinalis* коэффициент К/П существенно увеличивается (Извекова, Кузьмина, 1996). Незначительное влияние заражения на коэффициент К/П, т.е. на соотношение активности карбогидраз и протеаз у чехони, не противоречит существенному влиянию плероцеркоида на активность этих ферментов.

Полученные данные расширяют представления о границах воздействия плероцеркоидов на организм хозяина, так как демонстрируют значительное снижение активности ферментов, осуществляющих начальные этапы гидролиза основных питательных веществ – белков и углеводов, что влечет за собой снижение эффективности питания рыб. По всей вероятности, механическое раздражение и продук-

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН

ты жизнедеятельности паразита опосредованно воздействуют на активность пищеварительных ферментов хозяина. Установлено опосредованное влияние экскреторно-секреторных продуктов плероцеркоидов на гипофиз хозяина, что влечет за собой ингибирование развития гонад (Carter et al., 2005).

Скорость синтеза и распада гликогена в тканях животных находится под эндокринным контролем и изменяется при различных эндокринных нарушениях. Полученные данные, касающиеся содержания гликогена в тканях чехони, неоднозначны. С одной стороны, различия в содержании гликогена в тканях зараженной и здоровой чехони недостоверны, с другой – влияние заражения на ее углеводный обмен проявляется в изменении коэффициента Г/М (отношения содержания гликогена в гепатопанкреасе к его содержанию в мышцах). Коэффициент Г/М увеличивается при заражении, свидетельствуя о нарушении баланса гликогена в исследованных тканях и снижении относительного содержания гликогена в мышцах чехони. Большее снижение содержания гликогена в мышцах, чем в гепатопанкреасе при инвазии *L. intestinalis* показано и для леща. Для леща установлено, что заражение плероцеркоидами *L. intestinalis* вызывает 57%-ное понижение содержания гликогена в мышцах и 44%-ное – в гепатопанкреасе (Извекова, Кузьмина, 1996). Некоторые исследователи также отмечают снижение веса печени у зараженных плероцеркоидами рыб по сравнению со здоровыми особями (Agme, Owen, 1968). В то же время выявлена различная степень влияния заражения на разные виды рыб: заражение плероцеркоидами *L. intestinalis* у пескаря вызывает значительно меньше изменений, связанных с внутренними органами, чем аналогичное заражение красноперки, леща, голяка и ельца (Agme, Owen, 1968). Изменения в уровнях содержания гликогена в тканях могут свидетельствовать об участии в этих процессах гормона стресса – адреналина. Известно, что адреналин снижает концентрацию гликогена в печени и мышцах, а также активность α -амилазы в печени (Плисецкая, 1975). Одна из наиболее характерных реакций организма позвоночных животных на стресс – выделение адреналина. Заражение плероцеркоидом *L. intestinalis* рассматривается как стрессовый агент. Изменение поведения зараженных рыб приводит к изменению спектра их питания, а снижение упитанности рыбы обусловлено не только утратой части питательных компонентов, требующихся для поддержания жизнедеятельности самого паразита, но и необходимостью поддержания гомеостаза в ответ на стрессовое воздействие лигул на организм рыбы (Richards, Agme, 1981).

М. Н. Дубинина (1966) суммировала отрицательное воздействие ремнецов на рыб следующим образом: а) механическое воздействие на организм; б) непосредственное отнятие от хозяина части питательных веществ; в) резкое нарушение углеводно-жирового обмена; г) глубокие изменения в составе крови; д) недоразвитие половых желез или кастрация.

Все последующие работы по влиянию заражения плероцеркоидами на промежуточного хозяина, в том числе и наши, подтверждают, дополняют, расширяют и углубляют обозначенные М. Н. Дубининой направления воздействия паразита на организм хозяина. Задачей дальнейших исследований может стать выяснение механизмов, лежащих в основе изменений в организме хозяина, вызываемых паразитом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что встречаемость плероцеркоида *L. intestinalis* у ранее свободной от паразита чехони Рыбинского водохранилища за период с 2005 по 2008 г. значительно выросла. Наряду с этим отмечено уменьшение заражения других видов карповых рыб в данный период. Заражение вызывает снижение активности основных гидролитических ферментов кишечника чехони – протеаз и карбогидраз, что, очевидно, ухудшает эффективность питания рыб. Влияние *L. intestinalis* на углеводный обмен чехони выражается в изменении соотношения содержания гликогена в ее мышцах и гепатопанкреасе. Все обнаруженные изменения соответствуют существующим представлениям о влиянии плероцеркоида на организм промежуточного хозяина.

Авторы выражают признательность кандидату биологических наук В. И. Кияшко за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богданова Е. А., Никольская Н. П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Изв. ГосНИОРХ. 1965. Т. 60. С. 5 – 110.

Давыдов О. Н., Куровская Л. Я. Паразито-хозяйинные отношения при цестодозах рыб. Киев : Наук. думка, 1991. 169 с.

Дубинина М. Н. Ремнецы фауны СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1966. 262 с.

Евланов И. А. Изучение пространственной структуры и взаимоотношений между плероцеркоидами *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и лещом (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 4. С. 281 – 287.

Извекова Г. И. Особенности влияния плероцеркоидов *Ligula intestinalis* на пищеварительную активность леща разных возрастных групп // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 4. С. 330 – 333.

Извекова Г. И., Кузьмина В. В. Влияние заражения плероцеркоидами *Ligula intestinalis* на активность пищеварительных ферментов и содержание гликогена в тканях леща // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 1. С. 45 – 51.

Исюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 284 с.

Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 260 с.

Куперман Б. И., Жохов А. Е., Извекова Г. И., Таликина М. Г. Динамика зараженности лигулидами лещей Волжских водохранилищ и паразитохозяйинные отношения при лигулезе // Биол. внутр. вод. 1997. № 2. С. 41 – 49.

Куровская Л. Я. Сопряженность процессов пищеварения в системе *Bothriocephalus acheilognathi* – карп // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 441 – 449.

Лазарева В. И. Динамика структуры и обилия зоопланктона Рыбинского водохранилища как индикатор флуктуаций климата и антропогенного пресса в бассейне Верхней Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем : сб. материалов Междунар. конф. СПб. : ЛЕМА, 2007. С. 240 – 244.

Плисецкая Э. М. Гормональная регуляция углеводного обмена у низших позвоночных. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 215 с.

Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 238 с.

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН

Anson M. The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin // *J. Gener. Phys.* 1938. Vol. 22, № 1. P. 79 – 83.

Arme C., Owen R. W. Occurrence and pathology of *Ligula intestinalis* infections in British fishes // *J. Parasitol.* 1968. Vol. 54, № 2. P. 272 – 280.

Barrett K. W. Studies on beta-oxidation in the plerocercoids of *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) // *Z. Parasitenk.* 1978. Bd. 57, № 3. S. 243 – 246.

Carter V., Pierce R., Dufour S., Arme C., Hoole D. The tapeworm *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) inhibits LH expression and puberty in its teleost host, *Rutilus rutilus* // *Reproduction.* 2005. Vol. 130, № 6. P. 939 – 945.

Li J., Liao X., Yang H. Molecular characterization of a parasitic tapeworm (*Ligula*) based on DNA sequences from formalin-fixed specimens // *Biochemical Genetics.* 2000. Vol. 38, № 9/10. P. 309 – 322.

Matskási I., Németh I. *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidae) : studies on the properties of proteolytic and protease inhibitor activities of plerocercoid larvae // *Inter. J. Parasitol.* 1979. Vol. 9, № 3. P. 221 – 227.

Montgomery R. Determination of glycogen // *Archs. Biochem. Biophys.* 1957. Vol. 67. P. 378 – 386.

Orr T. S. C. Distribution of the plerocercoid of *Ligula intestinalis* // *J. Zool., London.* 1967. Vol. 153. P. 91 – 97.

Pappas P. W. Host-parasite interface // *Biology of Eucestoda.* London : Academic Press, 1983. Vol. 2. P. 297 – 334.

Richards K. S., Arme C. The effect of the plerocercoid larva of the pseudophyllidean cestode *Ligula intestinalis* on the musculature of bream (*Abramis brama*) // *Z. Parasitenk.* 1981. Vol. 65, № 2. P. 207 – 215.

Taylor M., Hoole D. *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda: Pseudophyllidea): plerocercoid induced changes in the spleen and pronephros of roach, *Rutilus rutilus* (L.) and gudgeon, *Gobio gobio* (L.) // *J. Fish Biol.* 1989. Vol. 34, №4. P. 583 – 596.

УДК [582.685.2:581.5](470.57)

**К БИОЛОГИИ РЕДКОГО ВИДА
АЛТЕЯ ЛЕКАРСТВЕННОГО (*ALTHAEA OFFICINALIS* L.)
В АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН**

О. А. Каримова, Л. М. Абрамова

*Ботанический сад-институт УНЦ РАН
Россия, 450080, Уфа, Менделеева, 195, корп. 3
E-mail: Karimova07@yandex.ru*

Поступила в редакцию 02.03.09 г.

К биологии редкого вида алтея лекарственного (*Althaea officinalis* L.) в антропогенно нарушенных местообитаниях Республики Башкортостан. – Каримова О. А., Абрамова Л. М. – Изучены демографические характеристики, морфометрические параметры и семенная продуктивность *Althaea officinalis* L. в двух нарушенных природных ценопопуляциях. *Althaea officinalis* имеет два типа возрастных спектров: левосторонний одновершинный и центрированный. Проведено интродукционное испытание, показавшее успешность введения вида в культуру. Выполнен биохимический анализ сырья *Althaea officinalis*.

Ключевые слова: *Althaea officinalis*, ценопопуляции, возрастная структура, морфометрические параметры, семенная продуктивность, биохимический состав.

On the biology of *Althaea officinalis* L., a rare species in anthropogenically disturbed habitats of Bashkortostan Republic. – Karimova O. A. and Abramova L. M. – The demographic characteristics, morphometric parameters and seed productivity of *Althaea officinalis* L. in two disturbed natural coenopopulations were studied. *Althaea officinalis* has two types of its age spectra, namely, the left-side, single-top and centered ones. An introduction test has shown the success of introduction of the species into culture. Biochemical analysis of *Althaea officinalis* raw materials was carried out.

Key words: *Althaea officinalis*, coenopopulations, age spectra, morphometric structure, seed productivity, biochemical composition.

ВВЕДЕНИЕ

Ценопопуляции (ЦП) лекарственных растений, заготовка которых в настоящее время ведется бесконтрольно, являются наиболее уязвимыми к антропогенному прессу. Оценка их состояния с использованием популяционно-онтогенетического метода находит применение при решении задач рационального использования и восстановления естественных сообществ (Заугольнова и др., 1988; Жукова, Шестакова, 1997). Изучение сырьевой базы дикорастущих лекарственных растений актуально и для Республики Башкортостан (РБ), где насчитывается более 200 видов растений официальной и народной медицины (Кучеров, 1990).

Не всегда возможен сбор лекарственного сырья в природе, так как многие из лекарственных растений являются редкими. К таким видам в Башкортостане относятся, в частности, алтей лекарственный (*Althaea officinalis* L.), количество и численность популяций которого в естественных местообитаниях ограничены, а сбор лекарственного сырья невозможен, так как вид имеет статус охраняемого редкого

вида (Красная книга... , 2001). Для алтея лекарственного необходима интродукция (введение в культуру), поскольку данный вид, обладающий ценными качествами как пищевое, декоративное, лекарственное растение, не имеет существенных запасов на территории республики. Комплексное изучение состояния дикорастущих популяций вида и возможности введения его в культуру позволят увеличить выход лекарственного сырья растительного происхождения.

Целью работы являлось изучение биологических особенностей *Althaea officinalis* в нарушенных природных ценопопуляциях и условиях культуры в Башкортостане, оценка перспективности вида в качестве пищевого, лекарственного и декоративного растения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения биологических особенностей *A. officinalis* в нарушенных природных местообитаниях были выбраны 2 местообитания вида в Предуральской степной зоне РБ, подверженных антропогенному воздействию (ЦП Кипчак-Аскароро, ЦП Ашкадар). На двух пробных площадях в природных ЦП и в культуре (Ботанический сад-институт УНЦ РАН, г. Уфа) в 2007 – 2008 гг. на 25 модельных растениях изучены некоторые биометрические параметры растений, семенная продуктивность вида. Исследованы популяционные характеристики ЦП: возрастной состав, плотность. Анализировался биохимический состав корней и корневищ.

При выделении возрастных состояний использовали методические принципы и подходы, изложенные в работах Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975), Л. А. Жуковой, Э. В. Шестаковой (1997), Т. И. Фоминой (2002). При определении возрастной структуры ЦП, согласно стандартным критериям, учитывались следующие возрастные состояния: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (g_1), средние генеративные (g_2), старые генеративные (g_3). Индекс возрастности определялся по методике А. А. Уранова (1975).

Онтогенетическую структуру ЦП вида в разных эколого-фитоценологических условиях обитания изучали методом трансект (Заугольнова и др., 1988). Построение онтогенетических спектров проводили по общепринятой методике (Уранова, 1975; Смирнова и др., 1976; Заугольнова и др., 1988). Для детальной характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли некоторые демографические показатели: I_n – индекс восстановления (Жукова, 1995), $I_{ст}$ – индекс старения (Глотов, 1998).

Оценку состояния ЦП проводили по классификации «дельта – омега» Л. А. Животовского (2001), основанной на совместном использовании индексов возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001).

Изучение биометрических параметров в природных условиях и культуре проводилось согласно методу В. Н. Голубева (1962) на 25 генеративных растениях каждой из ЦП.

Для сравнения морфометрических параметров растений из разных ЦП использовали однофакторный дисперсионный анализ. Обработка данных проводилась с помощью пакета анализа данных MS Excel 2003. Уровень факторизации для морфометрических параметров растений оценивался по Снедекору (Лакин, 1990).

Семенная продуктивность в природных и интродукционных ЦП изучалась по общепринятой методике (Работнов, 1960; Вайнагий 1973, 1974, 1985). Учитывали число репродуктивных побегов, число цветков и плодов на репродуктивный побег, в плодах подсчитывали число семян и семяпочек. При изучении семенной продуктивности определяли процент плодообразования (процент цветков, давших плоды), потенциальную семенную продуктивность (количество семяпочек на особь), реальную семенную продуктивность (количество семян на особь) и коэффициент семенной продуктивности.

Интродукционные исследования проводили по стандартным методикам (Бейдемман, 1974; Методика..., 1979; Шульц, 1981). Также были использованы методики, предложенные в проекте общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений (Сацыперова и др., 1990). Введение в культуру осуществлялось семенным и вегетативным способом (Тихонова, 1985).

При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения, среднеквадратичное отклонение σ , коэффициенты вариации (Зайцев, 1990; Лакин, 1990).

Статический анализ провели в MS EXCEL 97 при помощи пакета статистических программ Statistica 5.0 с использованием стандартных показателей (Зайцев, 1984, 1990; Доспехов, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Алтей лекарственный в Башкортостане встречается редко в поймах рек, преимущественно в степной зоне Предуралья. Чаще всего местообитания алтея подвержены в той или иной степени антропогенному воздействию. Для исследований нами отобраны ЦП алтея в поймах двух рек – р. Ашкадар (ЦП Ашкадар), являющейся притоком р. Белой, и р. Дема (ЦП Кипчак-Аскарово). Климатические характеристики для этих районов: среднегодовое количество осадков – 580 мм, среднегодовая температура воздуха $+2.6^{\circ}\text{C}$, абсолютный максимум $+37^{\circ}\text{C}$, абсолютный минимум -42°C . Средний многолетний максимум ($+16.5 - +19.5^{\circ}\text{C}$) отмечается в июле, минимум – в январе ($-14 - 17^{\circ}\text{C}$). Безморозный период длится 80 – 100 дней. Гидротермический коэффициент составляет 1.2 – 1.4. Почва – серая лесная.

Местообитание ЦП Ашкадар представляет собой небольшую заболоченную низину в центральной пойме реки, заросшую осоковым сообществом. По краю низины полосой шириной 1 – 3 м растет исследуемый вид. Пойма затопляется тальми водами и подвержена выпасу скота. Доминируют в сообществе *Carex riparia* Curt. и *C. acutiformis* Ehrh., типичными спутниками алтея являются *Eryngium planum* L., *Lycopus europaeus* L., *Artemisia abrotanum* L., *Inula helenium* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Ranunculus repens* L., *Lythrum virgatum* L. и др. Нарушенность сообщества отражает присутствие сорных растений, таких как *Artemisia vulgaris* L., *Sonchus arvensis* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Urtica dioica* L. и др.

Местообитания ЦП Кипчак-Аскарово – также заболоченная низина в центральной пойме р. Дема, но гораздо большей площади и расположенная достаточно далеко от русла реки. По краю низины проходит насыпная грунтовая дорога, в результате строительства которой произошло нарушение местообитания алтея, выпас отсутствует. В сообществе доминирует *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex

Steud., содоминантом выступает *Festuca arundinacea* Schreb. В сообществе обычны *Lycopus europaeus* L., *Euphorbia virgata* Waldst. & Kit., *Carum carvi* L., *Thalictrum simplex* L., *Carex caespitosa* L., *Stachys palustris* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Agrostis stolonifera* L. и др. В составе сообщества довольно много сорных видов: *Sonchus arvensis* L., *Melilotus albus* Medik., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Urtica dioica* L., *Pastinaca sylvestris* Mill., *Agrimonia asiatica* Juz. и др.

Для характеристики ЦП *Althaea officinalis* была изучена демографическая структура и проведено сравнение растений природных и культивируемой ЦП.

Онтогенетическая структура представляет собой один из существенных признаков популяции; эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет его устойчивость.

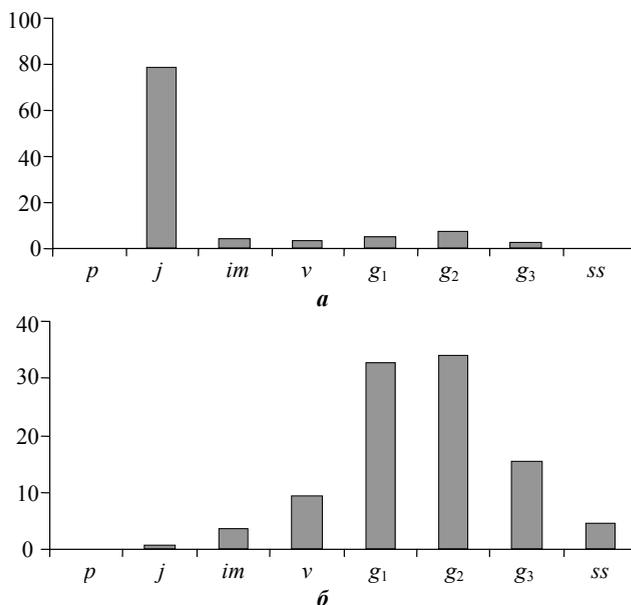
По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (Смирнова и др., 1976; Уранов, 1977) изученные нами ЦП *A. officinalis* относятся к неполночленным (рисунок). Обе ценопопуляции нормального типа. Онтогенетическая структура ЦП

A. officinalis имеет два типа спектра: левосторонний односторонний и центрированный. Левосторонний спектр формируется в ЦП Кипчак-Аскарково в условиях однократного, но сильного нарушения (строительство дороги) и высокой влажности почвы, позволяющей прорасти большому числу семян. Здесь абсолютный максимум приходится на ювенильные особи (78.5%).

Центрированный онтогенетический спектр формируется в условиях постоянных, но умеренных нарушений (выпас скота) в ЦП Ашкадар. Здесь абсолютный макси-

мум приходится на средневозрастные генеративные особи (32.8 и 34.1%). Очень незначительно представлены молодые особи. Вероятно, это связано с переменным водным режимом – с затоплением весной и пересыханием небольшой низины к концу лета, а также выпасом скота, что в целом приводит к элиминации ювенильных и имматурных особей.

Отсутствие в спектрах ценопопуляций сенильных и субсенильных (в ЦП Кипчак-Аскарково) особей связано с сокращением онтогенеза за счет отмирания



Онтогенетический спектр *Althaea officinalis* в ЦП Кипчак-Аскарково (а) и ЦП Ашкадар (б)

растений в старом генеративном состоянии, особи проходят полный онтогенез только в благоприятных условиях: при хорошем питании и высокой влажности почвы и при отсутствии антропогенных нарушений.

В табл. 1 приведена оценка состояния исследованных ЦП по классификации «дельта – омега».

Таблица 1

Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Althaea officinalis*

Показатели	Ценопопуляции	
	Кипчак-Аскарарово	Ашкадар
Плотность, экз./м ²	19.5	4.7
Δ	0.09	0.42
ω	0.20	0.76
Тип ЦП	молодая	переходная
I_b	6.01	0.16
$I_{ст}$	9.18	0.25

Примечание. I_b – индекс восстановления, $I_{ст}$ – индекс старения.

Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) ценопопуляций показала, что ЦП Кипчак-Аскарарово молодая ($\Delta = 0.09$, $\omega = 0.20$). Эта популяция относительно устойчива, плотность особей в ней довольно высокая – 19.5 экз./м². Переходной является ЦП Ашкадар ($\Delta = 0.42$, $\omega = 0.76$). В этой популяции преобладают генеративные особи, весенние паводки,

пересыхание низины во второй половине лета и постоянный выпас скота приводят к отмиранию особей на ранних этапах развития. Этой причиной обусловлена невысокая плотность данной ценопопуляции (4.7 экз./м²).

Проведено также сравнение индексов восстановления (I_b) и старения ($I_{ст}$), отражающих динамические процессы ценопопуляций. В результате интенсивного пополнения молодыми особями ЦП Кипчак-Аскарарово имеет высокий показатель индекса восстановления (6.01), что позволяет говорить о хорошем пополнении ценопопуляции молодыми особями. В ЦП Ашкадар пополнение молодыми особями значительно ниже (индекс восстановления 0.16). Индекс старения в ЦП Кипчак-Аскарарово очень высокий (9.18), что связано с уже отмеченным отсутствием в ценопопуляции субсенильных и сенильных особей. Индекс старения в ЦП Ашкадар – 0.25, что говорит о большом наличии немолодых особей.

Таким образом, различные антропогенные нарушения обусловили разницу демографических показателей изученных ценопопуляций.

Для оценки влияния условий местообитаний на параметры растений в двух природных ЦП и в культуре был проведен однофакторный дисперсионный анализ. Результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2

Оценка влияния условий местообитания на биометрические параметры *Althaea officinalis*

Параметры	Сила влияния фактора	Средние значения по грациям фактора		
		Ботанический сад	ЦП Кипчак-Аскарарово	ЦП Ашкадар
1	2	3	4	5
Длина стебля, см	27.60*	163.3±5.41	134.2±3.65	129.0±3.54
Толщина стебля, см	12.41*	0.8±0.01	0.7±0.01	0.7±0.01
Число генеративных побегов, шт.	14.37*	13.6±1.94	7.8±0.61	7.8±0.82
Число листьев, шт.	4.47*	40.6±2.74	31.7±1.95	37.8±2.82
Длина листа, см	34.17*	14.8±0.32	13.3±0.52	11.0±0.31

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
Ширина листа, см	5.92*	10.2±0.23	9.9±0.41	9.0±0.23
Длина соцветия, см	28.41*	88.6±4.31	60.8±3.34	65.1±2.51
Ширина соцветия, см	2.04**	11.9±1.54	9.8±0.82	9.8±0.82
Число плодов на 1 побег, шт.	1.24**	120.8±10.73	121.9±11.21	143.1±6.74
Вес надземной массы, мг	0.18**	–	110.0±19.11	131.4±42.21
Вес подземной массы, мг	0.06**	–	127.2±18.52	125.0±27.41
Сухой вес корней, мг	0.22**	–	63.6±13.61	66.4±8.91

* При уровне значимости $p < 0.05$ влияние статистически значимо; ** – влияние фактора недостоверно при $F < F_{кр} = 3.12$.

В результате анализа отмечено статистически значимое влияние фактора на большинство изучаемых признаков. Уровень факторизации составляет от 5.9 до 34.2%. Изучаемый фактор в наибольшей степени оказывает влияние на длину листа, длину соцветия, длину стебля.

Максимальные значения большого числа признаков отмечены в культуре, что свидетельствует о хорошей интродукционной способности вида и возможности сохранения его в культуре. Только число плодов на 1 побег в природной ЦП Ашкадар выше, чем в ботаническом саду.

Нами изучена семенная продуктивность алтея лекарственного в условиях ботанического сада и в природе. Результаты оценки семенной продуктивности представлены в табл. 3.

Таблица 3

Семенная продуктивность *Althaea officinalis* в культуре и природе

Параметры	Ценопопуляции					
	Ботанический сад		Кипчак-Аскароро		Ашкадар	
	<i>M</i>	<i>C_v</i> , %	<i>M</i>	<i>C_v</i> , %	<i>M</i>	<i>C_v</i> , %
Число плодов на 1 побег, шт.	120.8±10.73	44.4	121.9±11.21	45.2	143.1±6.74	23.4
Потенциальная семенная продуктивность в плоде, шт.	20.9±0.32	6.4	18.1±0.21	6.7	18.1±0.22	5.4
Реальная семенная продуктивность в плоде, шт.	14.9±0.62	18.4	15.5±0.31	10.8	14.6±0.43	13.2
Коэффициент продуктивности	71.3	–	85.6	–	80.6	–

Сравнение данных, полученных в природе и интродукции, показало, что количество плодов в соцветии больше в ЦП Ашкадар, суммарная продуктивность в пересчете на 1 растение в культуре выше, чем в природе, так как число генеративных побегов в культуре в среднем выше на 42.6%. Реальная и потенциальная семенная продуктивность культивируемых и дикорастущих растений примерно одинаковы. Коэффициент продуктивности (КП) семян довольно высокий как у культивируемых, так и у дикорастущих растений, но в природных ценопопуляциях КП немного выше, чем в ботаническом саду (85.6, 80.6 и 71.3% соответственно). Это связано с тем, что в условиях культуры наблюдается повреждаемость плодов вредителями.

Можно видеть также, что повышенным уровнем изменчивости характеризуется параметр «число плодов на 1 побег» (от 23.4 до 45.2%); низким – «потенциальная семенная продуктивность» (от 5.4 до 6.7%).

Сезонный ритм алтея наблюдали в условиях интродукции. *A. officinalis* является длительновегетирующим весенне-летне-осеннезеленым растением, с периодом зимнего покоя, весенним сроком пробуждения и долгоцветущим видом со среднелетним периодом цветения. Длительность вегетационного периода 5.5 – 6 месяцев. Вегетация начинается в третьей декаде мая и длится до конца сентября (в среднем за годы наблюдения 139 дней). Начало бутонизации отмечено в третьей декаде июня. Фаза цветения наступает в начале июля и длится 34 дня. Начало созревания семян происходит в конце июля, в среднем длится 27 дней.

Нами проведено изучение химического состава подземных органов *A. officinalis* для выделения наиболее перспективных ЦП для введения в культуру. В 2007 г. проведены биохимические исследования подземных органов средневозрастных растений *A. officinalis* природной ЦП Кипчак-Аскароро, в 2008 г. изучен химический состав в двух природных ЦП Кипчак-Аскароро, Ашкадар. Определялось содержание метаболитов, макро- и микроэлементов. Результаты исследований представлены в табл. 4.

Таблица 4

Биохимическая характеристика подземных органов *Althaea officinalis*

Содержание элементов и соединений	Ценопопуляции		
	Ашкадар, 2008 г.	Кипчак-Аскароро	
		2007 г.	2008 г.
Сухое вещество, %	86.1±0.21	90.3±0.42	84.6±0.25
Протеин, %	6.6±0.22	6.8±0.41	7.0±0.5
Клетчатка, %	5.3±0.52	7.5±0.25	6.0±0.2
Зольный элемент, %	1.8±0.14	2.2±0.13	2.1±0.12
Жир, %	2.8±0.25	2.2±0.34	3.5±0.24
Сахара, г/кг	5.3±0.63	6.4±0.62	7.0±0.32
Крахмал, %	64.2±0.95	55.5±1.14	67.1±0.92
Ca, %	0.1±0.01	0.2±0.01	0.1±0.01
P, %	0.5±0.01	0.5±0.01	0.5±0.01
K, %	0.6±0.01	0.8±0.01	0.7±0.01
Na, %	0.1±0.01	0.1±0.01	0.1±0.01
Zn, мг/кг	7.8±0.82	6.3±0.84	6.1±0.61
Fe, мг/кг	1502.6±37.24	955.0±52.94	1522.7±46.94
Cu, мг/кг	6.7±0.11	6.7±0.24	6.3±0.12
Mn, мг/кг	19.2±2.71	63.1±5.12	32.7±4.13
J, мг/кг	0.1±0.01	0.2±0.01	0.1±0.01

Изучение химического состава подземных органов по природным ЦП Кипчак-Аскароро, Ашкадар показало, что по большинству биохимических показателей они дают довольно близкие значения. Содержание железа и марганца в ЦП Ашкадар меньше, чем в ЦП Кипчак-Аскароро. Из углеводов в ЦП Ашкадар меньше содержится сахаров и крахмала, клетчатки.

Сравнение содержания химических элементов и соединений в ЦП Кипчак-Аскароро по годам показало, что их количество зависит от погодных условий года

К БИОЛОГИИ РЕДКОГО ВИДА АЛТЕЯ ЛЕКАРСТВЕННОГО

исследования. Содержание железа в 2008 г. значительно превысило аналогичные данные 2007 г. (железо 1522.7 и 955 мг/кг соответственно). Содержание марганца, напротив, в 2007 г. было больше в два раза, чем в 2008 г. (63.1 и 32.7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ возрастных спектров нарушенных природных ценопопуляций *A. officinalis* показал, что все они неполноценные. Ценопопуляции *A. officinalis* имеют два типа спектра: левосторонний одновершинный и центрированный. Для большинства биометрических параметров наиболее велика доля вариации, обусловленная влиянием условий местообитания конкретной ценопопуляции. В целом по изученным параметрам влияние выделенных факторов является статистически значимым. Интродукционные исследования показали, что *A. officinalis* в культуре проходит полный цикл сезонного развития и по степени развития превосходит растения природных местообитаний. Корни *A. officinalis* содержат богатый набор ценных химических соединений, таких как, протеин, сахара, макро- и микроэлементы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 156 с.
- Вайнагий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9, вып. 2. С. 287 – 296.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826 – 830.
- Вайнагий И. В. Продуктивность цветков и семян *Arnica montana* L. в Украинских Карпатах // Раст. ресурсы. 1985. Т. 21, вып. 3. С. 266 – 277.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола : Изд-во Марийского гос. ун-та, 1998. Ч. 1. С. 146 – 149.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В. В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. 7. 602 с.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : Агрпромиздат, 1985. 351 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. №1. С. 3 – 7.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
- Жукова Л. А., Шестакова Э. В. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : Изд-во Марийского гос. ун-та, 1997. С. 3 – 20.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
- Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. М. : Наука, 1990. 296 с.
- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.
- Красная книга Республики Башкортостан / под ред. Е. В. Кучеров, А. А. Мулдашев, А. Х. Галеева. Уфа : Гилем, 2001. 280 с.

Кучеров Е. В. Дикорастущие пищевые растения и их использование. Уфа : РИО Госкомиздата БССР, 1990. С. 141 – 142.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. ГБС АН СССР. 1979. Вып. 113. С. 3 – 8.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7 – 204.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника : в 2 т. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 20 – 40.

Сацыперова И. Ф. Проект общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений // Раст. ресурсы. 1990. Т. 26, вып. 4. С. 587 – 597.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. С. 14 – 43.

Тихонова В. Л. Стратегия мобилизации и сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений. Консервация генетических ресурсов. Пушино : ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1985. 34 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7 – 34.

Фомина Т. И. Биология некоторых видов рода *Campanula* L. в условиях культуры : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2002. 16 с.

Шульц Г. Э. Общая фенология Л. : Наука. Леннингр. отд-ние, 1981. 188 с.

УДК 633.877.3(470.56)

СОСНОВЫЕ БОРЫ БАССЕЙНА р. САМАРА

Н. О. Кин, О. Г. Калмыкова, А. Г. Рябуха

*Институт степи УрО РАН
Россия, 460000, Оренбург, Пионерская, 11
E-mail: kin_no@mail.ru*

Поступила в редакцию 12.02.10 г.

Сосновые боры бассейна р. Самара. – Кин Н. О., Калмыкова О. Г., Рябуха А. Г. – Рассмотрены особенности естественных и искусственных сосновых боров в бассейне р. Самара, формирование и распространение которых связано с песчаными массивами. Некоторые из них являются ботаническими и лесокультурными памятниками природы. Необходимость мониторинговых исследований таких боров связана с их лесомелиоративным, лесохозяйственным, рекреационным и природоохранным значением.

Ключевые слова: сосновые леса, лесонасаждения, флора, пески, бассейн р. Самара.

Pine forests in the Samara river basin. – Kin N. O., Kalmykova O. G., and Ryabukha A. G. – Features of natural and artificial pine forests whose formation and expansion are related with sands are considered. Some of them are botanical and forestry nature monuments. The necessity of their monitoring is due to their forest amelioration, forestry, recreation and nature-conservative importance.

Key words: pine forests, forestry, flora, sands, Samara river basin.

ВВЕДЕНИЕ

Река Самара берет начало на возвышенности Общего Сырта. Долина реки широкая (до 10 – 12 км), с поймой и двумя надпойменными террасами; асимметричная – правый склон крутой, левый – пологий. Крупнейшие притоки р. Самара – Ток, Большой и Малый Уран, Бузулук (Гидрогеология СССР, 1972; Чибилёв, 2000).

Большое развитие в бассейне р. Самара получили почвы супесчаного и песчаного механического состава, а также донные пески, на которых развитые почвы отсутствуют, либо сохранились под толщей эолового наноса (Чибилёв, 1995). Генетически песчаные массивы здесь являются древнеэлювиальными террасовыми образованиями реки Самара и ее притоков (Боровка, Ток, Малый и Большой Уран). На высоком самарском правобережье (пологие склоны сыртов, водораздельные плато) пески имеют элювиальное происхождение – элювий песчаника связан с развеванием красноцветных молассовых отложений нижнего триаса и татарского яруса перми (Мусихин, 1996). В бассейне р. Самара хорошо выражена ландшафтная ярусность песчаных экосистем, которая заключается в закономерной смене структурных этажей, составляющих сложные парагенетические и парадинамические комплексы песчаных ландшафтов (рис. 1). Верхний ярус занимают верхние плато, сложенные элювиальными песками с сосновыми борами, дубово-березовыми и березово-осиновыми лесами или фрагментами песчаных степей на их месте. Средний структурный ярус представлен полого-увалистыми сыртами, на

которых сформировались элювиально-делювиальные и делювиальные пески склонов, смытые с более высоких форм рельефа, занятые песчаными степями, осинниками, березняками, сосновыми борами. Нижний ярус – область аккумуляции рых-

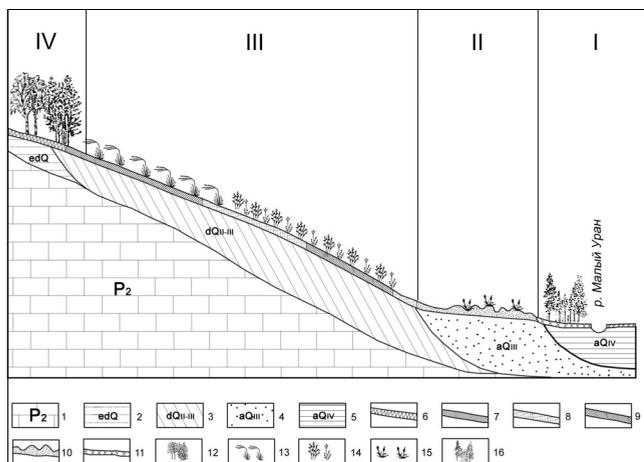


Рис. 1. Ландшафтный профиль правобережья р. Малый Уран у с. Янтарное: 1 – верхнепермские отложения; 2 – элювиально-делювиальные четвертичные отложения; 3 – делювиальные четвертичные отложения; 4 – отложения надпойменных террас (древнеаллювиальные), 5 – пойменные отложения (современный аллювий); 6 – чернозем обыкновенный глубоковскипающий слабогумусированный маломощный среднедефлированный супесчаный; 7 – чернозем обыкновенный глубоковскипающий слабогумусированный маломощный сильнодефлированный песчаный; 8 – закрепленные пески среднедефлированные; 9 – слабозакрепленные пески сильнодефлированные; 10 – дюнные пески сильнодефлированные; 11 – аллювиальная дерновая насыщенная карбонатная малогумусная среднемогучая глинистая почва; 12 – березовые и осиновые колки; 13 – псаммофитноразнотравно-ковыльные сообщества; 14 – песчанополынно-молочайные сообщества; 15 – псаммофитноразнотравно-полынно-овсяницево-сообщества; 16 – пойменные леса (тополевики и осинники)

градации и опустынивания в регионе. В результате возникает потребность в проведении мероприятий по закреплению песков посредством их облесения. История облесения песчаных массивов в бассейне р. Самара насчитывает более 100 лет. Необходимость проведения этих мероприятий на территории данного громадного массива появилась после того, как многие песчаные земли превратились в легко-развееваемые пески вследствие чрезмерного выпаса скота, сплошной распашки и уничтожения лесов. В результате все чаще возникали песчаные пыльные бури, незакрепленные пески стали надвигаться на населённые пункты и р. Самара. Пер-

рых песчаных отложений, смытых с водоразделов и их склонов, составляют аллювиальные пески, подразделяемые на пойменные пески с пионерной или луговой растительностью, ивняками, осинниками и тополевыми, и дюнные пески надпойменных террас, занятые песчаными степями, сосновыми борами, осиново-березовыми и осиново-осокоревыми колками.

В связи с высокой подвижностью субстрата песчаные экосистемы наименее устойчивы к воздействию антропогенных деструктивных факторов (перевыпасу, распашке песчаных земель, разрушению песков автотранспортом, уничтожению естественной растительности), в результате которых закрепленные песчаные массивы превращаются в развееваемые пески и становятся очагами де-

вый опыт закрепления движущихся песков в данном регионе относится к концу XIX в., когда около с. Пронькина лесничим М. Г. Цапкиным были заложены первые посадки сосны. В начале XX в. на правобережье р. Самара был основан Сарминский бор. С 1911 г. началось облесение разбитых песков около сел Голубовка (ныне Первокрасное), Надеждинка, Гамалеевка. Следующий этап лесомелиоративных работ пришелся на 1920 – 1930-е гг., когда под облесение были переданы большие песчаные массивы подверженные сильной ветровой эрозии. Однако наиболее масштабные работы по закреплению и облесению песков пришлось на послевоенные годы (1948 – 1955 гг.) (Чибилёв, 1979). Большие площади песчаных массивов в бассейне р. Самара были облесены в 70 – 80-е гг. XX в.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для понимания процессов, происходящих в лесных экосистемах, созданных человеком с определенными хозяйственными целями, и закономерностей их развития возникает необходимость проведения комплексных мониторинговых работ. Сохраненные естественные и поддерживаемые искусственные песчаные массивы становятся интересными не только с точки зрения хозяйственной деятельности. Они являются местами обитания редких и уникальных видов животного и растительного мира. В связи с чем, прежде всего, необходимо дать оценку современного состояния таких лесных экосистем. С этой целью были проведены комплексные ландшафтно-ботанические исследования сосновых боров на песчаных массивах Новосергиевского, Сорочинского, Тоцкого и Бузулукского районов, на которых в том или ином объеме на протяжении XX в. проводились лесомелиоративные работы (рис. 2).

Исследованная территория расположена на западе Оренбургской области в административных границах Переволоцкого, Новосергиевского, Сорочинского, Тоцкого и Бузулукского районов. Она занимает юго-восточную часть Восточно-Европейской равнины в пределах Общесыртовско-Предуральской возвышенной степной провинции (Чибилёв,

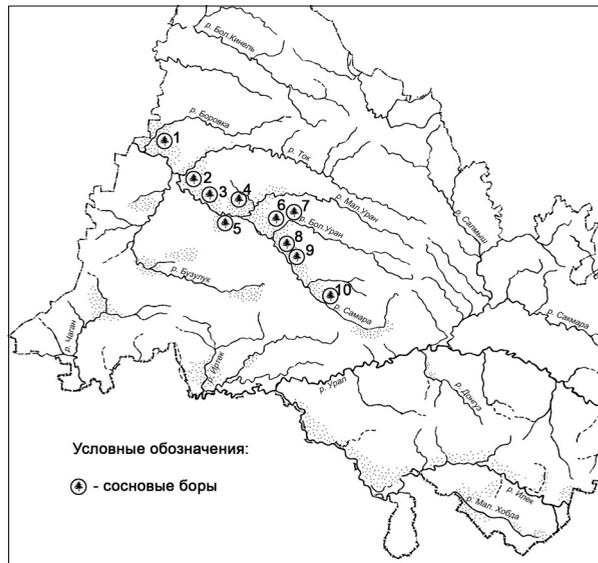


Рис. 2. Сосновые боры в бассейне р. Самара: 1 – Бузулукский бор, 2 – Никифоровский сосновый бор, 3 – Сарминские сосны, 4 – Пронькинский бор, 5 – Кирсановский бор, 6 – Каменковский сосновый бор, 7 – Сосновый бор в Первокрасном, 8 – Надежденский бор, 9 – Гамалеевский бор, 10 – Урочище Покровские сосны

1995), относящейся к бассейну р. Самара. По характеру рельефа это – возвышенная сыртовая равнина, состоящая из системы увалов, образующих главные водоразделы Волги и Урала, а также водоразделы основных притоков Самара, известная под названием Общий Сырт, характерной чертой которого является асимметрия речных долин и междуречий.

Климат района характеризуется ярко выраженной континентальностью и незначительным количеством осадков (350 – 400 мм), большая часть которых приходится на летний период (Чибилёв, 2000). Преобладающими почвами, слагающими основной фон почвенного покрова, являются обыкновенные и южные черноземы. В ботанико-географическом отношении район исследования находится в степной зоне, подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей (Зоны и типы поясоности..., 1999).

Во всех исследованных сосновых борах на песчаных массивах на протяжении XX в. проводились лесомелиоративные работы. Некоторые из них являются ботаническими или лесокультурными памятниками природы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Урочище Покровские сосны располагается в Новосергиевском районе в 3 км к северо-западу от с. Верхняя Платовка и в 4 км к востоку от пос. Покровка на пологом западном и юго-западном склоне сырты. Искусственные посадки сосны обыкновенной занимают 113 га, возраст лесных насаждений 12 – 50 лет (Дмитриев и др., 2000). Помимо эдификаторного вида *Pinus sylvestris* L., в сложении древесного яруса участвуют *Acer negundo* L., *A. tataricum* L., *Betula pendula* Roth, *Ulmus pumila* L., которые также были высажены на этой территории. В кустарниковом ярусе встречаются *Ribes aureum* Pursh., *Spiraea crenata* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolosz.) Klask. Присутствует подрост.

Травяно-кустарничковый ярус сложен в основном степными видами, среди которых встречаются псаммофилы: *Artemisia arenaria* DC., *Carex supina* Willd. ex Wahlenb. Многочисленны рудеральные представители флоры: *Convolvulus arvensis* L., *Achillea nobilis* L., *Artemisia ausrtiaca* Jacq., *Cannabis ruderalis* Janisch., *Lactuca tatarica* (L.) С.А. и др.

Данная территория подвергалась воздействию пирогенного фактора, о чем можно судить по поврежденным пожаром дерновинам *Stipa pennata* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers. и облию *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.

В пределах Сорочинского района исследованы Гамалеевский, Надежденский, Первокрасненский, Пронькинский, Каменковский сосновые боры, все они – лесокультурные памятники природы.

Гамалеевский сосновый бор находится на восточной окраине с. Гамалеевка, на западном склоне пологой сыртовой возвышенности в междуречье рек Крестовки и Красной. Рельеф песчаного массива, на котором расположен бор, волнистоплоский. Первые искусственные посадки сосны были заложены здесь в начале XX в., в 1947 – 1993 гг. проводилось подсаживание сосны.

Наряду с сосновыми посадками здесь сохранились и естественные лесные сообщества, развивающиеся в мезопонижениях, сложенные *Betula pendula*, *Quercus*

robur L., *Populus nigra* L., *Ulmus scabra* Mill., *Sorbus aucuparia* L. Под их пологом развиваются представители лесной флоры: *Polygobatum odoratum* (Mill.) Druce, *Convallaria majalis* L., *Campanula trachelium* L.

Из кустарников встречаются *Ribes nigrum* L., *Spiraea crenata* L. и *S. hypericifolia* L. Из полукустарничков обычны *Rubus caesius* L. и *R. saxatilis* L.

Большая часть сосновых насаждений мертвопокровые. В таких ценозах единично встречается *Hypopitys monotropa* Crantz., разрежено произрастают *Gypsophila paniculata* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Fragaria viridis* (Duchesne) Weston. Также здесь развиваются и чистотеловые сосняки (*Pinus sylvestris*, *Chelidonium majus*) с монодоминантным маловидовым травяно-кустарничковым ярусом.

Надежденский сосновый бор располагается на юго-западной окраине с. Надежденка на правом берегу р. Самара, в междуречье рек Адамки и Красной и занимает южный пологий склон сыртовой гряды. Площадь бора – 160 га. Плоский в целом рельеф нарушается мелкими всхолмлениями. Бор был заложен в 20-е гг. XX в.

Древесный ярус монодоминантный (*Pinus sylvestris*). В травяно-кустарничковом ярусе основу слагают степные виды: *Festuca valesiaca* Gaudin, *Medicago romanica* Prod., *Galium ruthenicum* Willd. и др.

Сосновый бор в Первокрасном находится на юго-восточной окраине одноименного села на правом берегу р. Большой Уран, на юго-западном склоне сырты. Площадь бора – 43 га. Рельеф слабовсхолмленный, полого-волнистый. Закладка соснового бора началась в 1911 г.

Кроме *Pinus sylvestris* в древесном ярусе встречаются *Acer negundo*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*. Кустарниковый ярус разрежен, в его сложении участвуют: *Spiraea crenata*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Ribes aureum*. Присутствует подрост. Травяной покров разнообразен в видовом и эколого-ценотическом отношении. Здесь наряду со степными (*Gypsophila paniculata*, *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Salvia tesquicola* Klokov and Pobed., *Stipa pennata*) произрастают лесные (*Rubus caesius*, *Galium aparine* L., *Convallaria majalis*) виды. Из сорных растений встречаются *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Echium vulgare* L., *Cannabis ruderalis* и др.

Пронькинский бор – единый лесной массив, расположенный в 2 км к югу от с. Пронькина, на правом берегу р. Боровки. Бор, общей площадью 194 га, включает естественные и искусственные сосновые леса, а также дубовые, осиновые и березовые. Посадки заложены в XIX – XX вв. и занимают в основном возвышенные участки рельефа. Помимо сосновых моноценозов, есть экспериментальные кварталы, в которых отчетливо просматриваются чередующиеся ряды из *Pinus sylvestris* и *Caragana arborescens* Lam. В искусственно созданных ценозах травяной покров сильно разрежен. Отмечаются *Hypopitys monotropa*, *Dactylis glomerata* L., *Origanum vulgare* L., *Silene viscosa* (L.) Pers., *Stachys recta* L. Немногочисленны кустарники, среди которых чаще встречаются *Lonicera tatarica* L., *Amygdalus nana* L.

На склоновых экспозициях развиваются дубравы, наиболее богатые в видовом отношении, переходящие в нижней части склонов в осинники, сменяющиеся в понижениях березняками. В травяном покрове многочисленны и нередко обильны лесные виды: *Convallaria majalis*, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Campanula persicifolia* L. *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Chaerophyllum bulbosum* L., *Heracleum sibiricum* L., *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC.

Каменковский сосновый бор находится в Сорочинском районе в 1 км западнее с. Каменка на пологом склоне сыртовой возвышенности.

В посадках ряды *Pinus sylvestris* чередуются с рядами *Acer negundo*. Травяной покров маловидовой и имеет низкое проективное покрытие. В его составе много сорных видов: *Consolida regalis* Gray, *Cannabis ruderalis*, *Achillea nobilis*, *Dracocephalum thymiflorum* L., *Artemisia ausrtiaca* и др. Встречаются степные злаки: *Festuca valesiaca* Gaudin, *Stipa pennata*.

Кирсановский сосновый бор располагается в Тощком районе на юго-восточной окраине с. Кирсановка, на левобережном придолинном плакоре р. Самара. Создан в 1960 – 1980 гг. Площадь бора 206 га.

Как и в Каменковском бору, посаженные ряды *Pinus sylvestris* чередуются с рядами *Acer negundo*. В травяном ярусе преобладают сорные виды: *Cannabis ruderalis*, *Artemisia ausrtiaca*, *Berteroa incana*.

В Бузулукском районе наибольший интерес представляют лесокультурные памятники природы – Сарминские сосны, Никифоровский сосновый бор и национальный парк Бузулукский бор.

Сарминские сосны – посадки сосны в 2 км к востоку от с. Каменная Сарма, занимают южный склон сыртовой возвышенности. Рельеф слабоволнистый, полого-волнистый. Площадь насаждений составляет 90 га. Бор представлен разновозрастными насаждениями на песках правобережья р. Самара, создание которых было начато в 1910 г. и завершено в 50-е гг. XX в. Помимо эдификатора – *Pinus sylvestris*, в древесном ярусе лесных сообществ встречаются *Quercus robur*, *Acer negundo*, *Betula pendula*, *Populus tremula*.

Кустарниковый ярус маловидовой (*Spiraea crenata*, *Caragana arborescens*, *Lonicera tatarica* и др.) и сильно разрежен. Травяной покров сложен представителями лесной, степной и рудеральной флоры. Местами, в ходе постпирогенной сукцессии, развиваются заросли *Chamaenerion angustifolium*.

Небольшими участками встречается чистотеловый (*Pinus sylvestris*, *Chelidonium majus*) и мертвопокровный сосняки.

Никифоровский сосновый бор располагается в 4 км к северо-востоку от пос. Красногвардеец. Площадь бора около 3 тыс. га. Возраст сосен от 250 до 5 – 10 лет. Уцелевшие до наших дней реликтовые сосны являются свидетельством некогда развившихся на этой территории боров. Эти сосны являются ботаническим памятником природы.

На второй надпойменной террасе р. Самара на песчаных почвах в 1916 г. лесничим М. Г. Цапкиным были заложены посадки сосны общей площадью 36 га. Они являются лесокультурным памятником природы.

Вследствие разнообразия экотопов в Никифоровском сосновом бору наряду с посадками развиваются естественные лесные (березовые (*Betula pendula*), березово-осиновые (*Populus tremula*, *Betula pendula*)), кустарниковые, луговые, болотные сообщества.

В древостое насаждений помимо *Pinus sylvestris* часто встречается *Acer negundo*, а в травяном покрове присутствует большое количество сорных видов. Тем не менее, в более старых посадках активно развиваются лесные виды, среди которых *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Convallaria majalis* и др.

Березняки занимают понижения рельефа, часто образуя пограничные сообщества, переходящие в болотные биогеоценозы. Здесь встречается большое число мезофильных видов растений: *Campanula persicifolia*, *Polygonatum odoratum*, *Sanguisorba officinalis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Pyrola rotundifolia* L., среди которых есть виды, занесенные в Красные книги Оренбургской области (1998) и РСФСР (1988).

В болотных сообществах доминируют виды семейства *Cyperaceae* (*Carex acutiformis* Ehrh., *Carex pseudocyperus* L.)

Бузулукский бор расположен в юго-восточной части Русской равнины, занимая обширную площадь в западной части Общесыртовско-Предуральской возвышенной степной провинции. Это самый крупный сосновый бор в степной зоне Северной Евразии и единственный в степном Заволжье островной массив с реликтовыми ландшафтами (Чибилёв, 2000). Основная часть лесного массива (без прилегающих колков) занимает площадь 86.6 тыс. га. Более 90 отдельных лесных колков разбросаны на междуречьях Самара, Кутулука и Большого Кинеля. Сосна – основная лесообразующая порода Бузулукского бора, которая занимает более возвышенные участки рельефа. Лиственные породы (*Quercus robur*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*) располагаются в понижениях, главным образом на пойменной и припойменной террасах вдоль рек, а также по окраине бора, образуя некий переход от степи к лесу. Оптимальная лесистость бора колебалась от 50 до 75%, о чем в своих трудах упоминал Г. Н. Высоцкий (1909), тем не менее министерством лесного хозяйства СССР в 1927 г. была поставлена задача облесить все старые гари и «пустыри». В результате лесопокрытая площадь в бору ныне составляет около 93%.

В 2007 г. Бузулукский бор получил статус национального парка. По этой причине на его территории были проведены более детальные флористические исследования, в результате которых было выявлено наличие 682 видов сосудистых растений.

Согласно классификации В. Н. Сукачева (1931), леса Бузулукского бора распределяются по следующим группам: лишайниковые, мшистые сосняки, ложно-травяные, сложные боры, дубняки, группа типов мягких пород. Расположение этих групп лесов и их вариантов зависит от ландшафтных особенностей данного лесного массива.

В бору активно развиваются травянистые экосистемы: степи и луга, сложенные разнообразными видами многолетних травянистых растений. Огромную роль в формировании флористического разнообразия играет опушенный эффект.

Кроме участков с естественной растительностью, на территории бора имеется большое количество нарушенных участков: гари, лесосеки, территории с консервированными нефтяными скважинами, лесокультурные насаждения. Такие трансформированные местообитания практически не восстанавливаются до первоначального состояния. Здесь произрастает большое количество рудеральных видов растений. Однако увеличение видового разнообразия за счет этих видов не является показателем стабильности экосистем. Нерегулируемые рубки, проводимые на территории бора, приводят к замене коренной лесной растительности травянистыми сообществами. В результате изменения экологических условий расте-

ния, развивающиеся под пологом леса, вынуждены уступить свою территорию более приспособленным видам. Таким образом, под влиянием антропогенного фактора сокращается численность популяций и без того немногочисленных в степной зоне типичных лесных растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Верными видами, встречающимися в выборках всех исследованных сообществ, являются, наряду с сосной, степные и сорные виды: *Berteroa incana*, *Cannabis ruderalis*, *Gypsophila paniculata*, *Dracocephalum thymiflorum*, *Pinus sylvestris*, *Poa angustifolia* L., *Stipa pennata*.

К характерным видам, встречающимся в большинстве исследуемых сообществ, относятся: *Artemisia arenaria* DC., *A. austriaca* Jacq., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *Nonea rossica* Stev., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Festuca valesiaca* Gaudin.

Отдельное внимание стоит уделить редким видам растений, отмеченным нами на исследуемых территориях. Так, *Stipa pennata*, встреченный во всех рассмотренных лесных сообществах, занесен в Красные книги РСФСР (1988) и Оренбургской области (1998). В Пронькинском бору выявлены такие редкие и нуждающихся в охране на территории Оренбургской области растения, как *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Euonymus verrucosa* Scop., в Никифоровском сосновом бору – *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Cypripedium calceolus* L., *Platanthera bifolia*. В Бузулукском бору обнаружено наибольшее количество редких видов растений, занесенных в Красные книги РФ (1988) и Оренбургской области (1998): *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Drosera rotundifolia* L., *Lilium martagon* L., *Cypripedium calceolus*, *Cephalanthera rubra*, *Orchis militaris* L., *Adonis vernalis* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr, *Lathyrus litvinovii* Iljin. Многие обычные для бора виды растений нуждаются в особом контроле за их состоянием в природной среде Оренбургской области (Красная книга Оренбургской области, 1998). К ним относятся: *Ranunculus lingua* L., *Anemone sylvestris* L., *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Euonymus verrucosa*, *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz., *Geranium robertianum* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Antennaria dioica* (L.) Gaerth.

Следует отметить, что сосновые боры, которые закладывались на участках, где имелись естественные лесные сообщества, характеризуются более высоким флористическим разнообразием и более приспособлены к изменениям окружающей среды. Однако в любом случае все исследованные леса выполняют свою важнейшую лесомелиоративную функцию и должны находиться под особым контролем с целью уменьшения влияния таких негативных факторов, как пожары и несанкционированные рубки. Также необходима разработка комплекса мероприятий, которые позволят поддерживать оптимальные условия для устойчивого развития природных комплексов степных боров и их рационального использования.

Работа выполнена при финансовой поддержке УрО РАН (проект № 09-Т-5-1026).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Высоцкий Г. Н.* Бузулукский бор и его окрестности // Лесн. журн. 1909. Вып. 10. С. 1133 – 1178.
- Гидрогеология СССР. Т. XLIII. Оренбургская область / под ред. Е. И. Токмачев. М. : Недра, 1972. 272 с.
- Дмитриев П. П., Попова Е. К., Иванов В. М., Мартынова Л. Ф., Науменко И. Д., Сальников А. Ф., Сапожников Н. М., Мартынов Н. М., Рябов В. М.* Леса Оренбуржья. Оренбург : Оренбург. кн. изд-во, 2000. 244 с.
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта м 1 : 8 000 000 / отв. ред. Г. Н. Огуреева. М. : Экор, 1999. 2 л.
- Красная книга Оренбургской области. Оренбург : Оренбург. кн. изд-во, 1998. 176 с.
- Красная книга РСФСР. Растения. М. : Росагропромиздат, 1988. 456 с.
- Мусихин Г. Д.* Почвообразующие породы Оренбургской области // Проблемы степного природопользования (Экология, плодородие и рациональное использование почв) : сб. науч. тр., посвящ. 150-летию со дня рождения В. В. Докучаева. Оренбург : Изд-во «ДиМур», 1996. С. 70 – 78.
- Сукачев В. Н.* Типы леса Бузулукского бора // Тр. Бузулукской экспедиции. Л. : Изд-во Ленингр. лесопромышл. науч.-исслед. ин-та, 1931. 284 с.
- Чибилёв А. А.* Зеленеть пескам // Природа и мы. Челябинск : Юж.-Урал. кн. изд-во, 1979. С. 64 – 77.
- Чибилёв А. А.* Природа Оренбургской области. Ч. I. Физико-географический и историко-географический очерк / Оренбур. фил. Рус. геогр. о-ва. Оренбург, 1995. 128 с.
- Чибилёв А. А.* Энциклопедия «Оренбуржье» : в 2 т. Т. I. Природа. Калуга : Золотая аллея, 2000. 160 с.

УДК 598.2(571.13-25)

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ г. ОМСКА

А. А. Одинцева

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: Toska8@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.10.10 г.

Пространственно-временное распределение птиц г. Омска. – Одинцева А. А. – Составлена и приведена классификация птиц по сходству их биотопического предпочтения и пребывания в течение года на территории г. Омска на основе круглогодичных учетов за период с 2006 по 2009 г. Проанализированы основные особенности пространственно-временного распределения птиц и выявлены определяющие его факторы среды. Территориально-сезонное размещение птиц в г. Омске в наибольшей степени определяется озеленённостью, застройкой и обводнёностью местообитаний – на уровне типов представленной классификации. В значительно меньшей степени это размещение связано с сезонными явлениями в годовом жизненном цикле птиц – проявляется на уровне подтипов классификационной схемы.

Ключевые слова: природно-антропогенный режим, пространственно-временное распределение птиц, тип и подтип преференции.

Spatial and temporal bird distribution in the Omsk city. – Odintseva A. A. – A classification of birds was compiled and displayed according to the similarity of their biotope preference and residence during a year in the territory of the Omsk city. It is based on our 2006 – 2009 year-round counts. Main features of the spatial and temporal distribution of birds were analyzed and its environmental factors were identified. The territorial and subannual distribution of birds in Omsk largely depends on the planting, watering and building degrees of the habitats, and much less on seasonal phenomena of the bird annual life cycle. More significant (spatial) differences were displayed at the level of types in the classification, and less significant (seasonal) ones were at the level of subtypes.

Key words: natural and anthropogenic regime, spatial and temporal spread of bird, type and subtype preferences.

ВВЕДЕНИЕ

Большинству видов птиц свойственна специфичность в выборе местообитаний и сезонная изменчивость их предпочтения, что определяет весьма сложную картину пространственно-временного распределения птиц. Необходимость изучения закономерностей пространственно-временного размещения птиц и определяющих его факторов неизбежно приводит к задаче классификации видов по сходству их пребывания и распределения. Классификационные схемы, используемые для упорядочивания полученных представлений, позволяют компактно отразить основные особенности пространственно-временного размещения птиц и формирующие его факторы. Концептуально такой подход не нов: еще в 1855 г. Н. А. Северцовым (1950) составлены иерархические региональные классификации позвоночных по сходству их сезонного пребывания и пространственного предпочтения. При построении подобных классификационных схем может возникнуть ряд труднос-

тей при достаточно большом материале, связанных с многообразием видов, условий их обитания, случайностью встреч редких видов. Отличие предлагаемого варианта заключается в применении одного из методов кластерного анализа – факторной классификации при построении иерархических классификационных схем. Использование математического аппарата обусловлено тем, что формализованная обработка материала снимает сложности в построении подобных схем, связанные с постепенностью смены в распределении от одной группы видов птиц к другой (Равкин Ю. и др., 1994). В последнее время составлено и опубликовано значительное количество иерархических классификаций видов птиц по сходству распределения (Вартапетов, 1984, 1998; Равкин Ю., 1984; Гуреев, 1985; Малков, Равкин Ю., 1985; Равкин Ю. и др., 1994; Цыбулин, 1999; Граждан и др., 2002; Равкин Е. и др., 2002; Юдкин, 2002; Ливанов и др., 2006; Соловьев, 2005). Эти классификации охватили значительный спектр местообитаний и регионов и позволили авторам провести широкие географические сопоставления. Классификаций, учитывающих, кроме территориального распределения птиц, характер их пребывания на протяжении годового жизненного цикла и выполненных с использованием формализованных методов обработки, гораздо меньше (Цыбулин, 1985; Козлов А., 1988; Козлов Н., 1988; Ливанов, 1995, 2003; Климова, 2004; Бочкарёва, 2005; Малкова, 2008), и они значительно уже по диапазону проводимых сравнений. Поэтому основная цель нашей работы заключается в установлении основных особенностей пространственно-временного распределения птиц в г. Омске и сопоставлении их с таковыми в других городах юга Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Город Омск расположен в долине р. Иртыш при впадении в него р. Омь, преодолевающей здесь Прииртышское поднятие, на границе лесостепной и степной природных зон (Кожухарь и др., 2001). Климат г. Омска типично континентальный с суровой продолжительной и относительно малоснежной зимой, коротким теплым летом, короткой сухой весной с поздними возвратами холодов, обычно малооблачной непродолжительной осенью с ранними заморозками и частыми возвратами тепла. Температурный режим отличается значительными колебаниями. Средняя температура воздуха в январе -19.2°C , в июле $+18.3^{\circ}\text{C}$. Колебания абсолютных температур возможны в январе от $+4$ до -49°C , а в июле от -1 до $+41^{\circ}\text{C}$. Оттепели зимой редки. Безморозный период продолжается в среднем 115 дней. Омск как большой индустриальный город оказывает существенное влияние на климат. Уменьшается прозрачность и чистота воздуха, повышается его температура в сравнении с пригородом, особенно в зимнее время. Смягчающее воздействие на микроклимат прибрежных районов города в теплое время года оказывает р. Иртыш (Швер, 1980).

В основу данной работы положены фаунистические исследования птиц и материалы их количественных учетов, проводившихся непрерывно в течение трех лет, с сентября 2006 по август 2009 г. При этом в пяти основных местообитаниях учеты выполнялись 3 года (массивы старой и новой многоэтажной застройки, старые одноэтажные застройки, старый городской и новый пойменный парки. Однолетние учеты проводились в четырёх местообитаниях (застроенные сады, кладби-

ща, суходольные луга территории аэропорта и строительные площадки с пустырями и лесными колками). Также исследованы 2 типа водоёмов только в теплое время года (р. Иртыш и пойменные водоёмы). Маршрутные учеты проводились без ограничения ширины трансекта, с последующим раздельным пересчетом полученных данных на площадь, по средним групповым дальностям обнаружения интервальным методом (Равкин Ю., 1967; Равкин Ю. и др., 1999; Равкин Ю., Ливанов, 2008). Общая протяженность маршрутных учетов в 11 местообитаниях составила 2420 км. Всего в анализе использованы 484 двухнедельных варианта населения птиц.

В качестве меры сходства в пространственно-временном распределении видов использован нецентрированный коэффициент линейной корреляции показателей их обилия (Равкин Ю., 1984; Равкин Ю., Ливанов, 2008). Разделение видов на группы по пребыванию и распределению проведено методом факторной классификации по максимальному сходству. При этом количество групп определяется автоматически и зависит от неоднородности анализируемой матрицы коэффициентов корреляции (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин Ю., 1980). Во внимание принимались лишь те кластеры (группы видов), которые хорошо объяснялись с позиции их характера пребывания и пространственного распределения. Результат первого разделения всех зарегистрированных видов представляют типы их распределения. Выделенные типы последовательно разбивались на подтипы. Отдельные группы видов объединялись в более крупные подразделения, если пространственно-временное распределение видов, входящих в состав этих групп, значительно перекрывалось. В полученную иерархическую классификацию вносились коррективы, так как она не представляет собой окончательную классификационную схему, а служит лишь основанием для предметной экспертной классификации. Названия выделенным группировкам даны с учетом сезонных явлений в жизни птиц и условий среды обитания, одинаково проявляющихся на всей территории и в течение данного периода времени или сезонного аспекта птичьего населения. Факторы среды, определяющие неоднородность распределения видов, оценивались экспертно, рангово в той степени, в которой они проявлялись в классификации. Видовые названия птиц указаны по Л. С. Степаняну (2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственно-временное распределение птиц по местообитаниям в течение года в пределах исследованной части г. Омска представлено следующей двухступенчатой классификационной схемой, включающей 8 типов и 14 подтипов преференции 80 видов птиц.

Классификация видов птиц по сходству их распределения и пребывания в г. Омске

1-й тип преференции

Птицы, предпочитающие пойменные парки:

во время:
(подтипы)

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ г. ОМСКА

- 1.1. весенних кочёвок (обыкновенная зеленушка);
- 1.2. гнездования (камышевка-барсучок, обыкновенный ремез, погоньш, перевозчик, вяхирь, дубровник, обыкновенный жулан, обыкновенный сверчок, серая мухоловка, большая поганка);
- 1.3. послегнездовых кочёвок (пеночка-весничка, пеночка-теньковка, серая ворона, зяблик);
- 1.4. осенних кочёвок и миграций (вальдшнеп, перепелятник, обыкновенный дубонос);
- 1.5. предзимних кочёвок (желтоголовый королёк).

2-й тип предпочтения

Птицы, предпочитающие кладбища:

во время:

(подтипы)

- 2.1. гнездования и послегнездовых кочёвок (ворон, грач, обыкновенная кукушка, зеленая пеночка, седой дятел, обыкновенная иволга);
- 2.2. осенних кочёвок и миграций (белоспинный дятел, черный коршун, обыкновенная пустельга, белобровик);
- 2.3. предзимних кочёвок и в зимний период (пёстрый дятел, малый дятел, белая лазоревка, московка, длиннохвостая синица, обыкновенный поползень, буроголовая гаичка, рябинник, обыкновенный снегирь, обыкновенная чечётка).

3-й тип предпочтения

Птицы, предпочитающие застроенные сады:

во время:

(подтипы)

- 3.1. гнездования и послегнездовых кочёвок (коноплянка, садовая камышевка, деревенская ласточка, садовая славка, обыкновенная чечевица, серая славка, обыкновенная овсянка, белая трясогузка, варакушка, обыкновенная горихвостка, обыкновенный скворец);
- 3.2. осенних кочёвок и миграций (большая синица, полевой воробей, сорока).

4-й тип предпочтения

Птицы, предпочитающие массивы многоэтажной жилой застройки:

(подтипы)

- 4.1. в течение круглого года (домовый воробей, сизый голубь);
- 4.2. во время гнездования и послегнездовых кочёвок (чёрный стриж).

5-й тип предпочтения

Птицы, предпочитающие участки жилой застройки, парков и садов с посадками рябины, сибирской яблони в период зимне-предвесенних кочёвок (свиристель).

6-й тип предпочтения

Птицы, предпочитающие суходольные луга в период гнездования и послегнездовых кочёвок (галка, желтая трясогузка, черноголовый чекан, полевой жаворонок, ушастая сова).

7-й тип предпочтения

Птицы, предпочитающие пойменные водоёмы:

во время:

(подтипы)

7.1. гнездования и послегнездовых кочёвок (большая выпь, болотный лунь, свиязь, чирок-свистун, чирок-трескунок, шилохвость, красноголовый нырок, хохлатая черныш, широконоса, хохотунья);

7.2. осенних кочёвок и миграций (обыкновенный канюк, серая цапля, серая утка, кряква, лысуха, озерная чайка).

8-й тип предпочтения

Птицы, предпочитающие р. Иртыш в период послегнездовых кочёвок (речная крачка, сизая чайка).

Приведенная классификация отражает иерархию значимости факторов среды, определяющих неоднородность распределения и пребывания птиц. Результаты классификации показывают, что подавляющее число видов предпочитают более отдаленные от центра местообитания рекреационной зоны с меньшей степенью застроенности и более озеленённые. Так, соответственно, кладбища, пойменные парки, водоёмы и сады предпочитают 20, 19, 16 и 14 видов (табл. 1). В этой таблице типы предпочтения ранжированы по количеству предпочитающих их видов птиц (от наибольшего к наименьшему) с сохранением номеров типов, присвоенных им в приведенной выше классификации. Лишь небольшое количество видов предпочитают суходольные луга, многоэтажные застройки и р. Иртыш – 5, 3 и 2 соответственно. Свиристель выделен в отдельный тип предпочтения – птицы, предпочитающие участки жилой застройки, парков и садов с посадками рябины и сибирской яблони в период зимне-предвесенних кочёвок.

Таблица 1

Предпочитаемость местообитаний г. Омска на уровне типов предпочтения по числу составляющих их видов птиц

№ типа	Тип предпочтения	Число видов/доля от общего числа видов, %
2	Птицы, предпочитающие кладбища	20/25
1	Птицы, предпочитающие пойменные парки	19/24
7	Птицы, предпочитающие пойменные водоёмы	16/20
3	Птицы, предпочитающие застроенные сады	14/18
6	Птицы, предпочитающие суходольные луга в период гнездования и послегнездовых кочёвок	5/6
4	Птицы, предпочитающие массивы многоэтажной жилой застройки	3/4
8	Птицы, предпочитающие р. Иртыш в период послегнездовых кочёвок	2/2
5	Птицы, предпочитающие участки жилой застройки, парков и садов с посадками рябины, сибирской яблони в период зимне-предвесенних кочёвок	1/1
Всего		80/100

Для большинства обследованных городских местообитаний характерны предпочитающие их виды птиц, преимущественно в теплое время года. Только районы старой одноэтажной застройки, старые парки и строительные площадки не предпочитают птицами, являясь для них субоптимальными, а последние – даже неоптимальными. Для одноэтажной застройки отсутствие предпочитающих её видов определяется худшими гнездовыми и особенно кормовыми условиями по сравнению с районами многоэтажной застройки. В том числе это связано и с отсутствием

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ г. ОМСКА

мусорных баков на участках индивидуальной застройки. Старые парки в связи с сокращением площади древесно-кустарниковой и травяной растительности и отсутствием водоёмов по сравнению с новыми пойменными парками оказались менее привлекательными для птиц. Строительные площадки тоже являются менее привлекательными для основных видов облигатных синантропов по сравнению с застроенными участками из-за их худших кормовых и гнездопригодных условий, а для большинства лесных видов и представителей кустарниково-опушечного комплекса – в связи с отсутствием мест для гнездования и низкой степенью озеленённости и, как следствие этого, плохими защитными условиями.

По длительности пребывания птиц выделяются районы многоэтажной застройки и кладбища, постоянно имеющие наибольшее количество антропогенных кормов (табл. 2). В этой таблице типы предпочтения ранжированы по продолжительности пребывания птиц в течение их годового жизненного цикла – от наиболее к наименее продолжительно предпочитаемым местообитаниям с сохранением номеров типов, указанных в классификационной схеме и табл. 1.

Таблица 2

Сезонная предпочитаемость местообитаний г. Омска на уровне подтипов предпочтения по числу составляющих их видов птиц (цифрами указано количество видов)

№ типа	Тип предпочтения	Подтип предпочтения, число видов				
4	Птицы, предпочитающие массивы многоэтажной жилой застройки во время:	В течение большей части годового цикла				
		в течение года		гнездования и послегнездовых кочёвок		
		2		1		
2	Птицы, предпочитающие кладбища во время:	гнездования и послегнездовых кочёвок		осенних кочёвок и миграций	предзимних кочёвок и в зимний период	
		6		4	10	
1	Птицы, предпочитающие пойменные парки во время:	В основном в теплое время года				
		весенних кочёвок	гнездования	послегнездовых кочёвок	осенних кочёвок и миграций	предзимних кочёвок
		1	10	4	3	1
7	Птицы, предпочитающие пойменные водоёмы во время:	гнездования и послегнездовых кочёвок			осенних кочёвок и миграций	
		10			6	
3	Птицы, предпочитающие застроенные сады во время:	гнездования и послегнездовых кочёвок			осенних кочёвок и миграций	
		11			3	
6	Птицы, предпочитающие суходольные дуга	В летнее время года				
		во время гнездования и послегнездовых кочёвок				
		5				
8	Птицы, предпочитающие р. Иртыш	во время послегнездовых кочёвок				
		2				

Многоэтажная застройка обеспечивает наилучшие гнездовые и кормовые условия в течение всего года для облигатных синантропов – домового воробья и си-

зого голубя. Кладбища весьма привлекательны для значительного числа видов, преимущественно лесных, на протяжении большей части годового цикла с начала гнездования по период предзимних кочёвок и зимой. Это определяется их лучшими гнездовыми и защитными условиями по сравнению с другими рекреационными местообитаниями. Остальные местообитания предпочитают птицами в основном в теплое время года. Пойменные парки и водоемы, а также застроенные сады предпочитают значительным числом кустарниково-опушечных, лесных и водоплавающих птиц на протяжении относительно длительного периода гнездования, послегнездовых кочёвок и осенних миграций. Предпочтение видами птиц суходольных лугов (во время гнездования и послегнездовых кочёвок) и р. Иртыш (на послегнездовых кочёвках) более эфемерно и приурочено только к летнему периоду.

Таким образом, для формирования территориальной неоднородности распределения видов птиц наиболее значимы различия застроенных, рекреационных и, отчасти, рудеральных местообитаний, а также наличие водоёмов. Наиболее заметна дифференциация в распределении птиц рекреационной зоны. Она выражается в большей привлекательности кладбищ для лесных видов птиц, а пойменных парков и застроенных садов – для представителей лесо-кустарниково-опушечного комплекса.

По сезонной предпочтительности видами птиц в г. Омске наиболее четко выделяется холодное (зимнее) и теплое (весенне-летне-осеннее) время года, что связано с резким ухудшением кормовых и защитных качеств большинства местообитаний зимой. В теплое время года более продолжительно предпочитают местообитания более продуктивные и кормные, с более сложной ярусной структурой растительности (с весны до осени). Менее продуктивные биотопы с меньшим количеством кормов, особенно антропогенных (суходольные луга и р. Иртыш), предпочитают птицами лишь в летний период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенная классификация видов птиц г. Омска по сходству их пребывания и распределения объясняет 39% дисперсии коэффициентов корреляции. Эта классификация отражает преимущественное воздействие озеленённости, застроенности и обводнённости городских местообитаний на общий характер сезонно-территориального размещения птиц. Указанные факторы, воздействуя на формирование типов рассматриваемой классификации, в свою очередь, определяют гнездопригодные, кормовые и защитные условия рассматриваемой территории. Преобладающее воздействие этих факторов определяет большую значимость пространственной неоднородности городского ландшафта, чем сезонной ритмики природы в целом для территориально-сезонного размещения птиц. В г. Омске для размещения большинства видов наибольшее значение имеют режимы озеленённых, застроенных, открытых и водно-околоводнённых местообитаний. Подавляющая часть птиц предпочитает незастроенные и более озеленённые местообитания, тогда как доля видов, распространенных преимущественно на застроенной территории, гораздо меньше.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ г. ОМСКА

Сезонные изменения природно-антропогенных условий становятся значимыми лишь на уровне подтипов рассматриваемой схемы. При этом прослеживается определенная связь с основными фазами годового жизненного цикла птиц. Так, в теплое время года пространственно-временное распределение видов наиболее четко связано с периодами гнездования и послегнездовых кочёвок, а также осенних кочёвок и миграций, а в холодное – с периодами предзимних кочёвок и зимовки птиц.

Составленная классификация видов сходна с аналогичными классификациями по птицам городов юга Западной Сибири: Новосибирск, Кемерово, Горно-Алтайск (Козлов, 1988; Климова, 2004; Малкова, 2008). Однако отмечены некоторые региональные особенности в пространственно-временном распределении птиц г. Омска. Большинство видов птиц, преимущественно лесных, не предпочитают территорию г. Омска в период прилёта и весенних кочёвок. По-видимому, в этот период лесные птицы пересекают городские ландшафты транзитом, либо избегают их, останавливаясь лишь в более крупных не городских лесных массивах. Возможно, сказывается и отсутствие таких массивов в прилежащих к городу ландшафтах. В сравнении с другими городами Западной Сибири, в г. Омске не наблюдается предпочтение птицами определенного типа многоэтажной застройки (старой или новой). Массивы одноэтажной жилой застройки и старые парки не предпочитают птицами, являясь для них субоптимальными, что не наблюдается в других городах. Так, например, в Горно-Алтайске, Новосибирске и Кемерово одноэтажной застройки предпочитают значительным числом видов птиц (Климова, 2004; Малкова, 2008). Это связано с тем, что исследованные районы одноэтажной застройки г. Омска расположены в центральной части города, а массивы одноэтажной жилой застройки Новосибирска, Кемерово и Горно-Алтайска занимают городские окраины и часто посещаются птицами, залетающими сюда из естественных местообитаний.

Если для большинства исследованных городов относительно небольшой набор факторов среды, определяющих неоднородность распределения птиц, и иерархия их значимости сходны, то в природных ландшафтах распределение видов птиц обусловлено более широким спектром факторов. Существенное значение оказывают такие факторы, как зональность, облесённость, увлажнённость, состав лесообразующих пород, распашка, разрушенность почвы и рельефа и т.д. (Вартапетов, 1998; Юдкин, 2002; Ливанов, 2003). Вместе с тем выявленное в г. Омске доминирование факторов, обусловленных пространственной неоднородностью биотопов в большей степени, чем сезонной природной ритмикой, характерно и для природных ландшафтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочкарёва Е. Н.* Пространственно-временная организация населения птиц Центрально-го Алтая : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 24 с.
- Вартапетов Л. Г.* Птицы таежных междуречий Западной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 240 с.
- Вартапетов Л. Г.* Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.

Граждан К. В., Миловидов С. П., Вартапетов Л. Г., Соловьев С. А., Цыбулин С. М., Торопов К. В., Плотников В. Н. Видовое богатство и особенности распределения птиц городов Западно-Сибирской равнины в первой половине лета // Сиб. экол. журн. 2002. №3. С. 345 – 349.

Гуреев С. П. Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 88 – 115.

Климова Н. В. Особенности распределения и пребывания птиц города Кемерово // Сиб. экол. журн. 2004. № 4. С. 549 – 554.

Кожухарь А. А., Зинченко А. Г., Куракин А. Ф., Зинченко Г. И., Смирнова В. И., Мезенцева О. В., Воробьева З. В., Попова Г. П. География Омской области. Омск : Кн. изд-во, 2001. 192 с.

Козлов А. Н. Птицы тугаев долин Мургаба и Теджена и перспективы их охраны : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 23 с.

Козлов Н. А. Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 157 с.

Ливанов С. Г. Пространственно-временная организация населения птиц природных и антропогенных ландшафтов Среднего Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1995. 22 с.

Ливанов С. Г. Классификация птиц Среднего Урала по сходству распределения // Сиб. экол. журн. 2003. №3. С. 349 – 356.

Ливанов С. Г., Коровин В. А., Кочанов С. К. Летнее распределение птиц на Урале // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири : материалы Сиб. орнитол. конф., посвящ. памяти и 70-летию Э. А. Ирисова. Барнаул : Азбука, 2005. С. 214 – 218.

Малкова А. Н. Пространственно-временная организация населения птиц городов равнин и гор юга западной Сибири (на примере Новосибирска и Горно-Алтайска) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 22 с.

Малков Н. П., Равкин Ю. С. Центральный Алтай // Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 115 – 131.

Равкин Е. С., Бышнев И. И., Кочанов С. К., Равкин Ю. С., Ануфриев В. М., Гузий А. И., Преображенская Е. С., Сарычев В. С., Ивлиев В. Г. Летнее распределение птиц Восточно-Европейской равнины // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Казань : Новое знание, 2002. С. 165 – 172.

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. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1984. 264 с.

Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г., Колосова Е. Н., Жуков В. С., Миловидов С. П., Торопов К. В., Цыбулин С. М., Юдкин В. А., Фомин Б. Н., Адам А. М., Покровская И. В., Аналин А. А., Пантелеев П. А., Блинов В. Н., Соловьев А. С., Вахрушев А. А., Равкин Е. С., Блинова Т. К., Шор Е. Л., Полушкин Д. М., Козленко А. Б., Ануфриев В. М., Тертицкий Г. М. Видовое разнообразие птиц Западно-Сибирской равнины и общие особенности их летнего распределения // Сиб. экол. журн. 1994. Т. 1, № 6. С. 521 – 536.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г., Покровская И. В. Мониторинг разнообразия позвоночных на особо охраняемых природных территориях (информационно-методические материалы) // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. М. : Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 103 – 142.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография : принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ г. ОМСКА

Северцов Н. А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. 360 с.

Соловьев С. А. Птицы Омска и его окрестностей. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 296 с.

Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 808 с.

Трофимов В. А. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1976. Ч. 2. С. 24 – 36.

Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 113 – 115.

Цыбулин С. М. Птицы диффузного города (на примере новосибирского Академгородка). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 166 с.

Цыбулин С. М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 519 с.

Швер Ц. А. Климат Омска. Л. : Гидрометеиздат. 1980. 246 с.

Юдкин В. А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 488 с.

УДК [599.323.45:591.5](470.322)

**К ЭКОЛОГИИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALL.)
В ЛЕСОСТЕПНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ. I. ЧИСЛЕННОСТЬ**

**Н. М. Окулова¹, И. А. Дуванова², Е. В. Калинкина³, Т. А. Миронова¹,
В. Ю. Недосекин⁴, В. Ф. Дроздова⁵**

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: natmichok@mail.ru*

² *Воронежский государственный университет
Россия, 394693, Воронеж, Университетская пл., 1
E-mail: irdu@mail.ru*

³ *ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии Тамбовской области»
Россия, 392000, Тамбов, Рахманинова, 5а
E-mail: el-kalinkina@yandex.ru*

⁴ *Заповедник «Галичья гора» Воронежского государственного университета
Россия, 399240, Липецкая обл., Задонский р-н, п/о Донское*

⁵ *ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии Липецкой области»
Россия, 398001, Липецк, Октябрьская, 80-А*

Поступила в редакцию 30.05.10 г.

К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. I. Численность. – Окулова Н. М., Дуванова И. А., Калинкина Е. В., Миронова Т. А., Недосекин В. Ю., Дроздова В. Ф. – Подтверждён многолетний положительный тренд численности полевой мыши в Липецкой области, показана его положительная зависимость от количества осадков в марте (за год учёта и предыдущий год) и отрицательная – от осадков в августе. Определена область предпочитаемых видом условий температуры и осадков, в которой высока вероятность возникновения высокой численности.

Ключевые слова: полевая мышь, многолетняя динамика численности, тренды, факторы, прогноз.

On the ecology of field mouse (*Apodemus agrarius* Pall.) in the forest-steppe Chernozemye. I. Abundance. – Okulova N. M., Duvanova I. A., Kalinkina E. V., Mironova T. A., Nedosekin V. Yu., and Drozdova V. F. – The long-term positive trend of the abundance of field mouse in the Lipetsk region has been confirmed. Its positive and negative dependences on the March and August precipitation levels, respectively, are shown for the year of survey and the previous one. The range of preferred temperature and precipitation conditions is estimated, where a high abundance of the species is probable.

Key words: field mouse, many-year dynamics, trends, factors, prognosis.

ВВЕДЕНИЕ

Полевая мышь – широко распространённый грызун, наносящий в ряде регионов серьёзный ущерб сельскому хозяйству. Кроме того, в последние годы была установлена её ведущая роль в циркуляции возбудителя хантавирусной инфекции

человека – геморрагической лихорадки с почечным синдромом (Дзагурова и др., 2007). В лесостепях Центрального Черноземья на юге Европейской части России полевая мышь оказалась носителем опасного для человека вида хантавируса Добрава, вызывающего эпидемические вспышки и тяжёлое клиническое течение болезни у человека. Так, вспышки этого заболевания были впервые зарегистрированы в первом десятилетии XXI в. в Воронежской, Липецкой, Тамбовской областях (Дзагурова и др., 2007; Дроздова и др., 2007; Klempa et al., 2008); в этих же областях были выявлены активные природные очаги этого хантавируса с основным носителем – полевой мышью (Балакирев и др., 2007; Калинкина и др., 2008, 2009). С другой стороны, полевая мышь в Чернозёмном крае активно заселяет почти все биотопы, в том числе недавно возникшие на месте брошенных полей залежи, что делает её важным объектом биоценологических исследований при образовании и исчезновении тех или иных ландшафтных выделов, биотопов и животных сообществ.

Все эти особенности вида побудили нас обобщить имеющиеся данные с целью создать целостный очерк экологии полевой мыши в Центральном Черноземье. Первое сообщение посвящено динамике численности вида в районе работ. Несмотря на недавно проведённое исследование (Дуванова и др., 2009), в этой части экологии вида осталось много неосвещённых сторон, существенных для науки и практики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В статье использованы материалы по многолетней динамике численности полевой мыши в Липецкой (заповедник «Галичья гора», зоолог В. Ю. Недосекин, данные ЦГЭ Липецкой обл., эпидемиолог В. Ф. Дроздова, экспедиция ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, рук. Н. М. Окулова) и на севере Воронежской области по границе с Липецкой областью (материалы совместной экспедиции Воронежского гос. заповедника, зоолог С. Ф. Сапельников и ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, рук. Н. М. Окулова) (табл. 1). В остальных областях исследования вели в течение четырёх лет экспедицией ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН (рук. Н. М. Окулова) совместно с Воронежским гос. заповедником (зоолог С. Ф. Сапельников), Центрально-Чернозёмным заповедником (зоологи А. А. Власов, О. П. Власова), по Тамбовской области – зоологом ЦГЭ Калинкиной Е. В. при участии экспедиции ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН (табл. 2).

Таблица 1

Численность полевой мыши в конце лета – осенью в разные годы
в трёх областях Центрального Черноземья

Год	л-с	Зверьков на 100 л-с		Доля полевых мышей от всех, %
		Всех видов	Полевых мышей	
1	2	3	4	5
Воронежская обл.				
2003	2317	14.24	1.12	7.8
2004	1375	24.51	3.64	15.29
2005	1450	8.28	0.76	9.17
2007	1548	10.53	1.94	18.40
За все годы	6690	14.20	1.75	8.24

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Курская обл.				
2004	250	34.4	11.6	33.7
2005	2065	5.96	1.16	19.56
2006	4286	17.05	3.86	20.39
2007	1680	11.67	0.54	4.59
За все годы	8281	13.72	2.10	15.31
Тамбовская обл.				
2006	1837	29.28	11.04	36.95
2007	4127	8.75	4.31	49.26
2008	2850	10.6	2.32	21.85
2009	4418	12.95	1.45	11.19
За все годы	13232	12.06	3.82	31.64
По трём областям все годы	30306	12.15	2.80	22.47

Учёты проводили во второй половине года, для расчётов использовали усреднённые данные за конец лета – осень (август – ноябрь) каждого года с 1987 по 2009 г., в целом по территории Липецкой и севера Воронежской областей. Учёты проводили стандартным методом, расставляя в различных биотопах ловушки Геро линиями в 50 – 200 штук на 1 – 5 дней. Также использовали живоловки с трапом системы Щипанова, показывающие для грызунов практически те же результаты. Показатели численности приводятся в числе зверьков, пойманных на 100 ловушко-суток (л-с). Ежегодно выставляли от 200 до 3018 ловушко-суток учёта (л-с), всего за период работ накоплено 57289 л-с, поймано 6274 зверька, из них 1367 полевых мышей. Результаты учётов и сопоставление численности всех зверьков и отдельных видов по областям Черноземья частично опубликованы (Окулова и др., 2007).

Таблица 2

Численность полевой мыши в конце лета – осенью в разные годы в Липецкой области

Год	л-с	Зверьков на 100 л-с		Доля полевых мышей от всех, %
		Всех видов	Полевых мышей	
1	2	3	4	5
1987	1744	6.19	0.57	9.21
1988	1875	3.15	0.21	6.67
1989	3397	6.92	1.5	21.68
1990	350	3.14	0.86	27.39
1991	2342	6.62	2.31	34.89
1992	600	3.33	0.83	24.92
1993	3495	5.58	2.69	48.21
1994	2000	4.2	1.3	30.95
1995	2300	4.78	0.91	19.04
1996	200	3.0	2.5	83.33
1997	900	6.78	3.22	47.49
2001	600	17.33	9.17	52.91
2002	600	12.17	0.67	5.51
2003	600	12.33	0.83	6.73
2004	700	19.83	2.29	11.55
2005	925	3.14	0.65	20.70
2006	3616	15.70	1.74	11.08

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
2007	300	27.7	2	7.22
2008*	898	22.7	4.45	19.60
2009*	940	28.0	6.91	24.68
За все годы по области	26983	8.44	1.74	20.59
За все годы по региону	57289	10.40	2.39	22.98

* Граница Воронежской и Липецкой областей.

Описание местности было представлено ранее (Окулова и др., 2007; Дуванова и др., 2009). Результаты учётов сопоставляли с метеорологическими данными за те же или предшествующие периоды. Использовали среднемесячные, среднесезонные и среднегодовые показатели температуры воздуха в °С и осадков в мм по измерениям ГУ «Липецкий областной центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды».

Для рассмотрения экологических предпочтений вида был использован метод климатических полей (Окулова, 2001) – вариант метода ординации с размещением данных учёта численности за каждый год в соответствующей точке системы координат, где ось абсцисс – средняя (за год или месяц) температура воздуха, а ось ординат – сумма осадков за тот же период. Численность полевых мышей в данных условиях была разделена на три градации – мало (до 1.49 на 100 л-с), средние (от 1.5 до 2.99) и много (3 и более).

Статистическую обработку вели стандартными методами на ЭВМ с помощью пакета статистических программ Statistica-6. Поскольку в ряде случаев ряды распределений как погодных данных, так и результатов учётов отклоняются от нормального распределения, для оценки характера связей мы использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена, реже, в случае нормального распределения – регрессионный анализ. Обозначения величин: M – средняя арифметическая, m – ошибка среднего, r_{sp} – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, R – коэффициент детерминации (доля объяснённой дисперсии), F – критерий Фишера, t – критерий Стьюдента, p – достоверность расчёта.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика численности. По материалам за 2003 – 2006 гг. (Окулова и др., 2007) отмечалось, что численность полевой мыши в лесостепном Черноземье невысока, составляет в среднем около 3 на 100 л-с в конце лета – осенью, хотя в некоторые годы достигает к осени значительных величин. Так, например, в 2004 г в Курской области численность возрастала до 11 экз./100 л-с, а на границе Липецкой и Воронежской областей в 2009 г составляла 14.8 экз./100 л-с. При этом доля зверька в населении мелких млекопитающих составляет 22.79%, т.е. около 1/5. Сходный уровень численности отмечает Мясников для Тульской области (1977): в 60-х годах XX в. численность полевой мыши резко снизилась от лет пика и оставалась низкой (около 1 – 2 на 100 л-с в среднем за год) до 1970 г. Повышенную численность вида этот автор отмечает для северо-западной части области. Близкий уровень численности зверька отмечен также на юго-востоке Украины, в

среднем течении Днепра – 2.7 на 100 л-с (Днепровско-Орельский заповедник) (Окулова, Антонец, 2002). В горных и степных участках Краснодарского края, в степях Подонья и Волги численность полевых мышей снижена до 1.5 (; Тихонов и др., 2005; Окулова и др., 2010). Повышена до 9 – 15 экз./100 л-с численность полевых мышей в тростниковых плавнях и пойменных лесах юга России – в Нижнем Поволжье, Северной Осетии (Петров, 1968; Карасёва, 2009). Максимальная численность полевой мыши наблюдается осенью в береговых пойменных биотопах на юге Русской равнины: в дельте Волги – до 34.2 на 100 л-с (Литвинов, Миловацкая, 2003), до 64 – в дунайских плавнях (заповедник «Дунайские плавни, Украина) (Федорченко, 1988), до 70 экз./100 л-с – в пойме Днепра в Черкасской области Украины (Панченко, 1980). В Среднем Прииртышье (Западная Сибирь) полевая мышь немногочисленна, численность её составляет около 3.5 на 100 л-с (Шутеев, Вахрушев, 1980) в предгорных и низкогорных ландшафтах Салаира и Кузнецкого Алатау – единична (Окулова, 1986). На полях Приморского края средняя численность вида составляет 5.6 (Нестеренко, 1988), а в широколиственных лесах – 4-5 на 100 л-с (Окулова и др., 1985).

В отличие от влажных ландшафтов юга Европейской России, где зверёк доминирует, в лесостепных сообществах Центрального Черноземья полевая мышь обычно занимает по обилию 2 – 3-е место. Исключение составляет Тамбовская область, где полевая мышь – наиболее многочисленный вид, часто доминирует в населении мелких млекопитающих (в среднем она здесь составляет 31.64% от всех отловленных зверьков). Многолетняя средняя численность зверька в этой области равна в среднем 3.82 на 100 л-с (см. табл. 1). По-видимому, здесь ход кривой многолетней динамики численности несколько отличается от остальных трёх изученных нами областей и носит самостоятельный характер. В остальных областях Черноземья ход многолетней динамики численности сходен. Так, в 2004 г. везде, где проводили учёты, численность была повышена, к 2005 г. упала, а в 2006 г. вновь возросла. В целом можно считать, что 2003 г. был годом подъёма или депрессии численности полевой мыши, 2004 – год пика, 2005 – депрессии, 2006 – год пика (или подъёма), 2007 г. – депрессия в Курской, спад или депрессия в Воронежской, спад – в Тамбовской областях; 2008 – подъём, а 2009 г. – спад на севере Воронежской и юге Липецкой области, депрессия – в Тамбовской области. Кратность колебаний численности за 20 лет учётов в Липецкой области составила 34.6, в других областях, по 4-х летним данным: Тамбовская обл. – 6.9, Воронежская – 4.8, Курская – 17.8 крат. Доля полевой мыши в населении зверьков максимальна в Тамбовской области (31.64%), довольно велика – в Липецкой (20.59%), меньше – в Курской (15.31) и минимальна – в Воронежской области (13.16%).

Характеристика погодных условий и их трендов. Для большинства регионов Европейской части России глобальное потепление, наблюдающееся с середины XX в. до настоящего времени, характеризуется нарастанием среднегодовых температур и годовой суммы количества осадков (Переведенцев, 2002). Анализ трендов среднегодовой температуры воздуха и годового количества осадков по Липецкой области, проведённый методом ранговой корреляции, не показал наличия трендов, то есть среднегодовые показатели за последние два десятилетия существ-

венно не изменились. Нами был проведён анализ тренда месячной суммы осадков за март, поскольку, как будет показано далее, этот показатель важен для изменений численности полевой мыши. Временной ряд показателей «сумма осадков в марте» имеет нормальный тип статистического распределения ($\chi^2 = 1.797$, $p = 0.180$), поэтому для его анализа использовали более чувствительный метод регрессионного анализа. Удалось выявить достоверный положительный тренд количества осадков в марте за период 1987 – 2009 г. $r = 0.437$; $F = 5.204$; $p = 0.0326$.

Характеристика хода и факторов многолетней динамики численности. Для Липецкой и севера Воронежской областей подтверждён выявленный И. А. Дувановой и соавторами (2009) положительный тренд численности вида. Характеристика тренда показателей численности полевой мыши в конце лета – осенью в Липецкой и на севере Воронежской областей получена путём сопоставления данных по численности с порядковым номером года, начиная с 1987 г., методом ранговой корреляции. Тренд положительный, $r_{sp} = 0.517$ при $n = 20$, $t = 2.56$ и $p = 0.020$. Таким образом, тренд на 26% определяет изменения численности полевой мыши в области. В Тульской области, судя по наблюдениям Ю. А. Мясникова (1977) в 1949 – 1970 гг., тренд численности отрицательный – максимум наблюдался в 1953 – 1958 гг., а затем, вплоть до 1970 г. численность оставалась низкой. Других данных по многолетней динамике численности полевых мышей мы в литературе не обнаружили. Достоверной автокорреляции численности (воздействия предыдущего уровня численности на последующий) не выявлено. Методом спектрального анализа Фурье получена характеристика пяти наиболее существенных гармонических составляющих, слагающих кривую многолетней динамики численности вида за период работ. Установлено, что длительность основных циклов составляет 2.44, 11, 2.75, 4.4 и 3.67, в среднем 4.85 лет.

Связи показателей численности со среднегодовыми погодными показателями оказались недостоверными ни для года учёта, ни для двух предшествующих лет. Среди сезонных показателей только сумма осадков лета отрицательно влияет на численность: чем суше лето, тем выше бывает численность (табл. 3, 4). Этот показатель сходным образом воздействует в год учёта и в предыдущем году (здесь несколько слабее, чем в год учёта). При анализе связей численности с помесечными значениями погодных характеристик в год учёта и в предыдущие два года оказалось, что достоверное воздействие на численность имеют только два фактора – осадки марта и августа в год учёта. При этом для полевых мышей в данных условиях наиболее благоприятны сырой март и сухой август, как и в целом сухое лето в год учёта.

Таблица 3

Регрессионный анализ воздействия количества атмосферных осадков в марте на численность полевой мыши

Год воздействия фактора	r	R	F	p
Предыдущий	0.451	0.203	4.59	0.046
Год учёта	0.618	0.381	11.1	0.0037
Сумма осадков за оба года	0.741	0.549	21.9	0.00019

Мы рассмотрели также воздействие показателей «осадки марта» и «осадки августа» на численность по двухлетиям – за предыдущий год и за год учёта (взята сумма осадков за два года) (см. табл. 3). Оказалось, что влияние количества осадков за два года подряд в августе недостоверно, тогда как для марта получено достоверное, более высокое, чем за один какой-либо год, влияние фактора. Таким образом, если в течение двухлетнего периода выпадает больше осадков,

Таблица 4

Погодные факторы, достоверно связанные с уровнем численности полевой мыши в Липецкой области (корреляция Спирмена)

Факторы	<i>n</i>	<i>r_{sp}</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Осадки в марте года учёта	20	0.541	2.73	0.0137
То же за лето	20	-0.626	3.4	0.0031
То же за август	20	-0.525	2.62	0.017
Осадки предыдущего лета	19	-0.481	2.26	0.037

то численность мышей возрастает.

Экологические предпочтения. Помещений данных по численности полевой мыши в климатическое поле среднегодовых данных по Липецкой области (рис. 1) показало, что этот зверёк предпочитает более сухие и тёплые условия, чем это имеет место в среднем по области; Так, для Липецкой области центроид среднегодовых условий помещается в точке с координатами 5.5°C и 500 мм осадков, а центроид условий, когда может наблюдаться высокая численность вида – в точке с координатами 6.25°C и 450 мм. Таким образом, полевая мышь живёт в этой области в условиях дефицита тепла и избытка влажности. Поскольку было установлено,

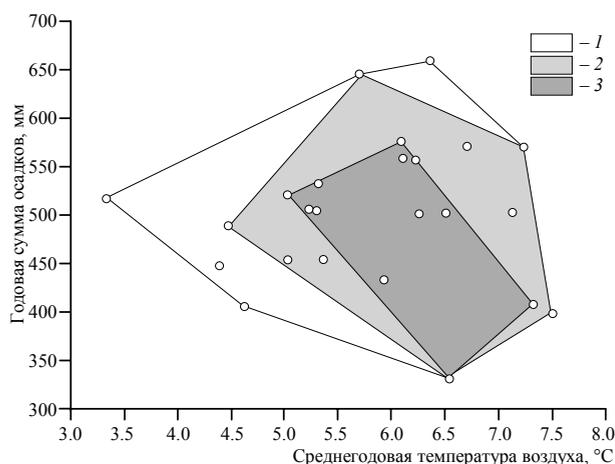


Рис. 1. Экологические предпочтения полевой мыши в Липецкой области. Полевая мышь в климатическом поле среднегодовых показателей. Условия, где возможна численность: 1 – до 1.5; 2 – до 2.9; 3 – 3 и более зверьков на 100 л-с выше). Напротив, если рассмотреть размещение полевых мышей в климатическом поле августа (см. рис. 3), можно видеть, что область максимальной численности мышей смещена вниз, т.е. в сторону меньших значений увлажнения, т.е. полевые

что наиболее значимые для вида условия здесь – это количество осадков в марте и августе, мы рассмотрели расположение показателей обилия мыши в климатическом поле этих месяцев (рис. 2, 3). Из рис. 2 видно, что область условий, в которых возможна высокая численность полевой мыши в марте, располагается в правом верхнем углу системы координат для марта, т.е. в марте зверёк испытывает дефицит тепла и влаги. Поэтому, чем теплее и более сырые условия марта, тем выше численность (положительная связь, см.

мышь в августе испытывают избыток влаги (отрицательная связь численности с количеством осадков в августе). Чем меньше осадков в августе, тем выше бывает численность.

Таким образом, чёткой связи численности полевой мыши с глобальным потеплением в наших условиях не наблюдается. Тренд численности достоверен, но не очень значителен ($R = 0.267$).

Значимой зависимости колебаний численности от температур не выявлено, достоверно воздействие лишь увлажнения (количество осадков). Показано, что положительный тренд увлажнения сопровождается в ряде районов Европейской России глобальное потепление. Имеет место достоверная зависимость численности от условий осадков в течение двух месяцев года (марта и августа), причём в одном случае связь положительная, а в другом – отрицательная. Положительный тренд количества осадков в марте благоприятен для полевой мыши, которая в эту часть года нуждается в усиленном увлажнении, что, вероятно, связано с формированием кормовой базы зверька.

Другой значимый для полевой мыши фактор – сумма осадков в августе – недостоверно снижается за тот же период наблюдений (расчёт проведён методом ранговой корреляции); снижение увлажнения в августе также благоприятно для зверька. Таким образом, оба важных для полевой мыши погодных фактора изменяются в благоприятную для зверька сторону, что может объяснить положительный тренд его численности.

Рис. 2, 3 можно использовать для ориентировочной оценки грядущего уровня численности полевой мыши. Поставив точку, соответствующую условиям года (по

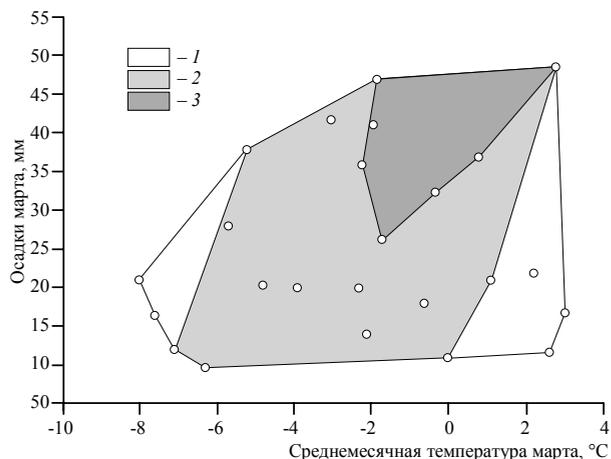


Рис. 2. Полевая мышь в климатическом поле марта. Условные обозначения см. рис. 1

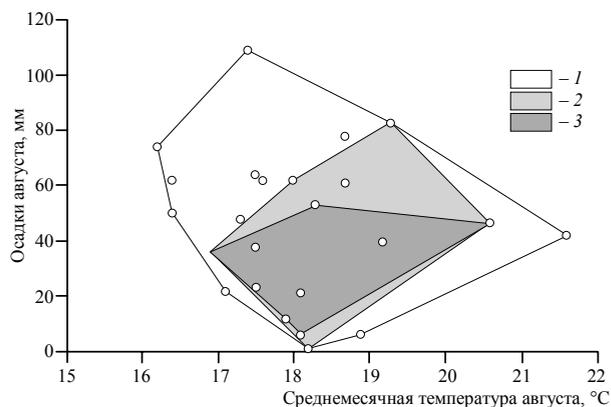


Рис. 3. Полевая мышь в климатическом поле августа. Условные обозначения см. рис. 1

осадкам и температуре) или только марта, мы увидим, находится ли эта точка в области высоких, средних или малых значений численности. Однако нельзя забывать, что, во-первых, в некоторые годы в области высоких и средних значений возможны численности более низкого ранга, а, во-вторых, представленные поля основаны на небольшом пока материале и в отдельные годы вероятны ошибки.

Анализируя факторы динамики численности вида, И. А. Дуванова с соавторами (2009) подчёркивают для Липецкой области роль количества осадков. Для лесов Хинганского заповедника Ю. А. Дарман (1988) указывает на значение урожая дуба и лещины, а также на роль подснежного размножения полевых мышей в резком возрастании весенней численности и формировании пика, след за которым обычно следует депрессия численности. Во влажных пойменных ландшафтах на численность вида сильно влияет уровень весеннего половодья крупных рек; тёплая сухая осень продлевает в таких местах период размножения, что способствует росту численности (Петров, Рожков, 1963; Литвинов, Миловацкая, 2003).

Наивно было бы предполагать, что всего лишь два-три внешних фактора целиком определяют динамику численности зверька. Безусловно, это лишь наиболее существенные факторы. Использование большего объёма данных, большего количества факторов и более чувствительных методов оценки связей помогут выявить более полную картину факторных воздействий на ход многолетней динамики численности полевой мыши, что, несомненно, имеет большое значение для прогноза заболеваемости ГЛПС и вредоносной роли полевой мыши в сельском хозяйстве Чернозёмного Центра России.

В работе принимали участие зоологи А. Д. Майорова, С. В. Егоров, С. Ф. Сапельников, А. А. Власов, Е. В. Зубчанинова, Л. А. Хляп, М. Л. Опарин, М. В. Ушаков, Е. Дмитриева, С. Кувшинова-Рябина, студенты-биологи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования» (проект № 2.1.3) и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2009-1.1-141-063-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балакирев А. Е., Башикиров В. Н., Седова Н. С., Окулова Н. М., Транквиловский Д. В., Сикора И. В., Фролова С. М., Лузянов Е. Н., Шинкоренко Н. Н., Сапельников С. Ф., Ткаченко Е. А. Эпизоотология геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Центральном Черноземье // *Вопр. вирусологии*. 2006. Т. 51, вып. 5. С. 28 – 32.

Дарман Ю. А. Динамика численности мышевидных грызунов в Хинганском заповеднике // *Грызуны : материалы 7-го Всесоюз. совещ. / Ин-т экологии растений и животных УрО АН СССР. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 114 – 115.*

Дзагурова Т. К., Юничева Ю. В., Морозов В. Г., Слюсарева Г. П., Клемта Б., Крюгер Д., Сикора И. В., Окулова Н. М., Башикиров В. Н., Седова Н. С., Смирнов А. А., Коротина Н. А., Малкин А. Е., Брюханов А. Ф., Ткаченко Е. А. Клинико-этиологические различия геморрагической лихорадки с почечным синдромом, вызванной геновариантами вируса Добrava/Белград // *Медицинская вирусология*. 2007. Т. 24, С. 109 – 121.

Дроздова В. Ф., Зубова Н. Ю., Зубочок Н. В., Бондарев В. А. Эпизоотология хантавирусных инфекций в Липецкой области // *Науч. тр. ФНЦГ им. Ф.Ф. Эрисмана. Вып. 19. Гигиенические проблемы сохранения здоровья населения*. 2007. С. 386 – 391.

К ЭКОЛОГИИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALL.)

Дуванова И. А., Хицова Л. Н., Недосекин Ю. В., Дроздова В. Ф. К популяционному анализу механизмов динамики численности полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall., 1777) в условиях Липецкой области // Поволж. экол. журн. 2009. № 1. С. 26 – 34.

Калинкина Е. В., Мутных Е. С., Кречетова Л. Ф. Природные очаги геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС) в Тамбовской области // Журн. инфекционной патологии (Иркутск). 2009. Т. 16, № 3. С. 121 – 122.

Калинкина Е. В., Мутных Е. С., Кречетова Л. Ф., Филатова Н. Н., Миронова Т. А. Распространение, экология и эпидемиологическое значение полевой мыши *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) в Тамбовской области // Живые объекты в условиях антропогенного пресса : материалы 10-й Междунар. науч.-практ. конф. Белгород : ИПЦ «ПОЛИТЕРРА», 2008. С. 81 – 82.

Карасёва Е. В. Особенности размножения, смертности и динамики возрастного состава в популяции полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pall.) Терско-Кумской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, вып. 4. С. 3 – 10.

Литвинов В. П., Миловацкая Н. В. Многолетняя динамика численности полевой мыши в низовьях дельты Волги // Терофауна России и сопредельных территорий : материалы Всерос. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2003. С. 197.

Мясников Ю. А. Звери Тульской области. Тула : Приокское кн. изд-во, 1977. 144 с.

Нестеренко В. А. Механизмы регуляции плотности населения у полевой мыши в агробиоценозах Приморского края // Материалы 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980. С. 95 – 96.

Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М. : Наука, 1986. 248 с.

Окулова Н.М. Метод «климатических полей» для изучения экологических предпочтений и прогноза обилия животных и проявления болезней // Математические методы в экологии : тез. докл. Всерос. науч. школы / Ин-т прикладных математических исследований КарелНЦ РАН. Петрозаводск, 2001. С. 238 – 239.

Окулова Н. М., Антонец Н.В. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволж. экол. журн. 2002. № 2. С. 108 – 128.

Окулова Н. М., Рябова Т. Е., Василенко Л. Е. К экологии полевой мыши *Apodemus* (*Apodemus*) *agrarius* Pall. (Muridae, Rodentia) на Северо-Западном Кавказе // 1 Междунар. Беккеровские чтения : в 2 ч. / Волгогр. гос. ун-т. Волгоград, 2010. Ч. 2. С. 481 – 483.

Окулова Н. М., Горбатов Н. А., Солдатов Г. М. Полевая мышь в природных очагах вирусных инфекций лесных ландшафтов Приморского края // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах : тез. докл. 2-й регион. науч. конф. Владивосток, 1985. С. 21 – 22.

Окулова Н. М., Сапельников С. Ф., Баскевич М. И., Власов А. А., Майорова А. Д., Опарин М. Л., Егоров С. В., Недосекин В. Ю., Ушаков М. В. Сравнительные данные по видовому составу, численности и размещению мелких млекопитающих лесостепи Центрального Черноземья // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2007. Вып. 25. С. 45 – 68.

Панченко В. А. Размещение и численность полевой мыши на территории Черкасской области // Материалы 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980. С. 258 – 259.

Переведенцев Ю. П., Верещагин М. А., Шанталинский К. М., Наумов Э. П. Потепление климата Земли в XIX – XX столетиях и его проявление в Атлантико-Европейском регионе // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Казань : Новое знание, 2002. С. 6 – 16.

Н. М. Окулова, И. А. Дуванова, Е. В. Калинин и др.

Петров П. А. К экологии полевой мыши в Волго-Ахтубинской пойме // Грызуны и их эктопаразиты (экология, эпидемиологическое значение, борьба). Саратов : Изд-во Саратовского университета, 1968. С. 33 – 38.

Петров П. А., Рожков А. А. Опыт стационарного наблюдения за жизнедеятельностью мелких мышевидных грызунов Волго-Ахтубинской поймы // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 3. С. 434 – 440.

Сидоренков Н. С. Атмосферные процессы и вращение Земли. СПб. : Гидрометеоздат, 2002. 365 с.

Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Суров А. В., Богомолов П. Л., Ковальская Ю. М., Опарин М. Л., Лебедев В. С., Рюриков Г. Б. Видовое разнообразие мелких млекопитающих природных и антропогенных ценозов степной зоны бассейна р. Дон и р. Волга // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : материалы Международной конференции. Саратов : Изд-во Саратовского университета, 2005. С. 190 – 193.

Федорченко А. А. Динамика численности мышевидных грызунов в заповеднике «Дунайские плавни» // Грызуны : тез. докл. 7-го Всесоюз. совещ. / Ин-т экологии растений и животных УрО АН СССР. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 135 – 136.

Шутеев М. М., Вахрушев А. В. Биотопические комплексы грызунов лесостепи Среднего Прииртышья // Материалы 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980. С. 308 – 209.

Klempa B., Tkachenko E. A., Dzagurova T. K., Yunicheva Yu. V., Morozov V. G., Okulova N. M., Slyusareva G. P., Smirnov A., Kruger D. H. Hemorrhagic fever with renal syndrome caused by 2 lineages of Dobrava Hantavirus, Russia // Emerging Infectious Diseases. 2008. Vol. 14, № 4. P. 617 – 625.

УДК 581.192:577.7.15:574.24

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ВЛИЯНИЯ ИОНОВ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА ВОДНОЕ РАСТЕНИЕ
*HYDRILLA VERTICILLATA***

О. А. Розенцвет¹, В. Н. Нестеров¹, Н. Ф. Синютина²

¹ *Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10*

² *Санкт-Петербургский государственный университет
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: olgarozen@pochta.ru*

Поступила в редакцию 01.03.10 г.

Эколого-физиологические и биохимические аспекты влияния ионов тяжелых металлов на водное растение *Hydrilla verticillata*. – Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Синютина Н. Ф. – Исследованы динамика аккумуляции тяжелых металлов (ТМ) водным растением *Hydrilla verticillata*, особенности их воздействия на рост и интенсивность процесса фотосинтеза. Выявлено, что чем выше степень повреждений, вызванная воздействием ТМ, тем интенсивнее происходит синтез липидов. Сделано заключение, что структурные нарушения биомембран являются одной из причин подавления процессов роста растения, а изменения метаболизма липидов – способом компенсации отрицательного воздействия ТМ.

Ключевые слова: водные экосистемы, накопление тяжелых металлов, рост, фотосинтез, метаболизм липидов, *Hydrilla verticillata*.

Ecological, physiological and biochemical aspects of the influence of heavy metal ions on aquatic plant *Hydrilla verticillata*. – Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., and Sinyutina N. F. – The dynamics of heavy metal (HM) accumulation by the aquatic plant *Hydrilla verticillata*, features of their influence on the growth and intensity of photosynthesis were investigated. The higher the degree of HM-caused damages, the more intense lipid synthesis is. It is concluded that structural infringements of biomembranes are one of the causes of plant growth suppression, and the established changes of lipid metabolism is a way of compensation of the negative influence of HM.

Key words: aquatic ecosystems, heavy metal accumulation, growth, photosynthesis, lipid metabolism, *Hydrilla verticillata*.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее опасных и широко распространенных видов загрязнений биосферы являются тяжелые металлы (ТМ) (Титов и др., 2007). Водные экосистемы часто становятся финальным резервуаром для многих видов поллютантов, включая ТМ (Брагинский, 1998). Высшая водная растительность способна аккумулялировать ТМ в достаточно больших количествах без ущерба для роста, используя физиолого-биохимические адаптивные механизмы, среди которых не последнюю роль играют липиды (Прасад, 2003). В литературе имеются обширные сведения о качественных и количественных изменениях липидного комплекса растительных клеток при неблагоприятных воздействиях температуры, засухи, засоления, аноксии (Harwood, 1999).

Среди физиологических процессов, определяющих рост и продуктивность растений, наиболее важным является фотосинтез (Мокроносков, Гавриленко, 1992). Основной фотосинтетической единицей в клетке растений являются хлоропласты. Липиды тилакоидных мембран хлоропластов создают среду для функционирования компонентов фотосистем, регулируют взаимодействие отдельных комплексов. Такие липиды как моногалактозилдиацилглицерол, дигалактозилдиацилглицерол и фосфатидилглицерол, как правило, выполняют структурную роль, участвуя в образовании тилакоидных мембран и светособирающего комплекса (Hölzl, Dörman, 2007). Сульфохиновозилдиацилглицерол обладает каталитической активностью. Фотосинтетические пигменты, выполняющие функцию фотоассимиляции, сосредоточены в гранах хлоропластов.

Изменяя структуру хлоропластных мембран, фотосинтетический аппарат растений реагирует на смену внешних условий (освещение, температура, влажность, минеральное питание). В связи с этим структурно-функциональные характеристики хлоропластов могут быть использованы для выявления специфики воздействия определенных ТМ и адаптивных возможностей высших водных растений к действию ТМ.

Целью данной работы было изучение изменения состава, содержания и метаболизма липидов хлоропластных мембран *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, 1839 (гидриллы мутноватая) под действием Cu, Zn и Cd в концентрации 100 мкМ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – водное погруженное сосудистое растение *Hydrilla verticillata* семейства Hydrocharitaceae, порядка Hydrocharitales, класса Liliopsida, широко применяемый вид для экологических исследований.

Постановка эксперимента. Растения инкубировали в условиях освещения – 1400±200 лк при 10-часовом световом дне и температуре 20°C на 5%-ной среде Хогланда – Арнона в отсутствие (контроль) и присутствии солей Cu(NO₃)₂, Zn(NO₃)₂, Cd(NO₃)₂ в течение 1, 2 и 3 суток. Рост растений оценивали по приросту фитомассы.

Содержание ТМ в тканях растений определяли на атомно-адсорбционном спектрофотометре «МГА-915» (Россия) после мокрого озоления (Голубкина, 1995).

Фотосинтез. Процесс фотосинтеза оценивали по содержанию O₂ в воде с помощью электрода Кларка (Гавриленко, Жигалова, 2003).

Определение пигментов. Содержание пигментов определяли в ацетоновом экстракте (90%) на спектрофотометре СФ-46 («ЛОМО», Россия) при λ 662, 645 и 470 нм. Расчет концентрации хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов производили по методу Н. К. Lichtenthaler и R. R. Welburn (1983).

Выделение хлоропластов. Фракции, обогащенные хлоропластами, выделяли методом дифференциального центрифугирования в градиенте концентрации сахарозы из тканей растений после 3-суточного инкубирования с ионами ТМ (Синютина, Коузова, 2005).

Экстракция и анализ липидов. Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 1:2 (по объему) (Кейтс, 1975) и разделяли методом тон-

кослойной хроматографии как описано ранее (Нестеров и др., 2009). Количество фосфолипидов определяли по содержанию неорганического фосфора (Vaskovsky, Latyshev, 1975), а гликолипидов – на денситометре «Sorbfil» (Россия).

Жирные кислоты анализировали в виде их метиловых эфиров на газожидкостном хроматографе «Хроматэк. Кристалл 5000.1» (Россия) с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм «RESTEK» (США) в изотермическом режиме. Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C. Скорость тока газа-носителя (гелий) – 20 мл/мин.

Определение интенсивности обмена липидов. Растения после инкубирования в присутствии солей Cu, Cd и Zn выдерживали 1 ч в воде с 185 кБк [2-¹⁴C]-ацетатом натрия. Включение 2-¹⁴C-ацетата в липиды измеряли с помощью счетчика «Beckman LS-100» (Германия).

Статистический анализ результатов. Статистическая обработка первичных данных производилась по общепринятым методикам и включала расчет средней арифметической из трех независимых экспериментов (M) и стандартного отклонения от средней арифметической (m). Достоверность различий измеряемых величин между контрольными и опытными вариантами оценивали на основании t -критерия Стьюдента при доверительном интервале $P \leq 0.05$. Расчеты выполняли с применением электронных таблиц Microsoft Excel.

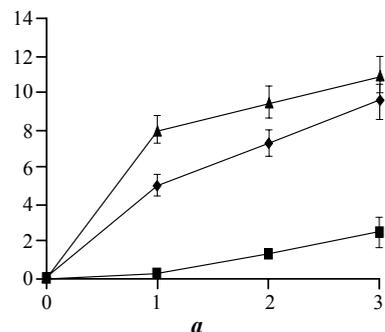
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что растения значительно различаются по способности поглощать и аккумулировать ТМ (Титов и др., 2007). По характеру накопления ТМ описаны три типа стратегий растений: исключение, биоиндикация и гипераккумуляция (Прасад, 2003). Данные, приведенные на рис. 1, а, показывают, что исследуемый вид растений обладает выраженной концентрационной способностью по отношению к исследованным ТМ. При равном содержании солей металлов в среде выращивания растения в большей степени накапливали ионы Cd, что дает основание отнести *H. verticillata* к растениям-аккумуляторам отдельных металлов.

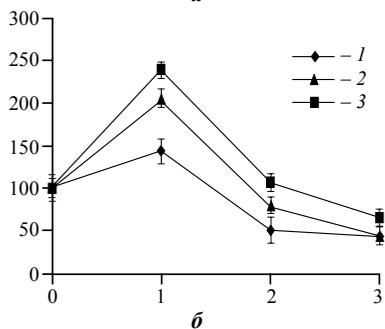
Одним из общих проявлений токсичности ТМ является торможение роста. У наземных растений возрастающие дозы ТМ вызывают в первую очередь замедление роста корней (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Водные растения, особенно погруженные, в том числе *H. verticillata*, поглощают вещества из воды всей поверхностью тела. Как показали наши эксперименты, рост растений через одни сутки действия всех исследованных металлов увеличивался в 1.3 – 2.5 раза по сравнению с контролем, на вторые сутки рост замедлялся, на третьи – ингибировался (рис. 1, б). В исследованиях М. Wojick, А. Tukendorf (1999) показана способность некоторых металлов (Cd, Zn, Pb) в небольших концентрациях оказывать стимулирующее влияние на рост растений. В условиях наших экспериментов односуточная экспозиция *H. verticillata* в среде, содержащей одинаковые концентрации солей Cu, Zn и Cd, также приводила к усилению роста, а более длительная – к его существенному снижению. По степени негативного влияния на рост ТМ располагаются в последовательности Cu → Cd → Zn, что в целом соответствует ряду общей

фитотоксичности, представленной для наземных растений (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

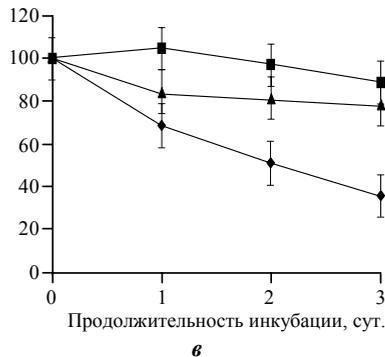
Уровень выделяемого клетками *H. verticillata* O_2 , отражающий интенсивность



фотосинтеза, снижался при действии Cu на 30 – 60% в зависимости от его продолжительности, Cd – на 15 – 20%, Zn – не более чем на 10% к концу экспозиции (рис. 1, в).



Критерием, свидетельствующим об эффективности фотосинтеза, является также количество зеленых и желтых пигментов. Начиная со вторых суток воздействия, в растениях, инкубированных с ионами Cu, количество хлорофилла *a* снижалось на 28 – 60%, хлорофилла *b* на 24 – 43% по сравнению с контролем (рис. 2, а, б). Подобная тенденция наблюдалась и при действии ионов Zn и Cd. Однако при кратковременном (1 сутки) влиянии Cd отмечено увеличение содержания хлорофилла *b* (рис. 2, б). Как следствие, суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b* снижалось под действием Cu в большей степени (1.4 – 2.2 раза), чем под действием Zn и Cd (в 1.1 и 1.4 раз соответственно) (рис. 2, в). В отличие от наземных растений, у которых содержание хлорофилла *b* обычно более чувствительно к действию ТМ, чем хлорофилла *a* (Караваева и др., 2001), для *H. verticillata* выявлена противоположная тенденция. Действие Zn в равной степени приводило к снижению содержания хлорофиллов *a* и *b*.



Динамика содержания каротиноидов, как и хлорофиллов, зависела от вида металла. При действии Cu их количество снижалось по отношению к контролю более чем на 50%, начиная со вторых суток воздействия, Cd – на 25 – 50% в зависимости от времени экспозиции. Действие Zn не вызывало нарушений в содержании каротиноидов (рис. 2, г).

Рис. 1. Аккумуляция ионов тяжелых металлов (а) (мг/г сух. массы) в тканях *Hydrilla verticillata*, их влияние на прирост фитомассы (б) (% от контроля) и содержание кислорода в воде (в) (% от контроля): 1 – Cu, 2 – Cd, 3 – Zn

Таким образом, содержание основных форм пигментов в тканях *H. verticillata* снижалось под действием всех исследованных ионов ТМ. Отличия в реакции пигментов водных растений от наземных на действие ТМ, по-видимому, связаны с особенностями строения фотоассимилирующих органов (отсутствие

устийц, редукция механических тканей и др.), спецификой пигментного аппарата (более низкое отношение суммы хлорофиллов $a+b$ /каротиноиды в сравнении с наземными растениями).

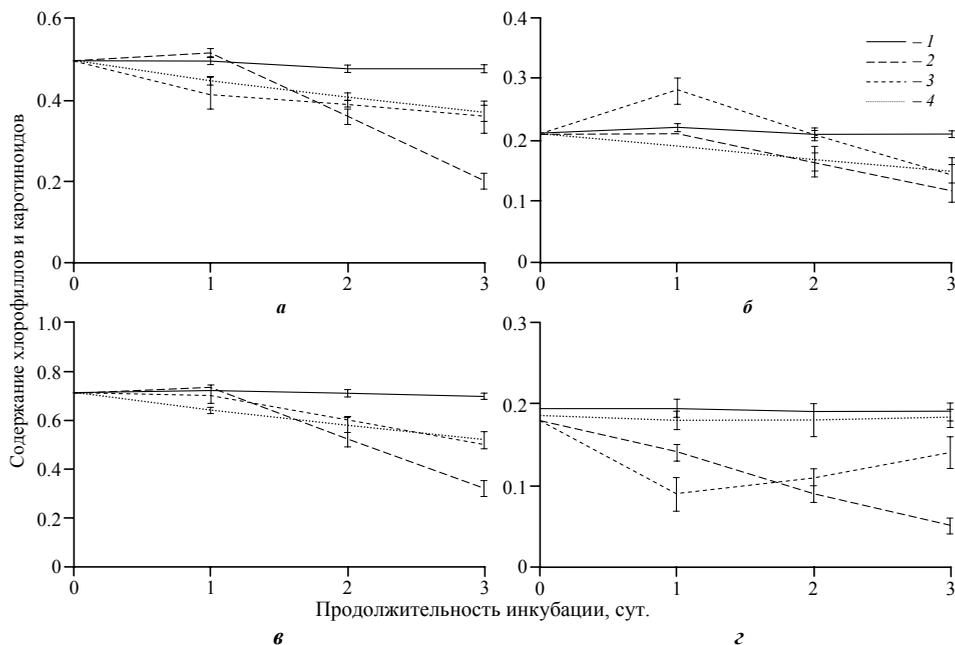


Рис. 2. Влияние тяжелых металлов на содержание хлорофилла *a* (*a*), хлорофилла *b* (*б*), суммы хлорофиллов *a+b* (*в*), каротиноидов (*г*) в клетках *Hydrilla verticillata* (мг/г сыр. массы): 1 – контроль, 2 – Cu, 3 – Cd, 4 – Zn

Причинами нарушения фотосинтеза под действием ТМ считают изменение ультраструктуры хлоропластов, уменьшение количества гран и размеров хлоропластов, а при высоких концентрациях металла – снижение и числа зеленых пластид в клетке (Титов и др., 2007). Как отмечалось выше, основными структурными компонентами мембран хлоропластов, на которых и протекают химические реакции световой и темновой фаз фотосинтеза, являются полярные липиды – гликолипиды и фосфатидилглицерол. Важно было оценить состояние данных молекул в клетках *H. verticillata*. Для этого из тканей растений, инкубированных в течение трёх суток с ионами ТМ, выделяли фракции, обогащенные хлоропластами. Оказалось, что под действием Cu и Cd содержание моно- и дигалактосодержащих липидов снижалось более чем в 5 раз (рис. 3). Содержание фосфатидилглицерола также снижалось в сравнении с контролем, но негативный эффект от действия Cd был выражен в большей степени в сравнении с действием Cu. Совершенно противоположное действие на состояние липидов хлоропластов оказывали ионы Zn: содержание гликолипидов и фосфолипида увеличивалось.

Одновременно с изменением количества полярных липидов менялся состав жирных кислот. Наибольшие изменения в их составе связаны с увеличением содержания насыщенной кислоты $C_{16:0}$ и снижением содержания ненасыщенных кислот $C_{18:3}$ (рис. 4).

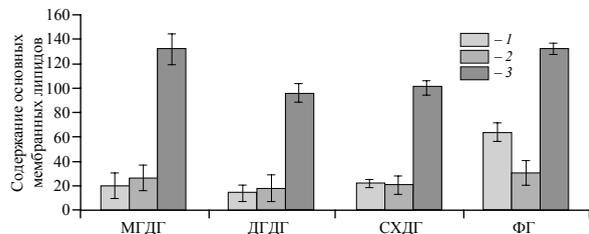


Рис. 3. Влияние ТМ на содержание липидов мембран фракции, обогащенной хлоропластами (% от контроля): 1 – Cu, 2 – Cd, 3 – Zn; МГДГ – моногалактозилдиацилглицерол, ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерол, СХДГ – сульфохиновозилдиацилглицерол, ФГ – фосфатидилглицерол

молекул затрагивают строение не только мембран тилакоидов, но и комплексов фотосистем и их субъединиц, что приводит к нарушению взаимодействия между ними и, как следствие, к снижению фотосинтеза и роста.

Проведение экспериментов по включению $2-^{14}C$ -ацетата натрия (предшественника синтеза жирных кислот) позволило оценить интенсивность обмена основных групп липидов в контрольных вариантах растения *H. verticillata*, а также в условиях воздействия ТМ (таблица).

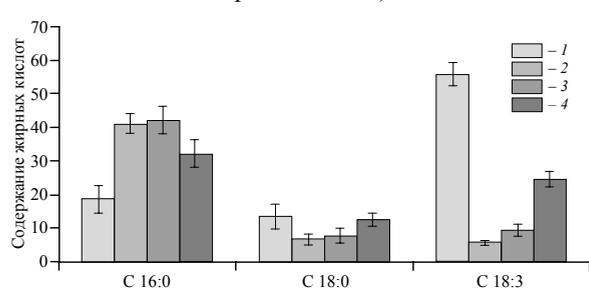


Рис. 4. Влияние тяжелых металлов на состав основных жирных кислот (ЖК) липидов мембран фракции, обогащенной хлоропластами (% от суммы ЖК): 1 – контроль, 2 – Cu, 3 – Cd, 4 – Zn

(более чем в 3 раза в сравнении с контролем), а при действии Zn – в моногалактозилдиацилглицерол (см. таблицу).

Следовательно, синтез липидов *de novo* в растениях, испытывающих воздействия разных ионов ТМ, не только не прекращался, но даже усиливался. Чем более негативные последствия вызывал элемент на физиологическом и биохимическом уровне, тем интенсивнее было включение метки в липиды мембран хлоропластов. Наиболее отрицательное воздействие на состояние растений и интенсивность фотосинтеза в сравнении с другими ТМ оказывали ионы Cu, и включения метки в

Полученные нами данные экспериментально подтверждают, что под действием Cu и Cd происходят изменения в архитектуре тилакоидов. Увеличение доли насыщенных цепей приводит к более плотной упаковке гран, что ограничивает подвижность белков, необходимую для их нормального функционирования. Изменения в содержании индивидуальных липидных

контрольных вариантах растения *H. verticillata*, а также в условиях воздействия ТМ (таблица). Суммарное включение метки в полярные липиды фракции хлоропластов при действии Cu и Cd увеличилось более чем в 2 раза в сравнении с контролем, при действии Zn – в 1.5 раза. Наибольшее включение метки под действием Cu и Cd происходило в фосфатидилглицерол

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

синтез липидов было выше, чем в контроле, почти в 3 раза. Наименьшей токсичностью обладали ионы Zn, и включение метки усиливалось не более чем в 1.5 раза. Полученные результаты дают основание рассматривать увеличение количества вновь синтезированных липидов в мембранах хлоропластов одним из механизмов биохимической адаптации растений к действию ионов ТМ, направленным на компенсацию отрицательного влияния ТМ. Интенсивность обмена липидов в значительной степени зависела от вида металла. Например, при действии Cu наибольшее включение ацетата натрия по отношению к контролю происходило в фосфолипид и моногалактозилдиацилглицерол, при действии Cd – в фосфолипид и дигалактозилдиацилглицерол. При действии Zn удельная радиоактивность моногалактозилдиацилглицерола возрастала, а дигалактозилдиацилглицерола и фосфолипидов даже снижалась по сравнению с контролем.

Влияние тяжелых металлов на включение 2-¹⁴C-ацетата натрия в липиды фракции, обогащенной хлоропластами *Hydrilla verticillata*

Металл	Удельная радиоактивность, % от контроля			
	МГДГ	ДГДГ	ФГ	Суммарные липиды
Контроль	100.0±4.0	100.0±4.1	100.0±5.1	100.0±5.0
Cu	183.8±9.1	164.2±7.5	348.1±15.1	286.1±6.3
Cd	136.3±5.8	220.0±10.2	482.9±25.1	262.3±3.1
Zn	133.9±10.3	55.8±5.7	90.9±8.0	146.5±3.1

Примечание. ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерол; МГДГ – моногалактозилдиацилглицерол; ФГ – фосфатидилглицерол.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, ионы всех исследованных металлов при содержании их в среде в концентрации 100 мкМ в течение трёх суток оказывали негативный эффект на рост и фотосинтез водного растения *H. verticillata*. Физиологические изменения происходили на фоне уменьшения количества основных форм пигментов и структурных липидов в мембранах хлоропластов. Однако отмечена явная индукция синтеза липидов хлоропластов. Следовательно, структурные нарушения биомембран являются одной из причин подавления процессов роста растения, а изменения метаболизма липидов – способом компенсации отрицательного воздействия ТМ. Полученные данные позволяют существенно расширить представления об экологических адаптациях растений, важных для решения вопросов фиторемедиации загрязненных водных и наземных экосистем, биомониторинга и рационального использования природных ресурсов, а также разработки инновационных технологий, направленных на создание устойчивых к техногенному загрязнению культур и растительных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брагинский Л. П. Принципы классификации и некоторые механизмы структурно-функциональных перестроек пресноводных экосистем в условиях антропогенного пресса // Гидробиол. журн. 1998. Т. 34, № 6. С. 72 – 93.

Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М. : Академия, 2003. 256 с.

- Голубкина Н. А. Флуорометрический метод определения селена // Журн. аналит. химии. 1995. Т. 50. С. 492 – 497.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М. : Мир, 1989. 439 с.
- Караваева В. А., Баулин А. М., Гордиенко Т. В., Давыдьков С. А., Тихонов А. Н. Изменение фотосинтетического аппарата листьев бобов в зависимости от содержания тяжелых металлов в среде выращивания // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 1. С. 47 – 54.
- Кейтс М. Техника липидологии. М. : Мир, 1975. 323 с.
- Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1992. 320 с.
- Нестеров В. Н., Розенцвиг О. А., Мурзаева С. В. Изменение состава липидов у пресноводного растения *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle в условиях аккумуляции и элиминации ионов тяжелых металлов // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 1. С. 97 – 106.
- Прасад М. Н. Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 768 – 780.
- Синютина Н. Ф., Коузова Е. Д. Роль липидов при действии абсцизовой кислоты в coleoptелях кукурузы // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 2005. Сер. 3. Вып. 1. С. 86 – 90.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2007. 172 с.
- Harwood J. L. Environmental effects on plant lipid biochemistry // Plant lipid biosynthesis. Fundamentals and agricultural applications / Ed. J. L. Harwood. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1999. P. 305 – 363.
- Hölzl G., Dörman P. Structure and function of glycerolipids in plants and bacteria // Progr. Lipid Res. 2007. Vol. 46. P. 225 – 243.
- Lichtenthaler H. K., Welburn R. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 603. P. 591 – 592.
- Maleva M. G., Nekrasova G. F., Malec P., Prasad M. N. V., Strzalka K. Ecophysiological tolerance of *Elodea Canadensis* to nickel exposure // Chemosphere. 2009. Vol. 77. P. 392 – 398.
- Vaskovsky V. E., Latyshev N. A. Modified jung nickel is reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on Thin-Layer chromatograms // J. Chromatogr. 1975. Vol. 115. P. 246 – 249.
- Wojcik M., Tukendorf A. Cd-tolerance of maize, rye and wheat seedlings // Acta Physiol. Plant. 1999. Vol. 49, № 2. P. 99 – 107.

УДК 599.426(471.4)

**О СОВРЕМЕННОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ *PIPISTRELLUS KUHLLII*
(CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) В ПОВОЛЖЬЕ**

Д. Г. Смирнов¹, В. П. Вехник²

¹ Пензенский государственный педагогический университет
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37

E-mail: eptesicus@mail.ru

² Жигулевский заповедник

Россия, 445362, Самарская обл., Жигулевск, п/о Бахилова Поляна

E-mail: vekhnik@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.10 г.

О современном распространении *Pipistrellus kuhllii* (Chiroptera: Vespertilionidae) в Поволжье. – Смирнов Д. Г., Вехник В. П. – Исследованы особенности современного распространения *Pipistrellus kuhllii* в Поволжье. Установлено, что в регионе за период 1996–2008 гг. вид значительно расширил границы своего ареала. В настоящее время северным пределом его распространения является Среднее Поволжье, где он достиг 53°32' с.ш. Основной путь расселения вида проходит по долине р. Волги, а места обитания приурочены к населенным пунктам. Показатель «встречаемость» в разных частях региона неодинаковый и по направлению с юга на север уменьшается, достигая минимума в лесостепной зоне. Указываются самые восточные пределы распространения вида в Европе.

Ключевые слова: *Pipistrellus kuhllii*, распространение, Поволжье.

On the modern distribution of *Pipistrellus kuhllii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Volga region. – Smirnov D. G. and Vehnik V. P. – Peculiarities of the modern distribution of *Pipistrellus kuhllii* in the Volga region were studied. During 1996 – 2008, the species expanded its habitat. Now, the northern limit of its habitat is the Middle Volga region, where it reaches 53°32' N. The main way of expansion of the species passes along the Volga river valley, and the places of occurrence correspond to populated areas. The occurrence index varies in different parts of the region and decreases from south to north, having a minimum in the forest-step zone. The eastern limit of the species' habitat in Europe is shown.

Key words: *Pipistrellus kuhllii*, distribution, Volga region.

ВВЕДЕНИЕ

Pipistrellus kuhllii (Kuhl, 1817) – типично синантропный вид, потерявший связь с естественными убежищами. В последние 40 лет, вследствие своей экологической пластичности и привязанности к антропогенным ландшафтам, наблюдается интенсивное расширение его ареала в северном направлении. Исходным плацдармом для экспансии этого вида на востоке Европейской России явилось юго-восточное Закавказье, где в 40 – 50-х гг. XX в. отмечалось быстрое нарастание его численности (Верещагин, 1959). Наиболее существенные изменения ареала наблюдаются в пределах Поволжского региона, где *P. kuhllii* впервые был обнаружен в 1980 г. в окрестностях оз. Баскунчак Астраханской области (Линдеман, Субботин, 1983) (рисунки). Однако, по всей видимости, вид проник в регион намного раньше, чем он был здесь обнаружен. Свидетельством последнего являются его находки, сделанные

в г. Ростове-на-Дону в 1975 г. (Ярмыш, Казаков, 1977) и в пос. Абрау-Дюрсо Краснодарского края в 1977 г. (Ярмыш и др., 1980). В эти районы типично равнинный вид мог попасть лишь с востока, двигаясь от западного побережья Каспийского моря по равнинам в обход кавказских гор (Стрелков и др., 1985). Вероятно, северо-западная часть Прикаспийской низменности была областью, от которой пошло движение вида не только на запад, но и на север. Приспособленный к жизни в аридных условиях, он быстро освоил в Поволжье пустынную и полупустынную зоны. К 1985 г. его находки были сделаны на севере Волгоградской области (пос. Иловля, Стар. Мелиоратор, с. Александровка), где он достиг 50° с.ш. (Стрелков и др., 1985). В 1988 г. *P. kuhlii* найден на юге Саратовской области на широте 51°30' (Стрелков, Ильин, 1990), а в 1995 г. отмечен в г. Саратове (Святковский и др., 1996; Завьялов, Шляхтин, 1999). В январе 1998 г. зимовка 14 самцов этого вида обнаружена в промышленных зданиях г. Саратова, а в июне этого же года в Заволжье (приблизительно на той же широте) в с. Шумейка и пос. Степное Саратовской области найдены выводковые колонии (Шляхтин и др., 2001).

Таким образом, распространение *P. kuhlii* в Поволжье, с момента первого его обнаружения, претерпело существенное изменение. Почти за 15 лет он преодолел расстояние примерно в 400 км и к 1995 г. приблизился к 52° с.ш. Однако на этом стабилизация северных границ ареала вида не завершилась, что подтверждают наши исследования, проведенные на севере Нижнего и юге Среднего Поволжья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проводились в период с 1996 по 2009 г. Исследованиями в разное время года были охвачены Астраханская, Волгоградская, Саратовская, Самарская, Пензенская и Ульяновская области в пределах 48 – 54° с.ш. Поиск животных осуществлялся преимущественно в населенных пунктах. В светлое время суток осматривали различные административные здания: школы, клубы, больницы, детские сады и т.п. В ночное время животных регистрировали с помощью гетеродинных ультразвуковых детекторов D-100 и D-230 (Pettersson Elektronik AB). Часть звуковых сигналов записывали на диктофон «Sony®TSM-500DV» с последующей переписью на электронный носитель и идентификацией в программе «Avisoft-SONOGRAPH Light 1».

Из дневных убежищ зверьков извлекали с помощью корнцанг. В ночное время для отлова летающих животных применяли паутинные сети и мобильную ловушку (Борисенко, 1999).

Все известные к настоящему времени места находок *P. kuhlii* в Поволжье представлены на рисунке. Каждая точка пронумерована. Информация о местах находок (локалитет, дата), сделанных в период 1996 – 2009 гг., под теми же номерами, что и на рисунке, занесена в кадастровую таблицу.

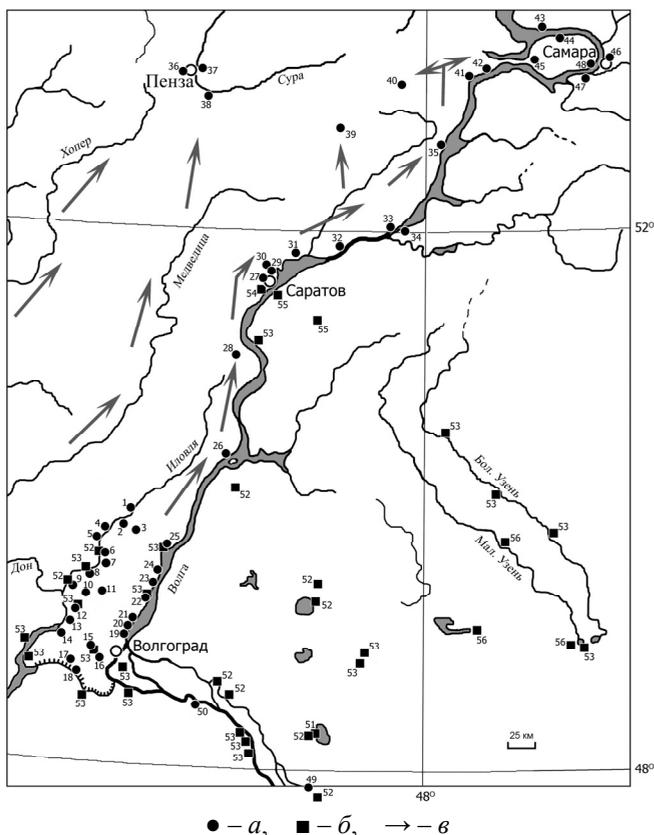
РЕЗУЛЬТАТЫ

Севернее широты г. Саратова *P. kuhlii* впервые обнаружен в областном центре Самарской области в сентябре 1997 г. Несколько зверьков этого вида было отловлено здесь сотрудником Самарского педуниверситета Магдеевым. До 2005 г. их

тушки хранились в коллекции зоологического музея университета под названием «*Eptesicus nilssonii*», пока не были нами переопределены. Вторая находка была сделана в июле 1999 г. в окрестностях с. Большая Рязань. На протяжении не-

нескольких вечеров нам удавалось наблюдать летающего зверька, который кормился над небольшой поляной над дворе лесничества, принадлежащего Национальному парку «Самарская Лука». Все последующие находки вида сделаны преимущественно в населенных пунктах, где животные располагались в постройках человека. Например, в августе 2002 г. во время ремонта одной из школ г. Новокуйбышевска был обнаружен труп *P. kuhlii*, который находился между рамами окна. В начале октября этого же года труп молодого самца был найден в здании школы г. Тольятти. Животные этого вида неоднократно отмечались и в г. Самаре. Так, в декабре 2002 г. зимующий молодой самец был обнаружен в нише вентиляционной шахты во время ремонтных работ квартиры панельного многоэтажного дома. Еще один молодой самец был найден осенью 2003 г. мертвым в одном из офисных зданий этого города. Отметим, что в последнее время встречи зверьков в г. Самаре стали регулярными. В мае 2004 и 2005 гг. животных неоднократно приходилось отмечать летающими в теплые безветренные вечера по аллеям городской набережной.

В Пензенской области *P. kuhlii* впервые отловлен в апреле 2003 г. на одном из лесных берегов Пензенского водохранилища в окрестностях с. Усть-Уза Шемы-



Места находок *Pipistrellus kuhlii* в Поволжье: а — находки, сделанные в период с 1996 по 2008 г.; б — места находок по литературным данным (51 — Линдеман, Субботина, 1983; 52 — Стрелков и др., 1985; 53 — Стрелков, Ильин, 1990; 54 — Святковский и др., 1996; 55 — Шляхтин и др., 2001; 56 — коллекция ЗИН РАН); в — возможные пути расселения вида

шейского района. Кроме того, начиная с 2002 г., животные этого вида ежегодно с мая по октябрь визуально и с помощью ультразвукового детектора регистрируются в черте г. Пензы и в г. Заречном. Чаще всего зверьков мы отмечаем в районах старых многоэтажных застроек, где они в сумеречное время кормились, летая вдоль придорожных деревьев и искусственных кустарниковых ограждений, около фонарей больших и малых улиц, дворов и парков, а также вдоль блочных построек гаражных кооперативов. Самая поздняя осенняя встреча зарегистрирована в последней декаде октября.

Во второй половине августа 2005 г. колония, состоящая примерно из 40 закончивших лактацию самок и летных молодых зверьков, обнаружена в вертикальной щели между бетонной балкой и кирпичной кладкой окна первого этажа одной из школ г. Хвалынска. По словам учителей, животные заселяют это убежище уже не первый год. В Заволжье активность нетопырей отмечаем в теплую зиму 2006 г. в г. Балаково Саратовской области (Е. Завьялов, устн. сообщение). Летом 2006 г. взрослые самцы *P. kuhlii* были отловлены нами в ряде зданий общеобразовательных учреждений г. Новоспаский Ульяновской области, г. Сызрань и г. Октябрьск Самарской области, а также еще один молодой самец был пойман в июне этого же года паутиной сетью на территории Жигулевского заповедника (пос. Бахилова Поляна). В августе 2007 г. молодая самка была добыта в пойменной дубраве в 5 км юго-западнее от пос. Шелехметь (Самарская Лука). Наконец, в августе 2009 г. группа из трех зверьков обнаружена нами под карнизом окна второго этажа средней общеобразовательной школы с. Неверкино Пензенской области.

Встречаемость вида в регионе не везде одинаковая и существенно отличается от данных, которые получены еще в 80-х гг. XX в. В ходе проведенных нами работ было осмотрено свыше 73 населенных пунктов, из которых обитание *P. kuhlii* обнаружено в 50 (таблица, см. рисунок). В настоящее время, как и ранее (Стрелков, Ильин, 1990), наиболее сильно заселена южная часть Поволжья. Так, в 2004 г. на участке Волгоград – Саратов нами было осмотрено 34 населенных пункта, животные отмечены в 27 (79.4%). Это почти в 5 раз больше того числа находок, которые были сделаны до 1990 г. на участке от Волгограда до пос. Приволжский Саратовской области (Стрелков, Ильин, 1990). Севернее на маршруте Саратов – Хвалынск в 2005 г. было осмотрено 18 населенных пунктов, *P. kuhlii* отмечен лишь в 6 (33.3%). На юге Среднего Поволжья, севернее г. Хвалынска, находки вида еще относительно редки. Здесь на участке маршрута Пенза – Тольятти нами в пределах 17 населенных пунктов осмотрено свыше 33 строений, которые потенциально могли бы быть использованы рукокрылыми в качестве дневных убежищ. Из числа населенных пунктов только в пяти (29.4%) были обнаружены животные этого вида.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время северная граница распространения *P. kuhlii* на востоке Европейской России проходит через территорию Среднего Поволжья в пределах 53 – 54° с.ш. (см. рисунок). Находка зимующего зверька, сделанная в конце 20-го столетия в республике Удмуртия (Ижевск) (Капитонов, Григорьев, 1995) не включа-

О СОВРЕМЕННОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ *PIPISTRELLUS KUHLII*

ется нами в ареал вида и рассматривается как случайный завоз идущим с юга транспортом (Ильин, 2000).

Кадастр места находок *Pipistrellus kuhlii* в Поволжье
по данным исследований 1996 – 2009 гг.

№	Населенный пункт	Координаты (с.ш. – в.д.)	Дата
1	2	3	4
Волгоградская область			
1	Ольховский район Гусевка	49°54' – 44°41'	14–15.08.2004
2	Зензеватка	49°48' – 44°32'	16.08.2004
3	Ягодное	49°45' – 44°45'	То же
4	Захаровка	49°42' – 44°21'	«
5	Иловлинский район Солодча	49°38' – 44°17'	«
6	Александровка	49°34' – 44°18'	«
7	Бол. Ивановка	49°27' – 44°20'	«
8	Кондраши	49°26' – 44°11'	«
9	Иловля	49°18' – 43°59'	17.08.2004
10	Медведев	49°14' – 44°14'	18.08.2004
11	Дубовский район Лозное	49°17' – 44°25'	То же
12	Иловлинский район Качалино	49°07' – 44°03'	19.08.2004
13	Городищенский район Паньшино	49°02' – 44°01'	То же
14	Дубовский район Песковатка	49°06' – 44°51'	«
15	Городищенский район Степной	48°51' – 44°13'	20.08.2004
16	Новая Надежда	48°50' – 44°18'	То же
17	Карповка	48°42' – 43°59'	«
18	Новый Рогачик	48°40' – 44°03'	«
19	Ерзовка	48°56' – 44°38'	21 – 22.08.2004
20	Дубовский район Пичуга	48°59' – 44°42'	То же
21	Дубовка	49°03' – 44°49'	«
22	Олень	49°10' – 44°52'	«
23	Стрельноширокое	49°18' – 44°56'	23.08.2004
24	Горная Пролейка	49°22' – 44°59'	То же
25	Горный Балыклей	49°33' – 45°04'	«
26	Нижняя Добринка	50°18' – 45°41'	«
Саратовская область			
27	Саратов	51°32' – 46°00'	16.08.2005, 03–04.2007
28	Красноармейский район Красноармейск	51°01' – 45°41'	24.08.2004

Окончание таблицы

1	2	3	4
29	Дубки	51°39' – 46°04'	24.08.2004
30	Клещевка	51°43' – 46°02'	То же
31	Воскресенский район Елшанка	51°48' – 46°24'	«
32	Воскресенское	51°49' – 46°56'	«
33	Вольский район Терса	52°04' – 47°31'	«
34	Балаковский район Балаково	52°00' – 47°48'	5–10.12.2006
35	Хвалынский район Хвалынк	52°29' – 48°05'	19.08.2005
Пензенская область			
36	Пензенский район Пенза	53°11' – 45°01'	Ежегодно с 2002 г
37	Заречный	53°12' – 45°12'	То же
38	Шемышейский район Усть-Уза	52°52' – 45°23'	25.04.2003
39	Неверкинский район Неверкино	52°47' – 46°44'	21.08.2009
Ульяновская область			
40	Новоспасский район Новоспасское	53°08' – 47°45'	17.08.2006
Самарская область			
41	Сызранский район Сызрань	53°09' – 48°27'	18.08.2006
42	Октябрьск	53°10' – 48°42'	То же
43	Ставропольский район Тольятти	53°32' – 49°23'	5.10.2002
44	Бахилова Поляна	53°26' – 49°40'	06.2006
45	Большая Рязань	53°15' – 49°17'	07.1999
46	Волжский район Самара	53°13' – 50°15'	10.1997, 12.2002, 11.2003, 05.2004–2005
47	Новокуйбышевск	53°05' – 50°01'	23.08.2002
48	окр. пос. Шелехметь	53°13' – 49°46'	19.08.2007
Астраханская область			
49	Ахтубинский район Удачное	47°44' – 46°47'	4.10.2001
50	Каменноярский район Каменный Яр	48°26' – 45°33'	20.06.1996

На основании характера размещения точек находок вида в Поволжье можно заключить, что основным путем расселения *P. kuhlii* на север является долина р. Волги, по которой он за последние два десятилетия достиг не только Приволжской возвышенности, но и начал заселять лесостепную зону. Здесь животные ус-

пешно осваивают различные урбанизированные ландшафты и рекреационные зоны (дачные участки, детские лагеря, туристические базы и т.п.), поселяясь исключительно в постройках человека. Вне населенных пунктов вид встречается крайне редко и его находки здесь следует считать больше случайными, нежели закономерными. Крайнее проявление синантропности и отсутствие конкуренции со стороны других видов, способных в полной мере использовать подобные места обитания, послужили факторами, которые во многом способствовали процессу расширения ареала *P. kuhlii*. Однако, кроме основного пути расселения из районов Нижнего Поволжья, вероятно, существуют и другие. Так, например, находки вида, сделанные в Пензенской области (рисунок, точки 36 – 38) и ближайшая к ним находка в Ульяновской области (рисунок, точка 40) изолированы друг от друга расстоянием в 200 км. Наши попытки в течение последних четырех лет обнаружить его на участке между этими точками дали положительный результат лишь в августе 2009 г., когда несколько зверьков было обнаружено в с. Неверкино Пензенской области (рисунок, точка 40). Поэтому мы не исключаем возможность того, что на территорию Пензенской области *P. kuhlii* мог проникнуть, например, из черноземной зоны России, двигаясь на север вдоль крупных левых притоков р. Дон (реки Хопер, Медведица). Началом этого было освоение в конце 80-х гг. прошлого столетия юга Волго-Донского междуречья.

Продвижение вида на север отмечается также в смежных с запада и востока с Поволжьем регионах. Так, в 2005 г. животные этого вида были отловлены в г. Павловске Воронежской области, в 2008 г. в г. Тамбове (Г. Лада, устн. сообщение) и в пос. Липицы Серпуховского района Московской области (С. Крускоп, устн. сообщение), а в декабре 2008 г. на Южном Урале в с. Чесноковка Перволочского района Оренбургской области (А. Давыгора, устн. сообщение), в г. Магнитогорске и в г. Троицке (Е. Чибилев, устн. сообщение) Челябинской области. Последняя точка находки является самым восточным пределом распространения вида в Европе. Любопытно, что активное расселение вида в настоящее время также происходит в Украине (Загороднюк, Резнік, 2007; Sachanowicz et al., 2006) и в Средней Азии (Стрелков, 2004). Со стороны юга Центральной Европы продвижение вида на север начали отмечать еще с 80-х гг. XX в., когда *P. kuhlii* был зарегистрирован к северу от Альп в Швейцарии, южной Германии, Австрии и Венгрии (Haffner et al., 1991; Feher, 1995; Bauer, 1996; Meschede et al., 1998; Fiedler et al., 1999; Spitzenberger, Bauer, 2001). В настоящее время вид достиг широты 50° и отмечен в Словакии (Ceľuch, Ševčík, 2006; Danko, 2007), Чехии (Reiter et al., 2007) и Польше (Sachnowicz et al., 2006).

На севере своего современного ареала, в условиях крупных поволжских городов (Саратов, Хвалынский, Самара, Балаково, Пенза) животные этого вида находят благоприятные условия не только для летнего пребывания и выведения потомства, но и, по-видимому, для благополучного переживания сложных условий зимы. Этому процессу, вполне очевидно, способствует централизованное и бесперебойное в течение всего холодного периода года отопление, применяемое в различных городских строениях. Постройки человека рукотворные используют как убежища

выводковых колоний и одиночных самцов. Особое значение в расселении имеет огромное количество дачных поселков, так как именно они предоставляют массу потенциальных убежищ и открывают широкие перспективы стабильного существования в районах освоения. В теплый период года животные чаще всего скрываются под железными карнизами, в вертикальных щелях между бетонными перекрытиями и кирпичной кладкой окон, а также за деревянной обшивкой домов. В зимнее время забираются в вентиляционные шахты многоэтажных зданий, на чердаки и подвалы. Не исключено и предположение (Ильин, 2000), что активному расселению отчасти способствует потепление климата, которое в последнее время отмечается в Европе. Смягчение среднемесячной зимней температуры увеличивает шансы вида на успешное выживание в условиях «зоны риска». Доказательством последнего являются участвовавшие в последнее время случаи регистрации вида в зимнее время. В теплые зимы животные могут покидать свои убежища и перемещаться по зданиям, где у них проходила зимовка, и даже вылетать на улицу. Такие случаи неоднократно отмечены в г. Саратове (Шляхтин и др., 2001), г. Балаково (Е. Завьялов, устн. сообщение) и г. Пензе.

По-видимому, у вида кроме процесса естественного «активного» расселения существует еще иной, так называемый «пассивный» способ, например, с помощью автомобильного и железнодорожного транспорта. В таких случаях перевозка осуществляется непроизвольно с багажом и перевозимым грузом. Используя последние как дневные убежища, животные невольно оказываются перемещенными на большие расстояния, что помогает более быстрому освоению ими новых территорий.

Показатель встречаемости *P. kuhlii* в разных частях Поволжья неодинаковый. В настоящее время во всех районах, где вид был отмечен еще до 90-х гг. XX в., его численность заметно выросла. Здесь он стал одним из самых массовых и превзошел по численности аборигенные виды рукокрылых. По направлению с юга на север количество мест находок закономерно сокращается и достигает минимума в лесостепной зоне Среднего Поволжья. Однако, несмотря на относительно низкую здесь встречаемость, нет сомнения, что через некоторое время, при сохранении тенденции к увеличению численности и расширению своего ареала, *P. kuhlii* все же станет обычным и в этой части региона. Не исключено, что в ближайшем будущем обитание вида на востоке Европейской России будет установлено и севернее 53 – 54° с.ш.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследований современного распространения *P. kuhlii* в Поволжье установлено, что в регионе за период 1996 – 2008 гг. вид значительно расширил границы своего ареала. В настоящее время северным пределом его распространения является юг Среднего Поволжья, где он достиг 53°32' с.ш. Основной путь расселения вида проходит по долине р. Волги, а места обитания приурочены к населенным пунктам и территориям, где есть какие-либо строения. Летом в качестве основных жилищ использует пространства под железными карнизами подоконников и крыш, а также полости между балочными перекрытиями и кладкой стены. В

О СОВРЕМЕННОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ *PIPISTRELLUS KUHLII*

зимнее время убежищами служат вентиляционные шахты многоэтажных зданий, чердаки и подвалы.

Показатель «встречаемость» в разных частях региона неодинаковый. Наибольшее количество находок отмечено на юге Поволжья, где за последние 20 лет численность вида возросла почти в 5 раз. По направлению с юга на север встречаемость *P. kuhlii* уменьшается, достигая минимума в лесостепной зоне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисенко А. В. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* 1999. № 2. С. 10 – 19.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.

Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В. Динамика северной границы ареала средиземноморского нетопыря в европейской части России // Тез. докл. VI съезда Териологического о-ва / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1999. С. 92.

Загороднюк И. В., Резник О. С. Экспансия темноголовой формы в ареал типового забарвленой сойки у Донбаси // Беркут. 2007. Т. 16, вып. 1. С. 103 – 109.

Ильин В. Ю. Динамика ареалов трех видов рукокрылых на крайнем юго-востоке Европы // *Plecotus et al.* 2000. № 3. С. 43 – 49.

Капитонов В. И., Григорьев А. К. О находке нетопыря Куля (*Pipistrellus kuhlii*) в Удмуртии // Тез. докл. 2-й Рос. науч.-практ. конф. Ижевск : Изд-во Удмурд. гос. ун-та, 1995. Ч. 2. С. 40 – 41.

Линдеман Г. В., Субботина А. Е. О пролете летучих мышей в глинистых полупустынях Заволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 4. С. 88 – 90.

Святковский Д. В., Завьялов Е. В., Шляхтин Г. В., Семихатова С. Н. Морфологическая характеристика и современное распространение рукокрылых на территории Саратовской области // Фауна Саратовской области. Саратов : Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1996. Т. 1, вып. 1. С. 86 – 97.

Стрелков П. П. Расширение ареалов палеарктическими рукокрылыми (Chiroptera, Mammalia) как пример инвазии в антропогенных биотопах // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 202 – 207.

Стрелков П. П., Ункурова В. И., Медведева Г. А. Новые данные о нетопыре Куля (*Pipistrellus kuhlii*) и динамика его ареала в СССР // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 1. С. 87 – 97.

Стрелков П. П., Ильин В. Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 225. С. 42 – 167.

Шляхтин Г. В., Белянин А. Н., Беляченко А. В., Завьялов Е. В., Мосейкин В. Н., Рябкин В. В., Семихатова С. Н., Сонин К. А., Табачишин В. Г., Щербинин И. В. Обзор фауны млекопитающих Саратовской области // Изв. Саратов. гос. ун-та. Сер. биол. 2001. Вып. спец. С. 378 – 481.

Ярмыш Н. Н., Казаков Б. А. Находки редких видов в Предкавказье // Редкие виды млекопитающих и их охрана : материалы II Всесоюз. совещ. М. : Наука, 1977. С. 65 – 66.

Ярмыш Н. Н., Казаков Б. А., Сони́на И. Ю., Усвайская А. Х. Новые находки рукокрылых на Северном Кавказе // Рукокрылые. (Chiroptera). М. : Наука, 1980. С. 72 – 77.

Bauer K. Ausbreitung der Weißbrandfl edermaus *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819) in Osterreich // Mitt. Landesmus. Joan. Zool. 1996. Bd. 50. S. 17 – 24.

Ceel'uch M., Ševčík M. First record of *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera) from Slovakia // Biologia, Bratislava. 2006. Vol. 61. P. 637 – 638.

Danko Š. Reprodukcia *Hypsugo savii* a *Pipistrellus kuhlii* na východnom Slovensku: ďalšie dokazy o ich šíreni na sever // Vespertilio. 2007. № 11. P. 13 – 24.

Feher C. E. A Feherszelü denever (*Pipistrellus kuhli*) erső magyarorszagy adatai // Denever-kutatas. 1995. № 1. P. 16 – 17.

Fiedler W., Alder H. U., Wohland P. Zweie neue Nachweise der Weißbrandfledermaus (*Pipistrellus kuhli*) für Deutschland // Ztschr. Säugetierk. 1999. Bd. 64. S. 107 – 109.

Haffner M., Stutz H.-P. B., Zumsteg M. First record of Swiss nursery colonies of *Pipistrellus kuhli* (Natterer in Kuhl, 1819) (Mammalia: Chiroptera) north of the Alps // Rev. Suisse Zool. 1991. Vol. 98. P. 702 – 703.

Meschede A., Schlapp G., Weid R. Erstfund einer Weißbrandfledermaus (*Pipistrellus kuhli*, Kuhl, 1819) in Bayern // Nyctalus. N. F. 1998. Bd. 6. S. 547 – 550.

Reiter A., Benda P., Hotovy J. First record of the Kuhl's Pipistrelle, *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817), in the Czech Republic // Lynx. 2007. Vol. 38. P. 47 – 54.

Sachnowicz K., Wower F., Bashta A.-T. Further range extension of *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) in central and eastern Europe // Acta Chiropterologica. 2006. Vol. 8, № 2. P. 543 – 548.

Spitzenberger F., Bauer K. Weißbrandfledermaus *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) // Die Säugetierfauna Österreichs. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft Umwelt und Wasserwirtschaft / ed. F. Spitzenberger. Graz, 2001. P. 245 – 248.

УДК 591.69:597.55

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО РОТАНА
PERCCOTTUS GLENII DYBOWSKI, 1877 (OSTEICHTHYES, ODONTOBUTIDAE)
С МЕСТНЫМИ ВИДАМИ РЫБ:
ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ПРОБЛЕМЫ**

С. Г. Соколов, Е. Н. Протасова, А. Н. Решетников, Е. Л. Воропаева

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

Поступила в редакцию 29.09.09 г.

Взаимодействие интродуцированного ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) с местными видами рыб: паразитологический аспект проблемы. – Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н., Воропаева Е. Л. – Исследования проведены в заполненном водой Неверовском песчаном карьере, расположенном в Рузском районе Московской области. Этот водоём населен 6 видами рыб, в том числе интродуцированным ротаном. У ротана отмечено 12 видов паразитов, большинство из которых циркулирует при участии местных видов рыб. Впервые получены достоверные данные о включении ротана в циркуляцию нативного для водоёма-реципиента вида паразита (*Ergasilis sieboldi*). В циркуляции остальных 11 видов ротан не играет значимой роли, либо эту роль пока не удается оценить количественно.

Ключевые слова: паразиты, *Perccottus glenii*, вид-вселенец, приобретенный ареал.

Interactions of the introduced rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) with aboriginal fish species: a parasitological aspect. – Sokolov S. G., Protasova E. N., Reshetnikov A. N., and Voropaeva E. L. – Studies were made in the water-filled sand-pit Neverovo, located in Ruza district of the Moscow region. This pond is populated with 6 fish species, including the introduced rotan. 12 species of parasites were obtained in rotan, and most of them circulate using aboriginal fish species. Reliable data on rotan taking part in the circulation of a parasite species native for the recipient pond (*Ergasilis sieboldi*) were obtained for the first time. Rotan does not play a significant role in the circulation of other 11 species, or, at least, it is not possible to access its participation quantitatively for now.

Key words: parasites, *Perccottus glenii*, introduced species, acquired area.

ВВЕДЕНИЕ

Ротан – аборигенный вид рыб бассейна р. Амур и некоторых сопредельных водных систем. Начиная с 1916 г. его неоднократно ввозили в Европу, а позднее и в некоторые регионы азиатской части континента. К настоящему времени ротан обнаружен во многих странах северо-западной части Евразии (Решетников, 2001, 2009).

В естественной части ареала паразитофауна ротана исследована достаточно хорошо и насчитывает более шести десятков видов паразитов, в числе которых есть и специфичные для него виды (Стрелков, Шульман, 1971; Ермоленко, 2004; Chen Chin-leu, 1984 и мн. др.).

В пределах приобретенного ареала паразитофауна ротана изучена фрагментарно. Данные о фауне его паразитов относятся к бассейну оз. Байкал (Пронин и

др., 1998; Русинек, 2007 и др.), к бассейну р. Волги (Шигин, 1980; Соколов и др., 2008), а также к речным системам некоторых восточноевропейских государств (Nikolic et al., 2007; Ondračková et al., 2007; Kořuthová et al., 2008, 2009 и др.).

В 2008 г. мы исследовали заражённость ротана паразитами в 4 водоёмах Московской области (Соколов и др., 2008). У ротана из заполненного водой Неверовского карьера был отмечен наиболее разнообразный видовой состав паразитов. В настоящей работе на примере данного водоёма оценена возможность включения ротана в системы параксенных хозяев, связанные с нативными видами паразитов водоёма-реципиента. С этой целью проведено паразитологическое исследование ротана и других видов рыб вышеупомянутого водоёма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Заполненный водой Неверовский песчаный карьер – это изолированный водоём, расположенный в Рузском районе Московской области в окрестностях биостанции ИПЭЭ РАН «Озеро Глубокое». Данный водоём, обозначаемый в дальнейшем как Неверовский карьер, находится в пределах средней части Волжского бассейна. Его площадь около 2 га, наибольшая глубина до 4 м. Дно песчаное. Водная растительность развита очень слабо. Ихтиофауна представлена 6 видами: верховка *Leucaspis dileneatus* (Heckel, 1843), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) (сем. Cyprinidae), окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) (сем. Percidae) и ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (сем. Odontobutidae). Близкородственные ротану виды рыб в данном водоёме отсутствуют.

Материал собран в мае 2008 г. и в мае 2009 г. Использован метод полного паразитологического вскрытия рыб. В 2008 г. исследовано 29 экз. ротана с абсолютной длиной тела (L) 9.1 – 18.5 см (M = 12.6 см). В 2009 г. тем же методом исследовано 30 экз. ротана – 10.0 – 21.0 см (13.9 см), 28 экз. ерша – 11.3 – 15.9 см (12.5 см), 30 экз. окуня – 7.9 – 14.0 см (10.6 см), 29 экз. верховки – 7.4 – 9.7 см (8.5), 27 экз. карася серебряного – 13.7 – 20.0 см (16.3 см) и 1 экз. малочисленной в данном водоёме плотвы – 19.0 см. Дополнительно, на заражённость паразитическими рачками, обследованы жабры у 50 экз. ротана с длиной тела (L) 9.2 – 15.4 см, 2 экз. ерша – 11.2 – 11.5 см, 15 экз. окуня – 7.5 – 8.8 см и 13 экз. верховки – 7.5 – 9.5 см.

Фиксацию и последующую обработку паразитов проводили общепринятыми методами (Быховская-Павловская, 1985). Измерение зависимости между длиной тела рыб и количеством паразитирующих на них особей *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832 осуществлено с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмерна (R_s). Значимость различий между выборками рыб по параметру «встречаемость» оценивали с использованием ϕ -критерия Фишера, по параметру «индекс обилия» – с использованием непараметрического критерия Уилкоксона; различия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$. В таблицах встречаемость паразита и индекс обилия выражены эмпирическими значениями и их статистическими ошибками.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В мае 2008 и 2009 гг. у ротана зарегистрировано по 7 видов паразитов (табл 1, 2). В 2009 г. не зарегистрирован ряд видов, найденных у ротана в предыдущий год. В то же время отмечены новые компоненты паразитофауны – *Gyrodactylus gurleyi* Price, 1937 emend. Sokolov, 2000 (= *G. longoacuminatus* f. *typica* Žitnan, 1964) и 4 вида инфузорий. Общими для обоих лет исследования были только 2 вида – *Trichodina mutabilis* Kazubski et Migala, 1968 и *Ergasilus sieboldi*. Встречаемость и индекс обилия *E. sieboldi* в 2009 г. были значимо выше, чем в 2008 г. В большой по численности выборке ротана 2009 г. наблюдается слабовыраженная тенденция к увеличению интенсивности инвазии *E. sieboldi* с возрастанием длины тела рыб ($R_s = 0.324$ при $p = 0.01$). Все рачки, найденные у этого вида рыб, были зрелыми, с яйцевыми мешками.

Таблица 1

Паразиты ротана в Неверовском карьере

Паразит	Год исследования и параметры заражённости					
	2008 г. (n = 29 экз.)			2009 г. (n = 30 экз.)		
	Встречаемость, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия	Встречаемость, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия
Trichodinidae gen. spp.	96.6±3.4	–	–	100±0	–	–
<i>Gyrodactylus gurleyi</i>	–	–	–	3.3±3.3	1	0.03±0.03
<i>G. longiradix</i>	10.3±5.7	1	0.10±0.06	–	–	–
<i>G. sprostonae</i>	6.9±4.7	1–2	0.10±0.08	–	–	–
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	6.9±4.7	1	0.07±0.05	–	–	–
<i>Ergasilus sieboldi</i>	27.6±8.3	1–3	0.45±0.16	65.0±5.3*	1–29*	2.40±0.49*
Неидентифицированные кокцидии	3.4±3.4	–	–	–	–	–

* – Объем выборки ротана с учетом дополнительно исследованных особей – 80 экз.

Таким образом, паразитофауна ротана Неверовского карьера представлена 12 видами. В нашей публикации 2008 г. для ротана Неверовского карьера указан только один вид триходин – *Trichodina nigra* Lom, 1960 (Соколов и др., 2008). Дополнительное исследование препаратов позволило дать новое заключение о видовой принадлежности собранных инфузорий (см. табл. 2). При дополнительном исследовании препаратов «кишечных жгутиконосцев», найденных ранее у ротана из этого водоема (Соколов и др., 2008), установлено, что они представляют собой разные стадии развития кокцидий (микрогаметоциты, микрогаметы, ооциты), видовая идентификация которых затруднительна.

Мы не нашли паразитов, относящихся к аборигенной амурской фауне. Все отмеченные у ротана паразиты с выясненной видовой принадлежностью имеют широкое, как минимум палеарктическое распространение. Они, безусловно, составляют нативную группу видов для водных экосистем Восточной Европы.

Состав паразитов и параметры заражённости 5 других обследованных видов рыб Неверовского карьера приведены в табл. 3.

Таблица 2

Видовой состав инфузорий сем. Trichodinidae и метацеркарий р. *Diplostomum* у рыб Неверовского карьера

Паразит	Ротан		Ёрш	Окунь	Карась серебряный	Верховка	Плотва
	2008 г.	2009 г.					
<i>Trichodina acuta</i>	–	+	–	+	–	–	–
<i>T. mutabilis</i>	+	+	–	–	+	–	–
<i>T. pediculus</i>	–	+	–	–	–	+	–
<i>T. reticulata</i>	–	+	–	–	+	–	–
<i>Trichodina</i> sp.	+	–	+	–	–	+	+
<i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1950)	–	+	–	–	–	–	–
<i>T. percarum</i> (Dogiel, 1940)	–	–	–	+	–	–	–
<i>Trichodinella</i> sp.	–	–	–	–	+	–	–
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	+	–	+	–	+	+	–
<i>D. huronense</i> sensu Shigin, 1993	–	–	+	–	+	+	+
<i>D. spathaceum</i> sensu Shigin, 1986	–	–	+	–	+	+	–
<i>D. paracaudum</i> sensu Niewiadomska, 1987 ex part.	–	–	+	–	–	+	–
<i>Diplostomum</i> sp.	–	–	–	+	–	–	–

Ротан имеет общих паразитов с большинством из исследованных видов рыб. Лишь с плотвой, представленной в нашем материале одним экземпляром, у него не отмечено общих видов. Видами, встреченными как на ротане, так и на других видах рыб, являются *Gyrodactylus gurleyi*, *G. sprostonae* Ling, 1962, *Diplostomum chromatophorum* (Brown, 1931), *Trichodina acuta* Lom, 1961, *T. pediculus* Ehrenberg, 1838, *T. mutabilis* Kazubski et Migala, 1968, *T. reticulata* Hirschmann et Partsch, 1955 и *Ergasilus sieboldi*.

Гиродактилюсы у ротана крайне редки и малочисленны. Все три отмеченных у ротана вида гиродактилюсов не характерны для него. Облигатными хозяевами данных моногеней являются карповые подсем. Cyprininae (*Gyrodactylus gurleyi*, *G. sprostonae*) и окуневые сем. Percidae (*G. longiradix* Malmberg, 1957) рыбы (Эргенс, 1985). Интересно, что *G. longiradix* в Неверовском карьере на своих облигатных хозяевах не был обнаружен. По-видимому, в исследованном водоёме данный вид имеет очень низкую численность. Скорее всего, присутствие указанных видов моногеней на ротане носит случайный характер.

Diplostomum chromatophorum не имеет строгой приуроченности к какой-либо систематической группе пресноводных рыб. Тем не менее, он редко встречается у ротана. За два года исследований у него отмечены только 2 особи этого паразита. Согласно экспериментальным исследованиям А. А. Шигина (1982) ротан чрезвычайно устойчив к заражению церкариями *D. chromatophorum*. Исследованиями этого автора, проведенными в бассейне р. Сходня (Московская обл.), показано, что даже в интенсивном очаге диплостомоза заражённость ротана хрусталиковыми формами рода *Diplostomum* Nordmann, 1832 ничтожно мала (Шигин, 1980). Заметим, что хрусталиковые формы р. *Diplostomum* редки у ротана и в зоне его естественного распространения (Стрелков, 1971; Ермоленко, 2004). Во многих точках нативного ареала ротана эти паразиты у него не обнаружены (бассейн Амура и водоёмы Приморья (Ахмеров, 1962; Ройтман, 1963; Белоус 1971; Стрелков, 1971;

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО РОТАНА

Ермоленко, 1992; Шедько, 2001); р. Ляохе (Chen Chin-leu, 1984)). Только в прудах Хабаровского рыбхоза хрусталиковые формы р. *Diplostomum* отмечены у ротана с относительно высокой частотой (20%), однако их видовая принадлежность не была определена.

Таблица 3

Видовой состав паразитов и параметры инвазии
(встречаемость, интенсивность инвазии, индекс обилия)
окуневых и карповых рыб Неверовского карьера

Паразит	Ёрш (n = 28 экз.)	Окунь (n = 30 экз.)	Карась серебряный (n = 27 экз.)	Верховка (n = 29 экз.)	Плотва (n = 1 экз.)
<i>Eimeriida</i> gen. sp.	–	–	3.7±3.6%	–	–
<i>Apiosoma</i> spp.	60.0±8.9%	93.3±4.6%	3.7±3.6%	58.6±9.1%	+
<i>Capriniana piscius</i> (Bütschli, 1889)	3.3±3.3%	43.3±9.0%	–	–	–
<i>Hemiophrys branchiarum</i> (Wenrich, 1924)	–	3.3±3.3%	–	–	–
<i>Epistylis</i> sp.	10.0±5.5%	3.3±3.3%	–	37.9±9.0%	–
Trichodinidae gen. sp.	83.3±6.8%	93.3±4.6%	44.4±9.6%	93.1±4.7%	+
<i>Dactylogyrus rarissimus</i> Gussev, 1966	–	–	–	–	1 экз.
<i>D. alatus</i> f. <i>typica</i> Linstow, 1878	–	–	–	13.8±6.4% 1 экз. 0.14±0.07	–
<i>D. micracanthus</i> Nybelin, 1937	–	–	–	–	1 экз.
<i>Dactylogyrus</i> spp.*	–	–	77.8±8.0% 1 – 14 экз. 3.59±0.72	–	–
<i>Gyrodactylus gurleyi</i>	–	–	85.2±6.8% 1–74 экз. 19.33±3.89	–	–
<i>G. sprostonae</i>	–	–	7.4±5.0% 1–3 экз. 0.15±0.12	–	–
<i>Gyrodactylus tulensis</i> Ergens, 1988	–	–	–	48.3± 9.3% 1–11 экз. 1.66±0.49	–
<i>Diplostomum</i> spp.	100±0% 1–12 экз. 3.57±0.51	23.3±7.7% 1–3 экз. 0.30±0.13	33.3±9.1% 1–3 экз. 0.56±0.11	79.3±7.5% 1–24 экз. 4.93±1.04	6 экз.
<i>Ergasilus sieboldi</i> **	90.0±5.5% 1–6 экз. 2.50±0.30	–	–	–	–

* Комплекс видов, паразитирующих на карасе: *D. baueri* Gussev, 1955, *D. crassus* Kulwicz, 1927, *D. formosus* Kulwicz, 1927, *D. intermedius* Wegener, 1910 и *D. anchoratus* (Dujardin, 1845); ** – объем выборок рыб с учетом дополнительно исследованных особей: ёрш – 30 экз., окунь – 45 экз., верховка – 42 экз.

Отмеченные у ротана инфузории сем. Trichodinidae так же, как и *D. chromatophorum*, не имеют узкой специфичности к хозяину. Их встречаемость у этого вида рыб высокая. Однако определение численности каждого из паразитирующих на

ротане видов Trichodinidae практически не осуществимо. В этой связи детальный сравнительный анализ заражённости ротана и других видов рыб Неверовского карьера отдельными видами триходинид невозможен. Ротан, очевидно, вовлечен в циркуляцию этих видов, однако масштабы участия его в данном процессе не поддаются оценке. Два из зарегистрированных нами вида триходин (*Trichodina acuta* и *T. mutabilis*) отмечены у ротана также и в нативной части его ареала (Ермоленко, 2004 и др.).

Рачок *E. sieboldi* – единственный вид многоклеточных паразитов с высокой частотой встречающийся у ротана в Неверовском карьере. Ёрш является в данном водоёме еще одним видом рыб, у которого отмечен этот паразит. В 2009 г. встречаемость рачка у ерша была значимо выше таковой у ротана. Однако индекс обилия этого паразита у обоих видов рыб практически одинаков (см. табл. 1, 3). *Ergasilus sieboldi* в ареале паразитирует у широкого круга рыб. На ерше он зарегистрирован во многих регионах Восточной Европы; обычно заражённость ерша данным рачком весьма высокая (Шульман, Чернышева, 1969; Змерзлая, 1972; Шульман и др., 1974 и др.). В то же время у ротана *E. sieboldi* отмечен впервые. Важным обстоятельством является отсутствие этого вида в зоне естественного распространения ротана (Гусев, 1987). Между тем ротан является полноценным (=настоящим, по терминологии Шульца, Гвоздева, 1972) хозяином *E. sieboldi*. На это указывают репродуктивная зрелость рачков, паразитирующих на ротане, и высокая заражённость его данным видом паразита. Таким образом, в Неверовском карьере ротан и ёрш входят в паразитарную систему *E. sieboldi* на правах параксенных хозяев. Близость значений индекса обилия *E. sieboldi* у обоих видов рыб позволяет сделать следующее предположение. При условии равной численности ерша и ротана в водоёме они играют равноценную роль в циркуляции этого рачка. При изменении соотношения численности этих видов рыб один из них (имеющий большую численность) будет брать на себя роль основного хозяина в паразитарной системе *E. sieboldi*. При этом нельзя упускать из внимания хоть и слабую, но все же проявляющуюся зависимость между размером ротана и интенсивностью заражения его данным рачком. В этой связи возможность перехода ротана на главенствующие позиции в паразитарной системе *E. sieboldi* определяется не только абсолютной численностью ротана в водоёме, но и распределением ротана по размерному ряду.

В районе биостанции «Озеро Глубокое» ротан впервые появился в 1950 г. в пруду усадьбы Тараканово, в который был выпущен после аквариумного содержания. Из Таракановского пруда рыболовы перенесли его в соседние водоёмы (Спановская и др., 1964; Решетников, Решетникова, 2002). Видовой состав паразитов у ротана в Таракановском пруду беден; *E. sieboldi* не обнаружен (Соколов и др., 2008). Данный рачок не отмечен и у ротана в ряде близлежащих к Таракановскому пруду водоёмов, включая оз. Глубокое (Соколов и др., 2008; наши неопубликованные данные). По-видимому, особи-основатели «неверовской» популяции ротана до вселения в карьер не были заражены этим паразитом. Ротан приобрел *E. sieboldi* уже в самом карьере. Одним из основных факторов перехода *E. sieboldi* на нового хозяина, без сомнения, стала эвригостальность данного паразита. Скорее всего, *E. sieboldi* попал в исследуемый водоём вместе с ершом – нативным хозяином это-

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО РОТАНА

го паразита. В целом наши результаты согласуются с известной закономерностью формирования паразитофауны рыб при их интродукции, согласно которой вселенец, при отсутствии близкородственных к нему видов, чаще всего заражается от местных рыб неспецифичными паразитами (Бауер, 1946; Петрушевский, 1954).

Известные по литературе репрезентативные паразитологические данные о ротане как виде-вселенце относятся к бассейну оз. Байкал. В байкальском бассейне у этой рыбы отмечено как минимум 11 видов паразитов, которых можно считать нативными для данной водной системы (Пронин и др., 1998; Русинек, 2007). Однако заражённость ротана этими видами низкая. Исключение составляют *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) и *D. chromatophorum*. Встречаемость последнего из указанных видов в оз. Гусиное достигает 59.1%, а индекс обилия – 2.30 (Пронин и др., 1998). Между тем рассмотренные выше факты дают повод усомниться в правильности видовой идентификации этих паразитов.

Таким образом, нами впервые получены достоверные данные об интеграции ротана в паразитарную систему, сформированную нативным для водоёма-реципиента видом паразита (*Ergasilus sieboldi*), с которым ротан не имел контакта в естественной части своего ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Неверовском карьере, расположенном на территории приобретенного ареала, на ротана переходят паразиты, жизненный цикл которых осуществляется при участии местных видов рыб. Для одних паразитов («окуневые» и «карповые» виды гиродактилюсов, *Diplostomum chromatophorum*) ротан является случайным хозяином и не играет значимой роли в их циркуляции. Для других он служит полноценным в физиологическом и экологическом аспектах хозяином, интегрированным в их паразитарные системы. Включение ротана в нативную для водоёма-реципиента паразитарную систему регистрируется впервые. Эта система сформирована эвригостальным веслоногим рачком *Ergasilus sieboldi*. В исследованном водоёме ротан вместе с ершом – нативным хозяином этого паразита, составляет круг параксенных хозяев *E. sieboldi*, заражённых с высокой частотой и индексом обилия. Не вызывает сомнений, что ротан Неверовского карьера интегрирован и в паразитарные системы нескольких видов сем. Trichodinidae, однако количественная оценка этого явления пока не представляется возможной.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00679а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахмеров А. Х. К познанию фауны трематод рыб бассейна р. Амура // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. М. : Наука, 1962. Т. 11. С. 22 – 31.

Бауер О. Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоёмов СССР // Тр. Ленинград. о-ва. естествоиспыт. 1946. Т. 69. С. 7 – 21.

Белоус Е. В. Рыбы и земноводные Приморья как дополнительные и резервуарные хозяева гельминтов человека и животных // Паразиты животных и растений Дальнего Востока. Владивосток : Дальневосточное кн. изд-во, 1971. С. 3 – 10

- Быховская-Павловская И. Е.* Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 121 с.
- Гусев А. В.* Подкласс веслоногие ракообразные Copepoda // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. Т. 3. С. 382 – 515.
- Еловенко В. Н., Данилов В. И.* К паразитофауне ротана *Perccottus glehni* Dyb. в Хабаровском рыбохозе // Рыбное хозяйство : экспресс-информация. Сер. Рыбохозяйственное использование внутренних водоёмов. М., 1980. Вып. 4. С. 1 – 5.
- Ермоленко А. В.* Паразиты рыб пресноводных водоёмов континентальной части бассейна Японского моря / Биолого-почвенный институт ДВО РАН. Владивосток, 1992. 283 с.
- Ермоленко А. В.* Фауна паразитов головешки ротана *Perccottus glehni* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. 2004. Т. 38. С. 251 – 256.
- Змерзлая Е. И.* *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, его развитие, биология и эпизоотологическое значение // Изв. ГосНИИРХ. 1972. Т. 80. Паразиты и болезни рыб в озерах Северо-Запада РСФСР. С. 132 – 178.
- Петрушевский Г. К.* Изменения паразитофауны рыб в связи с их акклиматизацией // Тр. проблемных и тематических совещ. 1954. Вып. 4. С. 29 – 38.
- Пронин Н. М., Селгеби Д. Х., Литвинов А. Г., Пронина С. В.* Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира : ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnocephalus cernuus*) в оз. Верхнее // Сиб. экол. журн. 1998. Т. 5. С. 397 – 406.
- Решетников А. Н.* Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоёмах Подмосковья // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. С. 352 – 361.
- Решетников А. Н.* Современный ареал рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 1. С. 17 – 27.
- Решетников А. Н., Решетникова Н. М.* Чужеродные виды в заказнике «Озеро Глубокое» // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. М. ; Тула : Гриф и К, 2002. Т. 8 С. 172 – 190.
- Ройтман В. А.* Гельминтофауна рыб бассейна реки Зеи и ее эколого-географическая характеристика : дис. ... канд. биол. наук. М., 1963. 722 с.
- Русинек О. Т.* Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 571 с.
- Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н., Пельгунов А. Н., Воропаева Е. Л.* Паразитофауна ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes: Odontobutidae) в некоторых водоёмах Московской области // Биоразнообразии и экология паразитов наземных и водных ценозов : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию со дня рождения акад. К. И. Скрябина. М. : Изд-во РАСХН, 2008. С. 365 – 367.
- Спановская В. Д., Савваитова К. А., Попова Т. Л.* Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb. fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. С. 632 – 643.
- Стрелков Ю. А.* Дигенетические сосальщики рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Т. 25. С. 120 – 139.
- Стрелков Ю. А., Шульман С. С.* Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сб. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Т. 25. С. 196 – 292.
- Шедько М. Б.* Распространение метацеркарий трематод семейства *Diplostomidae* в пресноводных экосистемах Приморья // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Владивосток, 2001. Вып. 1. С. 96 – 104.
- Шугин А. А.* Трематоды рода *Diplostomum* в биоценозах форелевого хозяйства «Сходня» // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. М. : Наука, 1980. Т. 30. Гельминты водных и наземных биоценозов. С. 140 – 202.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО РОТАНА

Шигин А. А. Изучение приживаемости церкарий *Diplostomum spathaceum* (Trematoda, Diplostomatidae) у рыб // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. М. : Наука, 1982. Т. 31. Гельминты водных животных. С. 150 – 181.

Шульман Р. Е., Чернышева Н.Б. Паразитофауна отдельных видов рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л. : Изд-во ЛГУ, 1969. С. 59 – 87.

Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 107 с.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии : в 2 т. М. : Наука, 1972. Т. 2. 515 с.

Эргенс Р. Отряд Gyrodactylea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. Т. 2. С. 269 – 346.

Chen Chin-leu Parasitological fauna of fishes from Liao He of China // Parasitic organisms of freshwater fish of China. Beijing : Agricultural Publishing House, 1984. P. 41 – 81.

Košuthová L., Koščo J., Miklisová D., Letková V., Košuth P., Manko P. New data on an exotic *Nippoaenia mogurndae* (Cestoda), newly introduced in Europe // Helminthologia. 2008. Vol. 45. P. 81 – 85.

Košuthová L., Koščo J., Letková V., Košuth P., Manko P. New records of endoparasitic helminthes in alien invasive fishes from the Carpathian region // Biologia. 2009. Vol. 64. P. 776 – 780.

Nikolic V., Zimonovic P., Karan Znidarsic T. First record in Europe of a nematode parasite in Amur sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) // Bul. Eur. Ass. Fish. Pathol. 2007. Vol. 27. P. 36 – 38.

Ondračková M., Dávidová M., Blažek R., Koubková B., Lamková K., Przybylski M. Paraziti neprivodního hlavackovce amurského *Percottus glenii* (Odontobutidae) v povodí řeky Visly, Polsko // Zoological Days : Book of Abstracts. Czech Republic, Brno, 2007. P. 106.

**ВЛИЯНИЕ АРОМАТИЧЕСКИХ КСЕНОБИОТИКОВ
НА АКТИВНОСТЬ ВНУТРИКЛЕТОЧНЫХ ФЕРМЕНТОВ
ЭЛОДЕИ КАНАДСКОЙ (*ELODEA CANADENSIS*)**

**А. С. Трегуб¹, Н. Н. Позднякова², В. С. Гринев²,
М. Д. Гольдфейн¹, О. В. Турковская²**

¹ Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83.

² Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН
Россия, 410049, Саратов, просп. Энтузиастов, 13
E-mail: GoldfeinMD@info.sgu.ru

Поступила в редакцию 19.03.10 г.

Влияние ароматических ксенобиотиков на активность внутриклеточных ферментов элодеи канадской (*Elodea canadensis*). – Трегуб А. С., Позднякова Н. Н., Гринев В. С., Гольдфейн М. Д., Турковская О. В. – Изучено влияние ароматических углеводородов (фенола, толуола, нафталина, фенантрена и флуорена) на активность эндоферментов водного растения элодеи канадской. В растительной вытяжке выявлены активности оксидазы, тирозиназы и пероксидазы, меняющие свои значения в зависимости от pH и химической природы ксенобиотика. Обнаружена устойчивость тирозиназы к действию исследуемых соединений, в отличие от пероксидазы и оксидазы, активность которых, в основном, снижалась. Показана существенная убыль содержания фенола и толуола в вытяжке элодеи, свидетельствующая о процессах детоксикации этих веществ растительными ферментами.

Ключевые слова: *Elodea canadensis*, активность ферментов, ароматические углеводороды, ксенобиотики.

Effect of aromatic xenobiotics on the activity of intracellular enzymes of *Elodea canadensis*. – Tregub A. S., Pozdnyakova N. N., Grinev V. S., Goldfein M. D., and Turkovskaya O. V. – The effect of aromatic hydrocarbons (phenol, toluene, naphthalene, phenanthrene, and fluorene) on the activity of endoenzymes of the aquatic plant *Elodea canadensis* was investigated. In a plant extract, the activities of oxidase, tyrosinase, and peroxylase were revealed, which changed their values depending on pH and on the chemical nature of the xenobiotic. Tyrosinase was tolerant to the action of the compounds under study, as distinct from peroxylase and oxidase, whose activity decreased substantially. There was a considerable decline in the phenol and toluene content in the *Elodea* extract, attesting to the detoxication of these substances by plant enzymes.

Key words: *Elodea canadensis*, enzyme activity, aromatic hydrocarbons, xenobiotics.

ВВЕДЕНИЕ

Высокая степень вовлечения прибрежных зон морей и рек в хозяйственную деятельность приводит к накоплению в воде и осадках всевозможных загрязняющих веществ, в том числе ароматических углеводородов как моно-, так и полициклических, обладающих целым комплексом опасных для живых организмов свойств. Высшие водные растения являются одним из основных компонентов самоочищения водоёмов, обладая способностью поглощать, аккумулировать и метаболлизировать многие поллютанты. Превращение ксенобиотиков в растениях сопро-

вождается процессами окислительной деградации, которые катализируются в основном такими ферментами, как пероксидазы и фенолоксидазы.

Пероксидазы – широко распространенная группа ферментов, осуществляющих окисление субстрата в присутствии H_2O_2 . Ввиду широкого функционального разнообразия они принимают участие во многих физиологических и детоксикационных процессах. Растительные пероксидазы способны окислять моно- и полициклические ароматические соединения, такие как фенол, гидрокситолуол, бенз[а]пирен, диметилаланин и др. (Заалишвили и др., 2000; Квеситадзе и др., 2005).

Фенолоксидазы также вносят значительный вклад в процесс деградации ароматических углеводов. Эта группа медьсодержащих ферментов, находящихся в растениях в активном и латентном состоянии, включает в себя фенолоксидазы тирозиназного и лакказного типа. Широкий ряд ароматических веществ фенольной природы может являться субстратом этих ферментов (Квеситадзе и др., 2005).

Исходя из того, что присутствие поллютантов в воде оказывает воздействие на биохимические процессы в клетках водных растений и, в первую очередь, на их ферментативный аппарат, целью проведенного исследования явилось изучение влияния ряда ароматических ксенобиотиков на активность эндоферментов элодеи канадской.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований являлась элодея канадская (*Elodea canadensis*), культивируемая в комнатных условиях. Для получения вытяжки, представляющей собой грубый ферментный препарат, 0,5 г побегов элодеи измельчали и гомогенизировали в охлажденной керамической ступке с 2 мл 50 мМ ацетатного (рН 5.0), или 50 мМ Na-фосфатного (рН 6.5), или 50 мМ Трис-НСl (рН 9.0) буфера. Гомогенат сливали в мерную колбу и доводили объем тем же буфером до 25 мл. Неразрушенные клетки и их фрагменты осаждали центрифугированием в течение 10 мин при 5000 об./мин. В вытяжку вносили тот или иной ксенобиотик до конечной концентрации 0,2 мМ и инкубировали в течение 3 ч. В качестве ксенобиотиков ароматического ряда были использованы монофенолы (фенол и толуол) и полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) (нафталин, фенантрен и флуорен). ПАУ предварительно растворяли в 100 мкл хлороформа, фенол – в 100 мкл H_2O , толуол вносили без разбавления. Для определения содержания ксенобиотиков в вытяжке после инкубирования проводили их экстрагирование 10 мл хлороформа с последующим определением методом газовой хроматографии: хроматограф Shimadzu 2010 (Япония), колонка Equity-1 (Supelco, США), пламенно-ионизационный детектор, газ-носитель – гелий.

Определение ферментативной активности вытяжки элодеи проводили спектофотометрически на СФ-26 в кварцевых кюветах с длиной оптического пути 1 см. За единицу активности принимали количество фермента, катализирующего превращение 1 мкмоль субстрата или образование 1 мкмоль продукта в мин и рассчитывали как единицы (Ед.) на мл вытяжки. Удельную активность определяли как мкмоль/мин/мг белка. Активность ферментов измеряли в начале эксперимента и через 3 ч их инкубирования с соответствующим ксенобиотиком или без него (кон-

троль). Активность тирозиназы выявляли по образованию продукта окисления из *L*-дигидроксифенилаланина (*L*-ДОФА) при 475 нм (Pomerantz and Myrthy, 1974). Активность лакказы оценивали по образованию продуктов окисления сирингальдазина при 525 нм (Leonowicz and Crzywnowicz, 1981), диаммонийной соли 2,2'-азино-бис-3-этилбензотиазолин-6-сульфоновой кислоты (АБТС) (Niku-Paavola et al., 1988) и пирокатехина при 410 нм (Королева и др., 2001). Активность пероксидазы определяли при 436 нм по образованию продукта окисления АБТС в присутствии H_2O_2 и рассчитывали как разницу между активностью фермента в присутствии H_2O_2 и без нее.

Концентрацию белка определяли по методу Bradford (Bradford, 1976).

Все эксперименты проводили в трех повторах. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программы Microsoft Excel Office XP, а также общепринятым методом с использованием *t*-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось выше, в нейтрализации ароматических ксенобиотиков в растительной клетке могут быть задействованы две группы ферментов: фенолоксидазы (лакказного и тирозиназного типа) и пероксидазы (Лукнер, 1979).

Сирингальдазин – тестовый субстрат для определения активности лакказы (Leonowicz, Crzywnowicz, 1981). В ходе эксперимента была выявлена только следовая активность вытяжки по отношению к данному веществу, не превышающая 0.1 Ед./мл. При использовании АБТС, который также является субстратом лакказы, ее активности не обнаружено. Вместе с тем в вытяжке была выявлена активность по отношению к пирокатехину (15.4 Ед./мл), причем достаточно высокая по сравнению с таковой к АБТС и сирингальдазину. Сопоставляя полученные результаты с данными литературы (Pozdnyakova et al., 2006), можно предположить, что выявленное нами окисление пирокатехина может быть результатом реакции, катализируемой оксидазой нелакказной природы.

Тестовым субстратом для определения активности тирозиназы является *L*-ДОФА. Было обнаружено присутствие этого фермента в исследуемом материале с активностью, достигающей 28 Ед./мл. В растительной вытяжке наблюдалась активность еще одного фермента – пероксидазы, которая превышала тирозиназную в 3 раза и составляла 86 Ед./мл.

Таким образом, в вытяжке элодеи установлены активности трех ферментов: оксидазы, тирозиназы и пероксидазы, которые существенно реагировали на рН и природу вносимого ксенобиотика.

Известно, что оптимум активности оксидаз и пероксидаз находится в кислой области (McEldoon et al., 1995), а тирозиназ – в нейтральной и щелочной (Sanches-Ferre, 1995). В этой связи для дальнейших исследований были выбраны буферные растворы с рН 5.0, 6.5 и 9.0. Их использование для получения вытяжек показало, что при повышении рН увеличивается количество экстрагируемого белка от 1.75 мг/мл (рН 5.0) до 14.1 мг/мл (рН 9.0) (рисунок).

Вместе с тем наибольшая активность пероксидазы (285 Ед./мл) и тирозиназы (44.9 Ед./мл) была выявлена при значении рН экстрагирующего буфера 6.5, тогда

ВЛИЯНИЕ АРОМАТИЧЕСКИХ КСЕНОБИОТИКОВ

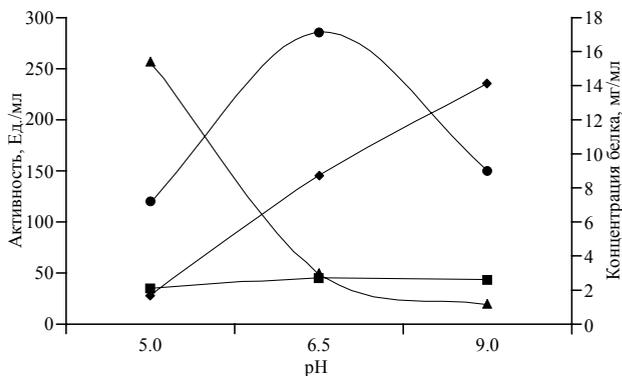
как максимальная активность оксидазы была обнаружена при pH 5.0. Эта особенность может быть как результатом большей экстракции ферментов, так и их большей стабильности при кислых значениях pH. Инкубирование полученной вытяжки в течение 3 ч при комнатной температуре показало, что выявленные ферменты сохраняли активность независимо от pH экстрагирующего буфера.

В ходе инкубации вытяжки *E. canadensis* с моноароматическими веществами и ПАУ контролировалось содержание ксенобиотиков (через 3 ч), в результате была обнаружена их убыль из реакционной смеси, зависящая от pH и химической природы ксенобиотика. По опубликованным ранее данным (Тумайкина и др., 2008),

убыль фенола увеличивалась при смещении pH в щелочную сторону и была максимальной (53.2%) при pH 9.0. Убыль толуола также была максимальной (61%) при щелочном значении pH. По нашим данным, в случае ПАУ содержание нафталина во всех вариантах не менялось, максимальное снижение содержания фенантрена и флуорена – на 23% – обнаружено при pH 5.0 и 6.5 соответственно, убыли всех ПАУ при pH 9.0 не происходило. Полученные результаты (табл. 1) и сопоставление их с данными литературы позволяют предположить, что

убыль фенола и толуола может быть результатом реакции, катализируемой тирозиназой, так как эти вещества являются субстратами данного фермента (Лукнер, 1979), а убыль ПАУ может быть отнесена к действию пероксидазы и/или оксидазы, которые, как известно (Günther et al., 1998), могут катализировать окисление подобных соединений.

В табл. 2 представлены результаты исследования влияния ксенобиотиков на активность ферментов при инкубировании вытяжки элодеи в буферах с различными значениями pH. Обнаружено, что независимо от pH активность тирозиназы увеличивалась от 1.3 до 4 раз в зависимости от использованного ксенобиотика.



Зависимость активности тирозиназы (■), пероксидазы (●), оксидазы (▲) и концентрации белка (◆) от pH экстрагирующего буфера

Таблица 1
Убыль ксенобиотиков под воздействием вытяжки *E. canadensis* (% от контроля)

Ксенобиотик	pH		
	5.0	6.5	9.0
Фенол	19.8*	22.2*	53.2*
Толуол	57.1*	10.1*	61.2*
Нафталин	0	0	0
Фенантрен	23	0	0
Флуорен	12	23	0

Примечание. Ошибка всех результатов не превышала 10%; * – данные из работы Ю. А. Тумайкиной и др. (2008).

Исключение составили нафталин и толуол, в присутствии которых происходило незначительное снижение активности этого фермента.

Таблица 2

Влияние ароматических ксенобиотиков на активность внутриклеточных ферментов элодеи канадской, Ед./мл

рН	Фенол		Толуол		Нафталин		Фенантрен		Флуорен	
	Исх.	3 ч	Исх.	3 ч	Исх.	3 ч	Исх.	3 ч	Исх.	3 ч
Тирозиназа										
5.0	35.	67.3	28.1	113.5	103.5	100.0	65.4	84.6	98.4	107.6
6.5	44.9	126.2	128.4	107.3	77.8	90.5	75.1	119.5	59.5	110.3
9.0	43.2	73.5	53.8	93.5	70.3	65.7	72.2	110.0	59.2	99.5
Оксидаза										
5.0	7.1	15.6	18.1	28.1	43.2	16.6	26.6	9.0	32.8	13.8
6.5	30.8	25.2	22.8	12.8	21.4	22.3	25.6	17.1	17.6	5.2
9.0	29.0	17.6	11.8	12.3	16.1	5.2	16.2	12.4	19.0	3.8
Пероксидаза										
5.0	86.0	102.0	166.3	157.1	99.6	98.2	136.2	103.2	139.1	129.0
6.5	209.3	285.2	243.7	227.9	100.3	111.8	180.6	120.4	141.9	149.1
9.0	202.1	150.5	301.0	236.5	80.3	103.2	147.7	176.3	202.1	137.6

* – Ошибка всех результатов не превышала 10%.

При исследовании активности оксидазы обнаружено ингибирующее действие ксенобиотиков при рН 6.5 и 9.0, за исключением нафталина и толуола, которые оказывали лишь слабое влияние. Вместе с тем при рН 5.0 воздействие исследуемых веществ было неоднозначным: монофенолы приводили к повышению активности, тогда как ПАУ – к ее снижению.

Пероксидаза *E. canadensis*, в отличие от тирозиназы, оказалась более подверженной ингибирующему действию ксенобиотиков. Так, при рН 5.0 все исследованные вещества снижали ее активность. Исключение составил фенол, в присутствии которого отмечено незначительное повышение активности этого фермента, которое наблюдалось и при рН 6.5. При этом значении рН толуол и фенантрен ингибировали активность пероксидазы, а нафталин и флуорен на нее практически не влияли. При рН 9.0 монофенолы и флуорен ингибировали активность этого фермента, тогда как нафталин и фенантрен ее повышали.

Таким образом, в вытяжке элодеи канадской были выявлены активности трех ферментов: тирозиназы, пероксидазы и оксидазы. Обнаружено, что они менялись в присутствии ряда ароматических ксенобиотиков и были рН-зависимыми. В целом тирозиназа оказалась более устойчивой к действию исследованных ароматических соединений, тогда как активности пероксидазы и оксидазы ингибировались их присутствием.

Полученные результаты важны для понимания процессов адаптации, происходящих в клетках водных растений в ответ на присутствие ароматических углеводородов, которые могут попадать в водоёмы с нефтепродуктами и стоками промышленных предприятий и, обладая определенной растворимостью в воде, прони-

ВЛИЯНИЕ АРОМАТИЧЕСКИХ КСЕНОБИОТИКОВ

кость в растения. Выявленные особенности биохимической активности элодеи в зависимости от воздействующих факторов могут быть использованы при разработке экологически значимых биотехнологий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заалишвили Г. В., Хатисаишвили Г. А., Угрехелидзе Д. Ш., Гордезиани М. Ш., Квеси-тадзе Г. И. Детоксикационный потенциал растений // Прикл. биохимия и микробиология. 2000. Т. 36, № 5. С. 515 – 524.

Квеси-тадзе Г. И., Хатисаишвили Г. А., Садунишвили Т. А., Евстигнеева В. Г. Метаболизм антропогенных токсикантов в высших растениях. М. : Наука, 2005. 199 с.

Королева О. В., Явметдинов И. С., Шлеев С. В., Степанова С. В., Гаврилова В. П. Выделение и изучение некоторых свойств лакказы из базидиального гриба *Cerrena maxima* // Биохимия. 2001. Т. 66, вып. 6. С. 762 – 767.

Лукнер М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. М. : Мир, 1979. 548 с.

Тумайкина Ю. А., Турковская О. В., Игнатов В. В. Деструкция углеводов и их производных растительно-микробной ассоциацией на основе элодеи канадской // Прикл. биохимия и микробиология. 2008. Т. 44, № 4. С. 422 – 429.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72, № 1. P. 248 – 254.

Günther T., Sack U., Hofrichter M., Lätz M. Oxidation of PAH and PAH-derivatives by fungal and plant oxidoreductases // J. Basic Microbiol. 1998. Vol. 38, № 2. P. 113 – 122.

Leonowicz A., Grzywnowicz K. Quantitative estimation of laccase forms in some white-rot fungi using syringaldazine as a substrate // Enzyme Microb. Technol. 1981. Vol. 3. P. 55 – 58.

McEldoon J. P., Pokora A. R., Dordick J. S. Lignin peroxidase-type activity of soybean peroxidase // Enzyme Microb. Technol. 1995. Vol. 17. P. 359 – 365.

Niku-Paavola M.-L., Karhunen E., Salola P., Paunio V. Ligninolytic enzymes of the white-rot fungus *Phlebia radiata* // Biochem. J. 1988. Vol. 254. P. 877 – 883.

Pozdnyakova N. N., Rodakiewicz-Novak J., Turkovskaya O. V., Haber J. Oxydative degradation of polyaromatic hydrocarbons catalyzed by blue laccase from *Pleurotus ostreatus* D1 in the presence of synthetic mediators // Enzyme and microbial technology. 2006. Vol. 39. P. 1242 – 1249.

Pomerantz S. H., Murthy V. V. Purification and properties of tyrosinases from *Vibrio tyrosinaticus* // Arch. Biochem. Biophys. 1974. Vol. 160, № 1. P. 73 – 82.

Sanches-Ferrer A., Rodrigues-Lopez J. N., Garcia-Canovas F., Garcia-Carmona F. Tyrosinase : a comprehensive review of its mechanism // Biochimica Biophysica Acta. 1995. Vol. 1247. P. 1 – 11.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [599.735.31:591.526](470.4)

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ (*ALCES ALCES*) В ПОВОЛЖЬЕ

Л. М. Баскин¹, А. В. Прищепов²

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

² *Университет Висконсина (Мэдисон)
USA, 53706, Wi, Madison, Linden Drive, 1630
E-mail: baskin@orc.ru*

Поступила в редакцию 03.02.10 г.

Динамика популяций лося (*Alces alces*) в Поволжье. – Баскин Л. М., Прищепов А. В. – Плотность населения лося в Поволжье в 1700 – 1950 гг. сопоставлена с современной. Восстановлена история депрессий численности лося (1790 – 1850 и 1920 – 1950, 1991 – 2002) и их причины.

Ключевые слова: лось, динамика численности, Поволжье.

Dynamics of moose (*Alces alces*) populations in the Volga River basin. – Baskin L. M. and Prishchepov A. V. – The past and current densities of moose populations in the Volga River basin are compared. The history of minima of the moose populations (1790 – 1850, 1920 – 1950, 1991 – 2002) has been restored and their probable causes are discussed.

Key words: moose, abundance dynamics, Volga river basin.

Изменения ареала лося (*Alces alces* Linnaeus, 1758) в Поволжье прослежены Н. А. Северцовым (1854), Ф. Н. Кюерпен (1883, цит. по: Кулагин, 1932), Н. М. Кулагиным (1932), П. Б. Юргенсоном (1935), Д. И. Асписовым (1955), С. В. Кириковым (1959), В. Г. Гептнером (1961), Р. А. Девишевым (1970), Е. В. Фадеевым (1992). Однако интерес представляет также восстановление динамики плотности населения вида за столетия, по которым имеются свидетельства очевидцев и ученых.

Количественные данные по численности лося существуют с 1954 г. До этого времени приходится основываться на словесных описаниях обилия лося («много, мало, нет, появился») и оценках охотничьего успеха (например, «охотник добыл за зиму 15 лосей»). В исторической литературе мы насчитали 73 варианта оценок численности лося и его роли в охоте. Чтобы объединить исторические свидетельства и современные данные, мы сопоставили исторические свидетельства с современным опытом оценки численности лося. Шкала оценок плотности населения лося выглядит следующим образом: 0 – нет лося; 0.1 лося/1000 га – очень мало; 0.5/1000 га – рассеянная, но постоянная популяция, существует охота на лося; 3/1000 га – среднее обилие лося, обычная добыча охотников составляет за зиму 1 – 2 лося; 5/1000 га – высокая численность лося, успех охотников достигает 5 – 6 лосей за сезон; 7 лосей/1000 га – очень высокая численность лося, некоторые охотники добывают по 10 – 20 лосей за сезон.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ (*ALCES ALCES*) В ПОВОЛЖЬЕ

В работе мы использовали оценку фрагментации лесов по космическим снимкам по методу К. Riitters с соавторами (2002). Плотность населения лося в областях рассчитана по данным А. А. Данилкина (1999), И. К. Ломанова и Н. В. Ломановой (2004) и Н. В. Ломановой (2007).

Ареал и численность лося в Поволжье начали сокращаться с конца XVII в. В 1790 – 1850 гг. наблюдалась первая глубокая депрессия ареала и численности лося (рис. 1). Вид отсутствовал во всех областях Среднего и Нижнего Поволжья (Кулагин, 1932; Кириков, 1959; Гептнер, 1961). В 1830 – 40-х гг. лось населял леса по Ветлуге и Керженцу, в тогдашних Макарьевском и Семеновском уездах. К концу 1840-х гг. отмечается в Балахне (Кулагин, 1932). По информации Ф. Р. Коеррен (1983, цит. по: Кулагин, 1932), островки существования лося имелись также во Владимирской области (Муромские леса) и между низовьями Суры и Волги. В 1830 – 40-х гг. лоси появились в Мещере (бывшие Спасский и Касимовский уезды, в Егорьевском уезде). До этого лосей в данных местах с конца XVIII в. не было (Северцов, 1854).

С 1850 г. произошло скачкообразное увеличение численности вида (см. рис. 1). В 1850-е гг. южная граница распространения лося отодвигалась по 100 км в год. С 1860-х по 1910-е гг. в Поволжье была средняя, местами высокая численность лося. Начиная с 1880-х гг. лось заселяет южное Поволжье – Саратовскую и Волгоградскую области.

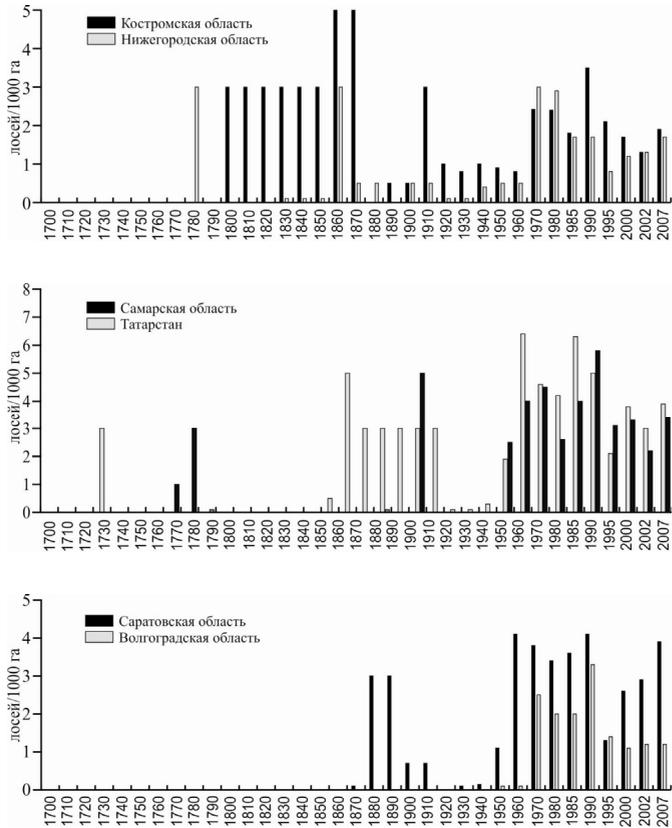


Рис. 1. Динамика плотности населения лося в областях Поволжья в 1700 – 2007 гг. Отсутствие колонок в некоторых десятилетиях обозначает отсутствие данных и вероятное отсутствие лося

Затем революция и гражданская война приводят ко второй глубокой депрессии вида (1920 – 1940 гг.). Однако единичные животные и группы выживают в некоторых участках леса. Лось сохранился в Костромской и Нижегородской областях, отдельные звери выживают и в Татарстане (Асписов, 1955). Далее следует период стабилизации и постепенного, а с 1960-х гг. быстрого подъема численности. Продолжается расселение на юг, лоси даже появляются в степи – в лесополосах, по закустаренным оврагам (Кулагин, 1932; Юргенсон, 1935; Данилов, 1951).

Социально-экономические потрясения в России в 1990-х гг. привели к повсеместному снижению численности лося. Однако прогноз прихода следующей (третьей) великой депрессии (Ломанов, 1995) не оправдался. В начале нового столетия плотность населения лося в Поволжье колеблется от 2 до 4 лосей на 1000 га (см. рис. 1).

Первая депрессия, начавшаяся в 1790 – 1800-х гг., последовала сразу после длительного холодного периода во второй половине XVIII в. 1920 – 1950-е гг. были засушливыми (Мещерская, Блажевич, 1977; Коновалов, 2000). Согласно гипотезе И. К. Ломанова (1995), в засушливые весны снижается продуктивность основных для лося кормовых деревьев и кустарников (ива, рябина, осина).

Вторая депрессия, скорее всего, была вызвана катастрофическими социально-экономическими событиями 1914 – 1920 гг. Медленное восстановление населения лося, несмотря на разоружение населения в период 1920 – 1950 гг., позволяет полагать, что и условия обитания были в тот период неблагоприятными (см. рис. 1). Засушливая погода, а возможно, и преследование лосей голодающим населением (как предполагает А. А. Данилкин, 2009) замедляли восстановление лося. Численность волка, судя по числу закупленных шкур (Каплин, 1960), в 1920 – 1943 гг. была средней или ниже средней и начала быстро расти с 1944 г., что, однако, не помешало ускорению роста популяций лося.

Изменения разницы в плотности населения лося в периоды 1990 – 2002 и 2002 – 2007 гг. достоверно коррелируют между собой (коэффициент корреляции = -0.65 , $p < 0.001$). Там, где был наибольший спад численности, наблюдался и больший ее подъем (рис. 2).

Отрицательное значение корреляции соответствует тому факту, что до 2002 г. население лося сокращалось, а потом увеличивалось. Однако связать эту закономерность ни с площадью лесов в каждой из областей, ни с плотностью людского населения не удастся. Снижение плотности населения лося в период 1990 – 2002 гг., так же как и восстановление лося в 2002 – 2007 гг., от лесистости областей не зависели (нет достоверной корреляции).

Интерес представляет корреляция снижения численности в 1990 – 2002 гг. в областях Поволжья с фрагментацией лесов (коэффициент корреляции Спирмена -0.53 , $p = 0.05$). Можно предположить, что лоси быстрее добываются охотниками в лесах более фрагментированных. Поскольку в этих же областях происходит более быстрый прирост популяции, мы должны предположить, что раздробленные леса более благоприятны для этих животных, что соответствует мнению Е. В. Фадеева (1992).

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ (*ALCES ALCES*) В ПОВОЛЖЬЕ

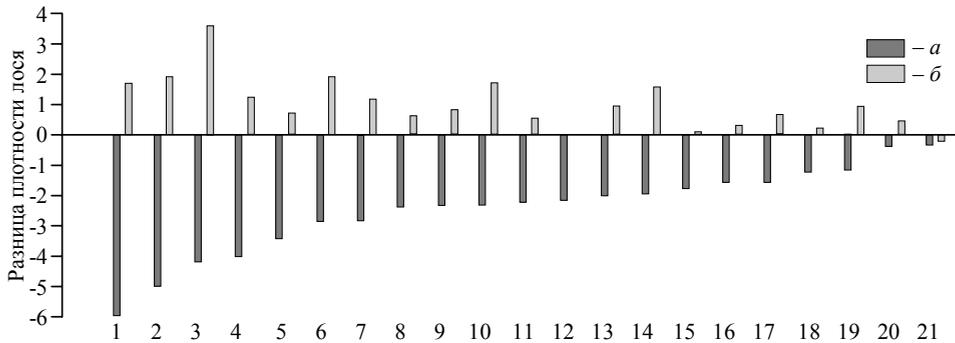


Рис. 2. Изменения плотности населения лося в 1990 – 2007 гг.: *a* – изменения в период 1990 – 2002 гг., *б* – изменения в период 2002 – 2007 гг. Регион: 1 – Ивановская обл., 2 – Самарская обл., 3 – Ярославская обл., 4 – Московская обл., 5 – Тверская обл., 6 – Владимирская обл., 7 – Тульская обл., 8 – Калужская обл., 9 – Пермская обл., 10 – Удмуртия, 11 – Костромская обл., 12 – Волгоградская обл., 13 – Татарстан, 14 – Ульяновская обл., 15 – Чувашия, 16 – Марий Эл, 17 – Кировская обл., 18 – Пензенская обл., 19 – Саратовская обл., 20 – Нижегородская обл., 21 – Мордовия

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-06-00572-а)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астисов Д. И.* Распространение и численность лося в Татарской АССР // Учен. зап. Казан. гос. ун-та. 1955. Т. 115, № 8. С. 231 – 239.
- Гептнер В. Г.* Географическое распространение // Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные / под ред. В. Г. Гептнера, Н. П. Наумова. М.: Высш. шк., 1961. С. 226 – 254.
- Данилкин А. А.* Олени (Cervidae). М.: ГЕОС, 1999. 551 с.
- Данилкин А. А.* Динамика населения диких копытных России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 310 с.
- Данилов Д. Н.* Расширение ареала лося на юг Европейской части СССР // Охрана природы. 1951. Т. 13. С. 93 – 101.
- Девшиев Р. А.* Проблема регуляции численности лося у южной границы его ареала (на примере Саратовской области). Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1970. 27 с.
- Каплин А. А.* Пушнина СССР. М.: Внешторгиздат, 1960. 458 с.
- Кириков С. В.* Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII – XIX вв.). Степная зона и лесостепь // под ред. А. Н. Формозова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 175 с.
- Коновалов Н. Д.* Динамика изменения погоды за 1891 – 2000 годы на территории Тамбовской области (ЦЧЗ) и урожайность полевых культур / Тамбовский НИИ сельского хоз-ва РАСХН. Жемчужный, 2000. 138 с.
- Кулагин Н. М.* Лось в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 120 с.
- Ломанов И. К.* Закономерности динамики численности и размещения населения лося в Европейской части России / ЦНИЛ Охотдепартамента МСХиП РФ. М., 1995. 60 с.
- Ломанов И. К., Ломанова Н. В.* Лось // Охотничьи животные России. 2004. Вып. 6. С. 12 – 22.

- Ломанова Н. В.* Лось // Охотничьи животные России. 2007. Вып. 8. С. 13 – 21.
- Мещерская А. В., Блажевич В. Г.* Каталоги аномалий осадков и температуры для основных сельскохозяйственных районов юга ЕТС, Северного Казахстана и Западной Сибири // Метеорология и гидрология. 1977. № 9. С. 76 – 84.
- Северцов Н. А.* Лось или сохатый // Вестн. естественных наук. 1854. Т. 1, № 19. С. 294 – 299.
- Фадеев Е. В.* Лось в Саратовском Поволжье // Вестн. Моск. ун-та. Биол. науки. 1992. Т. 15, № 4. С. 53 – 58.
- Юргенсон П. Б.* Лось в центральных областях Европейской части СССР // Лось и его промысел / под ред. П. Б. Юргенсона. М. : Сельхозиздат, 1935. С. 5 – 102.
- Riitters K. H., Wickham J. D., O'Neil R. V., Jones K. B., Smith E. R., Coulston J. W., Wade T. G., Smith J. H.* Fragmentation of continental United States forests // Ecosystems. 2002. Vol. 5. P. 815 – 822.

УДК 582.3/.99(470.44-751.2)

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ХВАЛЫНСКИЙ»

Г. С. Малышева, П. Д. Малаховский

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Россия, 197376, Санкт-Петербург, Профессора Попова, 2
E-mail: binadmin@binran.ru*

Поступила в редакцию 03.07.09 г.

Растительность меловых обнажений Национального парка «Хвалынский». – Малышева Г. С., Малаховский П. Д. – Представлены результаты исследований растительности меловых обнажений национального парка «Хвалынский». Анализируется их состав и стадии зарастания.

Ключевые слова: реликтовая флора, кальцефилы, национальный парк «Хвалынский».

Vegetation of chalk outcrops in the Khvalynsky National Park. – Malysheva G. S. and Malakhovsky P. D. – The results of our survey of chalk outcrop vegetation in the Khvalynsky National Park are presented. Their composition and succession stages are analyzed.

Key words: relict flora, calciphiles, Khvalynsky National Park.

Флора и растительность меловых обнажений, столь характерных для степной зоны, достаточно широко обсуждались в геоботанической литературе (Литвинов, 1902; Талиев, 1905; Спрыгин, 1930; Смирнов, 1934; Лавренко, 1938; Благовещенский, 1952; Семенова Тянь-Шанская, 1954; Голицын, 1965; Абрамова, 1973 и др.). Большинство работ посвящено флоре и растительности Среднерусской возвышенности. По предположению С. В. Голицына (1965), именно здесь, в бассейне р. Дон, находится центр формирования флоры меловых обнажений. Флора Приволжской возвышенности (ПВ) с этой точки зрения значительно меньше освещена в литературе (Смирнов, 1934; Благовещенский, 1952 и др.). Тем не менее, именно ПВ является более древней частью суши, так как она не покрывалась ледником (Спрыгин, 1941), и, следовательно, ее можно считать одним из рефугиумов как древней, так и более поздней флоры. К тому же, находясь в контактной зоне двух типов флор – европейской и азиатской, флора ПВ унаследовала их черты. При большом разнообразии коренных пород на ПВ преобладающими являются отложения мелового периода (Макаров и др., 2006). Для них характерна определенная группа видов, которые, по мнению Д. И. Литвинова (1902), являются реликтовыми, а сами меловые обнажения представляют не что иное, как северо-восточный тип формации открытых каменистых склонов средиземноморской области, появившейся еще накануне ледниковой эпохи. Е. М. Лавренко (1938) также высказывается за доледниковый приволжский рефугиум с ксеротермическими реликтами. Следует отметить, что некоторые реликты ПВ являются эндемичными видами с нижневолжским и волжско-донским ареалами.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (лаборатория растительности степной зоны) с 2002 г. проводит инвентаризацию степей на ПВ в пределах Саратов-

ской области. Наряду с зональными степными сообществами описывалась растительность меловых обнажений, характер их субстрата, флористический состав и структурированность растений.

Для понимания характера меловой растительности необходимо более подробно остановиться на особенностях геологического строения и структуры рельефа ПВ, а также тех динамических процессов, которые способствовали их образованию. Возвышенность вышла из-под вод древних морей в послепалеогеновое время (в миоцене). С поверхности она сложена комплексом относительно молодых мезозойских и кайнозойских отложений, начиная с меловых и палеогеновых до неогенчетвертичных. Эти отложения имеют морское происхождение. Мел-палеогеновые поверхности водоразделов сложены мергелями, мелом, опоками, песками, песчаниками и другими породами и перекрыты тонким разорванным плащом молодого песчано-глинистого делювия и выветренного щебнистого материала (Доскач, 1971). На ПВ, начиная с олигоцена, отмечаются восходящие неотектонические движения, сопровождающиеся поднятием и опусканием территории с меридиональной деформацией. Соответственно этому и определился пластово-ярусный характер рельефа с системой отдельных водораздельных поднятий – возвышенностей, гор, образующих гряды меридиональной направленности и понижений между ними. Отдельные возвышенности имеют ступенчатую структуру (Макаров и др., 2006), в которой четко определяются три ступени выравнивания: первая, с высотами в пределах 260 – 360 м над уровнем моря, вторая – 180 – 260 м и третья – от 180 м и ниже. Первая ступень – это водоразделы. Здесь на поверхность выходят коренные породы (пески и верхнемеловые мергели). В местах их близкого залегания формируются темно-серые лесные почвы с господством лесной растительности. Преобладающей формацией являются леса из *Quercus robur* (все латинские названия даны по С. К. Черепанову (1995)), представленные широким спектром ассоциаций. На самых высоких водоразделах на песках разрозненными массивами встречаются сосновые боры с *Pinus sylvestris* var. *cretacea* (Федорова, 1980) и некоторыми степными кальцефильными видами в травостое (*Scabiosa isetensis*, *Asperula exasperata*, *Onosma simplicissima*, *Helianthemum cretaceum* и др.)

Водораздельные поднятия имеют асимметричные склоны. Западные склоны, как правило, пологие и длинные, а восточные – увалистые и крутые, нередко с уступами в 25 – 30°. Они являются местным базисом эрозии и имеют небольшой покров делювия (1 – 5 м). Под воздействием текучих вод и других агентов денудации, в основном именно по восточному макросклону и его юго-восточным и восточным микросклонам отдельных увалов, наблюдается значительный смыв, и на поверхность выходят слои мела в виде белогорий. В результате размывости пород на их элювии и делювии формируются неполноразвитые черноземы, в основном карбонатные. На этой ступени рельефа в основном в верхней части склонов по границе с лесом встречаются луговые степи (богаторазнотравно-злаковые и богаторазнотравно-ковыльные), а по вершинам отдельных увалов – настоящие (разнотравно-типчаково-тырсовые). Нижние выпуклые ступени (ниже 220 м) представлены преимущественно настоящими степями – разнотравно-дерновинно-злаковыми на обыкновенных черноземах. На южных черноземах по волжским террасам

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ

изредка встречаются сухие степи (типчакково-тырсово-ковыльковые и типчакково-терескеново-ковыльковые).

Подобная структура рельефа ПВ нарушает ход общих климатических закономерностей, определяя сочетание зонально-поясных типов растительности – лесостепного и степного и соответственных мезоклиматов. Западные макросклоны и водораздельные массивы более увлажнены, а восточный макросклон и волжские террасы, находящиеся в ветровой тени, имеют повышенные температуры и засушливый мезоклимат (Макаров и др., 2006). Именно для них и характерна меловая формация. В Хвалынском районе встречаются различные типы меловых обнажений в зависимости от характера субстрата. Мергелистые мела чаще всего обнажаются в виде огромных толщ в несколько десятков метров с грубой трещиноватой поверхностью. На крутых склонах таких обнажений («стенках») растительность почти отсутствует. При более пологих склонах верхний слой не смывается и скапливается в виде рухляка или щебня и тогда обнажения зарастают. Белый мел маастрихского яруса (Макаров и др., 2006) более плотный. Его обнажения под воздействием текучих вод принимают различные формы. При определенной крутизне это «лбы» и «взлобья», а между ними, как правило, «промоины» и «ложбины» иногда совершенно чистого мела. Наиболее распространенными являются обнажения, на которых при постоянном передвижении продуктов разрушения мела образуются пятна накопления белой известковистой глины с определенным набором растений. И наконец, меловые обнажения пологих склонов и увалов, где сверху мела накопилось какое-то количество темноокрашенных мелкоземистых частиц гумусового горизонта.

Большинство местообитаний характеризуется повышенной инсоляцией и при определенном типе меловых отложений на них формируются своеобразные растительные группировки, которые отличаются как между собой, так и от зональной степной растительности. Флористический состав меловых обнажений не так велик (таблица).

Виды меловых обнажений национального парка «Хвалынский»

Виды	Жизненные формы	Эколого-фитоцено- тические типы	Облигатные кальцефилы
1	2	3	4
<i>Achillea millefolium</i>	Мн	Л-С	–
<i>Achillea nobilis</i>	Мн	С	–
<i>Ajuga chia</i>	Мн	С	+
<i>Alyssum tortuosum</i>	Мн	П-С	+
<i>Alyssum lenense</i>	П/кч	П-С	+
<i>Artemisia salsoloides</i>	П/кч	П-С	+
<i>Artemisia santonica</i>	Мн	П-С	+
<i>Asperula exasperata</i>	П/кч	П-С	+
<i>Astragalus brachylobus</i>	К	С	–
<i>Astragalus albicaulis</i>	П/кч	С	–
<i>Astragalus testiculatus</i>	Мн	С	–
<i>Astragalus zingeri</i>	П/кч	С	–
<i>Atraphaxis frutescens</i>	П/кч	П-С	–
<i>Atraphaxis replicata</i>	П/кч	П-С, С	+?
<i>Allium paczoskianum</i>	Мн	С	–

Окончание таблицы

1	2	3	4
<i>Arabis recta</i>	Одн	С	+
<i>Bromopsis riparia</i>	Мн	Л-С	–
<i>Bromus squarrosus</i>	Одн	С	–
<i>Bupleurum falcatum</i>	Мн	Л-С	–
<i>Centaurea carbonata</i>	Мн	С	+
<i>Cephalaria uralensis</i>	Мн	Л-С	+
<i>Crambe litwinowii</i>	Мн	С	+
<i>Dianthus rigidus</i>	П/кч	С	–
<i>Elytrigia repens</i>	Мн	Л-С	–
<i>Ephedra distachia</i>	П/К	С	–
<i>Echinops ruthenicus</i>	Мн	С	–
<i>Erisimum cretaceum</i>	Дв	С	+
<i>Euphorbia glareosa</i>	Мн	С	+
<i>Euphorbia seguieriana</i>	Мн	С	–
<i>Festuca valesiaca</i>	Мн	С	–
<i>Galium octonarium</i>	Мн	С	–
<i>Galium ruthenicum</i>	Мн	С	–
<i>Globularia punctata</i>	Мн	С	–
<i>Gypsophilla volgensis</i>	Мн	С	+
<i>Gypsophilla altissima</i>	П/кч	С	–
<i>Hedysarum grandiflorum</i>	Мн	Л-С, С	–
<i>Helianthemum cretaceum</i>	П/кч	С	+
<i>Hieracium echioides</i>	Мн	С	–
<i>Hyssopus cretaceus</i>	П/кч	С	+
<i>Jurinea arachnoidea</i>	Мн	С	–
<i>Koeleria cristata</i>	Мн	С	–
<i>Kochia prostrata</i>	П/кч	П-С	–
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	П/кч	П-С	–
<i>Linaria cretaceae</i>	Мн	С	+
<i>Linum uralense</i>	Мн	С	+
<i>Matthiola fragrans</i>	Мн	С	+
<i>Medicago romanica</i>	Мн	С	–
<i>Onosma simplicissima</i>	П/кч	С	–
<i>Oxytropis pillosa</i>	Мн	Л-С	–
<i>Pimpinella tragium</i>	Мн	С	–
<i>Poa bulbosa</i>	Мн	П-С	–
<i>Poa transbaicalica</i>	Мн	Л-С	–
<i>Polygala cretacea</i>	Мн	Л-С, С	–
<i>Puccinellia tenuissima</i>	Мн	Л-С	–
<i>Reseda lutea</i>	Мн	Л-С	–
<i>Scabiosa isetensis</i>	Мн	С	+
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	Мн	Л-С	–
<i>Thymus cimicinus</i>	П/кч	С	–
<i>Trinia multicaulis</i>	Дв	С	–
<i>Teucrium polium</i>	Мн	Л-С	–
<i>Scrophularia cretaceae</i>	Мн	С	–
<i>Scrophularia cretaceae</i>	Мн	С	–
<i>Scrophularia sareptana</i>	Мн	С	–
<i>Stipa capillata</i>	Мн	С	–

Примечание. Эколого-фитоценоотические типы: Л – луговой, Л-С – лугово-степной, С – степной, П-С – пустынно-степной. Жизненные формы: К – кустарник, П/К – полукустарник, П/кч – полукустарничек, Мн – многолетник, Одн – однолетник, Дв – двулетник.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ

Как следует из таблицы, флора меловых обнажений состоит преимущественно из ксерофитов. Среди них преобладают виды степного разнотравья (*Medicago romanica*, *Linum uralensis*, *Gypsophylla altissima*, *Astragalus albicaulis*, *A. testiculatus*, *Salvia nutans* и др.). Пустынно-степных видов (*Alyssum lenense*, *Kochia prostrata*, *Atraphaxis frutescens*, *Artemisia santonica* и др.) значительно меньше. В основном это полукустарнички с длинностержнекорневой системой, более приспособленные к подвижной поверхности меловой осыпи. Они закрепляются длинными одревесневшими, часто обнаженными, корнями. Виды меловых обнажений достаточно широко распространены в субаридных и аридных областях Причерноморско-Казахстанской подобласти (Лавренко, 1980). Среди них преобладают древнесредиземноморские виды (*Ephedra distachia*, *Hedysarum grandiflorum*, *Astragalus testiculatus*, *Medicago romanica* и др.) Также достаточно широко представлена группа понтических и понтическо-заволжско-казахстанских видов (*Hyssopis cretaceus*, *Artemisia salsoloides*, *Matthiola fragrans*, *Dianthus rigidus* и др.) Особенностью растительности меловых обнажений является ее слабая структурированность. Провести какую-либо классификацию растительности меловых обнажений сложно по причине их подвижности и динамичности. Все они флористически и структурно оригинальные. Реже встречаются обнажения со сплошным покровом, чаще – с разреженными или с фрагментарно разбросанными микроценозами. Структура является отражением стадии зарастания мелового обнажения. На основании наших наблюдений в национальном парке «Хвалынский» нами выделены три стадии. Первая стадия – это обнажения чистого плотного мела, где совершенно отсутствует почва и наблюдаются немногие отдельные растения. Чаще всего это типичные меловики, биологическими особенностями которых является повышенная способность к семенному (*Gypsophylla altissima*, *Crambe litwinowii*, *Bupleurum falcatum*) и вегетативному (полукустарнички типа *Thymus cimicinus*, *Hyssopus cretaceus*) размножению. Закрепляясь на чистой поверхности мела, они формируют своеобразные экологические ниши и становятся очагами для формирования микроценозов. Интересно отметить, что кроме типичных меловиков в микроценозах встречаются лугово-степные виды *Bromopsis riparia*, *Poa angustifolia*, т.е. доминанты зональных вариантов луговой степи, которые, как оказалось, способны существовать в этих условиях.

В дальнейшем микроценозы с *Hyssopus cretaceae* разрастаются за счет таких видов, как *Bupleurum falcatum*, *Gypsophylla altissima*, *Thymus cimicinus*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Gallium octanarium*, *Pimpinella tragioides* и др. Обычно микроценозы бывают разных размеров и различного видового состава (не более 3 – 7 видов) и, как правило, разбросаны по поверхности мелового обнажения. Можно предположить, что на первой стадии зарастания меловой поверхности к единичным экземплярам кальцефилов подселяются лугово-степные злаки, а позже, при разрастании куртинки, внедряются и степные дерновинные злаки *Stipa capillata* и *Festuca valesiaca* – доминанты зональных степных сообществ. Следует добавить, что иногда нами были встречены обнажения чистого мела, на которых в небольших углублениях с более благоприятными условиями увлажнения были отмечены такие злаки, как *Puccinella tenuissima* и *Poa compressa*. Кроме *Hyssopus cretaceae*

отмечены и другие пионерные виды меловых обнажений. К ним следует отнести *Gypsophilla altissima* и реже *G. volgensis* (данный вид, как и многие другие, определен чл.-кор. РАН Н. Н. Цвелевым). Появление *Gypsophilla altissima* не случайно, так как фитоценотические позиции *Gypsophilla altissima* в соседних сообществах зональной растительности достаточно высоки. Размножаясь семенным путем, каким является хорошим закрепителем меловых склонов. Роль этого вида в закреплении меловых склонов отмечает также В. В. Благовещенский (1952) для соседней Ульяновской области. Другим закрепителем, но более крутых меловых склонов, мы считаем *Matthiola fragrans*. Так же, как и предыдущий вид, левкой душистый продуцирует большое количество семян и успешно закрепляется на свежем мелу, формируя мощную розетку. Благодаря этим плотным розеткам он длительное время удерживается на склонах, создавая предпосылки для создания новых микроценозов. Однако к числу основных закрепителей мелов в Хвалынском районе следует отнести тимьян клоповый (*Thymus cimicinus*). Это один из эндемичных видов Среднего и Нижнего Поволжья (Панин, Шилова, 2006). В отличие от предыдущих видов тимьян относится к другой жизненной форме. Он является полукустарничком с ползучими плетевыми побегами, благодаря которым, по мнению А. М. Семеновой Тянь-Шанской (1954), обладает повышенной энергией вегетативного размножения. В результате образуются подушкообразные микроценозы, которые достаточно быстро расселяются по меловым обнажениям. Следующей стадией является появление в микроценозах *Thymus cimicinus* таких видов, как *Bupleurum falcatum*, *Pimpinella tragiум* и некоторых злаков. Это обычно связано с появлением мелкозема или рухляка на склонах. Вследствие рыхлости мела и значительного размыва отдельных увалов и холмов на них начинается процесс накопления гумусированного мелкозема.

Пример описания. Меловые холмы с углом наклона 40 – 45°, склон южной экспозиции, почва скелетная карбонатная с большим количеством мелового рухляка. Видовой состав: *Artemisia salsoloides* – сор-2, *Onosma simplicissima* – сор, *Thymus cimicinus* – сор, *Ephedra distachya* – sp, *Hedysarum grandiflorum* – sp, *Matthiola fragrans* – sp-gr, *Gypsophilla altissima* – sol, *Scabiosa isetensis* – sol, *Atraphaxis replicata* – sol, *Alyssum lenense* – sol, *Allium paczoskianum* – sol, *Koeleria cristata* – sol, *Stipa pennata* – sol, *Euphorbia virgata* – sol, *Achillea millefolium* – sol, *Linum uralense* – sol, *Echinops ruthenicus* – sol, *Achillea nobilis* – sol. Общее проективное покрытие 40 – 50%. Это типичное тимьянниково-полынное сообщество.

Другой пример разнотравно-тимьянникового сообщества (*Thymus cimicinus* – сор, *Festuca valesiaca* – sp-gr, *Pimpinella tragiум* – sp, *Matthiola fragrans* – sp-gr, *Hedysarum grandiflorum* – sp-gr, *Anthemis trotzkianum* – sol, *Scabiosa isetensis* – sol, *Astragalus testiculatus* – sol, *Gypsophilla volgensis* – sol, *Bromopsis riparia* – sol, *Linum uralense* – sol, *Bupleurum falcatum* – sol, *Erysimum cretaceum* – sol) при общем проективном покрытии до 60%.

Чаще встречаются более разреженные разнотравно-тимьянниково-бедренецевые, хвойниково-полынные, тимьянниковые сообщества при покрытии не более 30%. Естественно, что динамические процессы зарастания меловых обнажений могут носить различный характер, например в зависимости от экспозиции склона.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ

На склонах западных экспозиций процессы зарастания носят более замедленный характер и травостой здесь более разреженный (проективное покрытие 10 – 15%). Однако несомненно одно – закрепителем меловых склонов в данном случае является *Thymus cimicinus*, и именно он способствует улучшению почвенных условий и формированию и накоплению гумуса на мелу. Последней стадией зарастания меловых обнажений является значительное накопление гумусового горизонта и сокращение количества мелкозема. Это способствует проникновению в тимьяновый травостой злаков и, прежде всего, ковылей (*Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia*). Чаще всего такие сообщества встречаются у основания склонов или по лощинам между склонами. При этом *Thymus cimicinus* перестает быть доминантом. Злаковая стадия является завершающей в закреплении меловых обнажений и в то же время начальной в формировании вторичной петрофитной степи. Для изучения растительности меловых обнажений и ее динамики необходим мониторинг и ее хорошая сохранность из-за значительного количества редких и эндемичных видов. Необходимо принять срочные меры для прекращения разработки мела.

Таковы особенности флоры и растительности меловых обнажений Национального парка «Хвалынский», что проявляется в ее реликтовости и уникальности. В связи с этим флора и растительность меловых обнажений нуждается в охране. При сравнении с флорой и растительностью меловых обнажений бассейна Дона и Предуралья обнаруживаются черты как сходства, так и различия (Спрыгин, 1934; Смирнов, 1934; Мешков, 1951; Абрамова, 1973 и др.) И это свидетельствует об их самобытности, связанной с особыми условиями формирования растительности меловых обнажений на ПВ. Флористический состав обнажений достаточно неоднороден как по экофитоценотической принадлежности, так и по происхождению. Преобладают группы степных видов древнесредиземноморского происхождения. Интересно отметить, что на меловых обнажениях Приволжской возвышенности (в пределах Хвалынского края) не произрастают деревья и кустарники. Исключение составляет лишь особая экологическая раса сосны (*Pinus sylvestris* var. *cretacea*), которая встречается по водотокам крутых склонов, где скапливается достаточное количество мелкозема.

Авторы выражают огромную благодарность директору Национального парка «Хвалынский» В. А. Савинову и коллективу сотрудников за предоставленную возможность работать в этом уникальном уголке Приволжья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. И. Растительность меловых обнажений степной части бассейна р. Дон в пределах Ростовской и Волгоградской областей // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 4. С. 562 – 570.

Благовещенский В. В. Динамика растительности на меловых обнажениях среднего Поволжья // Бот. журн. 1952. Т. 37, № 4. С. 442 – 457.

Голицын С. В. Сниженные Альпы и меловые ископники Средне-Русской возвышенности : доклад о работах на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Воронеж, 1965. 16 с.

Доскач А. Г. Основные этапы формирования дочетвертичного рельефа и поверхностей выравнивания // Юго-Восток Европейской части СССР. М. : Наука, 1971. С. 35 – 45.

Лавренко Е. М. История флоры и растительности СССР по данным современного распределения растений // Растительность СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 235 – 296.

Лавренко Е. М. Причерноморские настоящие (типичные) и пустынные степи // Растительность Европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 231 – 239.

Литвинов Д. И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России // Тр. Бот. музея АН. СПб., 1902. Вып. 1. С. 76 – 109.

Макаров В. З., Чумаченко А. Н., Савинов В. А., Данилов В. А. Национальный парк «Хвалынский» Ландшафтная характеристика и географическая информационная система. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 148 с.

Мешков А. Р. Районы формирования меловых и известняковых отложений Среднерусской возвышенности // Бот. журн. 1951. Т. 36, № 3. С. 249 – 257.

Панин А. В., Шилова И. В. Тимьян клоповый *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb. // Красная книга Саратовской области : Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл., 2006. С. 196 – 197.

Семенова Тян-Шанская А. М. Биология растений и динамика растительности меловых обнажений по р. Деркуль // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. III (геоботаника). 1954. Вып. 9. С. 578 – 645.

Смирнов Л. А. О флоре меловых выходов в Заволжье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1934. Т. XLIII, вып. 1. С. 88 – 111.

Спрыгин И. И. Растительный покров Средневожского края. М. ; Самара : Гос. изд-во, 1930. 66 с.

Спрыгин И. И. Выходы пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе кальцефильных растений // Сов. ботаника. 1934. № 4. С. 61 – 74.

Спрыгин И. И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. Вып. I. С. 293 – 314.

Талиев В. И. Растительность меловых обнажений южной России. Ч. II. // Тр. О-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. 1905. Т. 40, вып. 1. 282 с.

Федорова И. Т. Восточноевропейские лесостепные и степные сосновые леса // Растительность Европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 133 – 135.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья, 1995. 990 с.

УДК 581.524.34:559.32-15(470.44)

**СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПЕРИОД ЗАСУХИ
И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА СРОКИ ЗАЛЕГАНИЯ В СПЯЧКУ
ЖЕЛТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS FULVUS* LICHT., 1823)
В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ**

В. В. Неронов, С. А. Шилова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: shilab@rambler.ru*

Поступила в редакцию 22.03.10 г.

Состояние растительности в период засухи и ее влияние на сроки залегания в спячку желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) в Саратовском Заволжье. – Неронов В. В., Шилова С. А. – Приведены сведения о влиянии летней засухи на состояние растительного покрова и сроки наземной активности желтого суслика на поселениях в Приурусланских песках Саратовского Заволжья. Растительный покров в период засухи 2009 г. практически прекратил вегетацию и характеризовался низкими показателями видового богатства, проективного покрытия и высоты травостоя. Установлено, что в этих условиях суслики залегли в спячку на две недели раньше, чем в предыдущие годы с нормальным увлажнением. Единственное поселение с длительным периодом активности в этом году сохранилось вблизи лугово-тростникового лимана. Наличие здесь зеленых растений по луговинам способствовало продлению периода наземной активности сусликов и залеганию их в спячку в типичные сроки.

Ключевые слова: желтый суслик, растительность, спячка, засуха.

Vegetation status under drought conditions and its influence on the hibernation period of yellow ground squirrels (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) in the Saratov Trans-Volga region. – Neronov V. V. and Shilova S. A. – Data on the influence of summer drought on the vegetation status and yellow ground squirrels' activity period at settlements located in the Saratov Trans-Volga Yeruslan sands are presented. During the 2009 drought period, the flora virtually stopped vegetating and was characterized by low rates of the species diversity, projective cover, and herbage height. Ground squirrels started their hibernation two weeks earlier than in the previous years (with normal humidity). The only settlement with a long activity period was preserved near a meadow-reedy estuary in that year. The presence of green vegetation in small meadows promoted prolongation of the ground squirrel activity period and the usual term of their falling into hibernation.

Key words: yellow ground squirrel, vegetation, hibernation, drought.

Поскольку желтый суслик (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) – типичный зеленоядный вид, состояние растительного покрова существенно влияет на его ведущие экологические показатели и сроки наземной активности. Ранее мы показали, что особенности растительных сообществ вблизи выводковых нор оказывают влияние на изменение веса детенышей ранних и поздних выводков, а также на календарные сроки выхода молодняка из нор (Неронов, Попов, 2005). В настоящей работе мы ставили своей целью выявить насколько резкие флуктуационные изменения растительного покрова в период сильной засухи могут повлиять на сроки наземной активности сусликов и время залегания их в спячку.

Наблюдения проведены в весенне-летний сезон 2009 г. в окрестностях с. Дьяковка Краснокутского района Саратовской области (Приерусланские пески). На этой территории желтый суслик образует стабильные поселения с плотностью зверьков после выхода молодняка от 2 до 28 особей на 1 га. Исследованное поселение сусликов площадью 40 га располагалось вблизи поселка на территории постоянного выпаса. Его растительный покров характеризуется преобладанием сообществ гемипсаммофитной степи с доминированием песчаного ковыля (*Stipa anomala*), луковичного мятлика (*Poa bulbosa*) и песчано-степного разнотравья (*Artemisia arenaria*, *Centaurea pseudomaculata*, *Potentilla argentea*, *Helichrysum arenarium*, *Euphorbia seguierana* и др.) в сочетании с пасторально-рудеральными группировками на нарушенных участках (*Artemisia austriaca*, *Bassia sedoides*, *Atriplex tatarica*, *Eremopyrum triticebm* и др.). Структура поселений желтого суслика на этом экспериментальном участке изучается нами с 2000 г. (Попов и др., 2005; Стуколова и др., 2006; Шилова и др., 2006).

В Приерусланских песках желтые суслики выходят из спячки в начале или середине марта. Молодняк появляется на поверхности в последней декаде мая. Обычные сроки залегания взрослых самцов приходятся на середину июня, а взрослые самки исчезают к середине июля. Сеголетки активны до первых чисел августа (Орлов, 1929; Стуколова и др., 2006).

В летний сезон 2009 г. на территории Среднего и Нижнего Поволжья отмечалась сильная засуха. Значительный дефицит осадков в течение нескольких недель сопровождался аномально жаркой погодой с максимальными температурами воздуха 35 – 39° (при максимуме температуры на поверхности почвы до 60 – 69°) и частыми суховейнными явлениями. Непосредственно в районе исследований (окрестности с. Дьяковка) в течение июня – первой половины августа выпал лишь один кратковременный дождь (16 июля), а следующий дождь с градом был отмечен лишь 20 августа. В таких условиях происходил интенсивный расход почвенной влаги, поэтому в течение нескольких декад наблюдалась почвенная засуха.

Для характеристики состояния растительности поселения в период июнь – август были выполнены геоботанические описания на 15 постоянных площадках, характеризующих выводковые норы самок суслика. При этом устанавливали флористический состав сообществ, общее проективное покрытие и высоту травостоя, а также относительное обилие отдельных видов по шкале Друде.

Сравним состояние растительности в 2007 г. с нормальным режимом увлажнения и в засушливом 2009 г. Как видно из рисунка, основные показатели растительных сообществ этих двух лет заметно различаются. Так, например, видовое разнообразие растений в засушливый год сократилось в среднем в 1.9 раз (с 22.5 до 11.9), общее проективное покрытие – в 4 раза (с 52.3 до 12.9), а средняя высота травостоя – в 1.2 раза (с 14.7 до 12.3). Таким образом, при относительно постоянной высоте растений уменьшилось число вегетирующих видов, а у оставшихся – запасы надземной фитомассы были крайне низки.

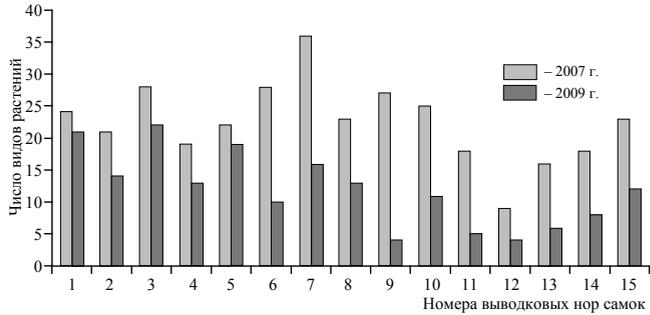
Изменение структуры растительного покрова в засушливый год связано, прежде всего, с резким сокращением обилия и проективного покрытия летне-вегетирующих многолетников, вплоть до отсутствия многих из них на ряде пробных

СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПЕРИОД ЗАСУХИ

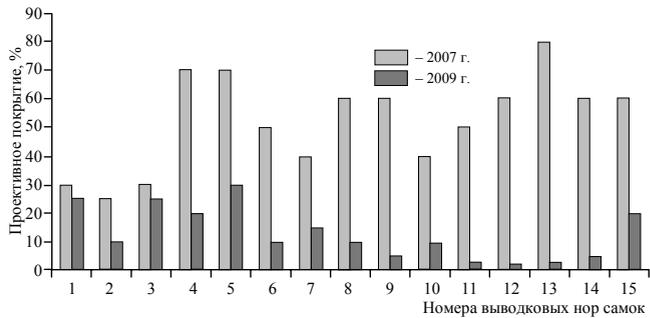
площадок. Достаточное увлажнение в весенний период обусловило нормальное развитие синузии весенних эфемеров и эфемероидов, однако в оба года их развитие ограничивалось наступлением летнего режима погоды. И если в 2007 г. их сменили нормально развивающиеся многолетние травы и полукустарнички (злаки, полыни, представители песчаностепного разнотравья), то в 2009 г. их развитие из-за почвенной засухи было невозможно. Все это привело к резкому сокращению кормовой базы желтого суслика и обеспечения его сочными зелеными кормами, необходимыми в период нажировки.

Окончательные сроки залегания всей популяции сусликов в спячку ежегодно (2005 – 2009 гг.) регистрировали по наличию на экспериментальной площадке активных зверьков, имеющих индивидуальные метки, и по регистрации немеченых сусликов в поле зрения при маршрутном обследовании всей территории поселения площадью 40 га. Во второй половине лета один раз в декаду на экспериментальной площадке размером в 1 га проводился подсчет посещаемых нор. Сроки исчезновения сусликов на экспериментальной площадке приведены в табл. 1.

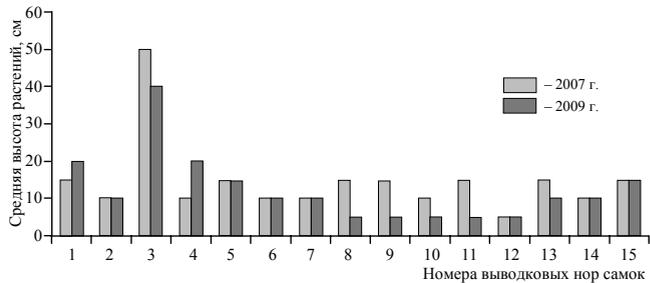
Из табл. 1 видно, что в 2009 г. активные зверьки перестали встречаться на площадке на две недели раньше, чем в предыдущие годы. Исчезновение аборигенного населения площадки можно было бы объяснить ранним расселением сеголе-



а



б



в

Видовое разнообразие (а), проективное покрытие (б) и высота травостоя (в) пробных площадок на поселении желтых сусликов в 2007 и 2009 гг.

ток (особенно – самцов), родившихся на площадке. Однако резкое сокращение наземной активности сусликов произошло в эти же сроки на всей окружающей территории общего поселения. Данные, приведенные в табл. 2, демонстрируют встречаемость сусликов при обследовании территории в 40 га на постоянном маршруте, которое проводилось ежегодно в одни и те же сроки.

Таблица 1

Сроки наземной активности желтых сусликов
(оседлые особи, имеющие индивидуальные метки) на экспериментальной площадке

Год наблюдения	Число оседлых активных особей						
	15.05–04.06	05.06–15.06	16.06–26.06	27.06–06.07	08.07–18.07	19.07–29.07	30.07–08.08
2005	23(6)	–	–	–	–	10(0)	–
2006	21(11)	–	12(4)	7(1)	5(0)	4(0)	0
2007	20(10)	16(6)	13(5)	13(1)	8(0)	–	–
2008	25(7)	24(5)	21(6)	13(2)	5(1)	3(0)	0
2009	22(8)	17(7)	14(1)	5(0)	0	0	0

Примечание. В скобках приведено число взрослых; прочерк – нет данных.

Последние активные зверьки в районе работ были встречены в 2006 г. – 5 августа, в 2008 г. – 2 августа, а в 2009 г. – 16 июля. Раннее залегание сусликов в спячку в 2009 г. подтвердили также данные по учету посещаемых нор на экспериментальной площадке (табл. 3).

Таблица 2

Сроки прекращения наземной активности желтых сусликов
при маршрутном обследовании территории в 40 га

Год наблюдения	Число активных особей по декадам				
	июнь		июль		август
	III	I	II	III	I
2005	26(6)	–	–	15(0)	–
2006	–	15(1)	10(0)	2(0)	0
2007	19(7)	–	17(0)	–	–
2008	24(6)	18(0)	3(0)	2(0)	–
2009	12(1)	4(0)	0	0	0

Примечание. В скобках приведено число взрослых; прочерк – нет данных.

В засушливом 2009 г. после середины июля на всей обследованной территории Приерусланских песков в окрестностях с. Дьяковка и с. Салтово мы не встречали активных желтых сусликов. Единственное поселение с длительным периодом активности в этом году мы обнаружили вблизи лугово-тростникового лимана на заброшенной ферме. Вокруг него сохранились полосы зеленой вегетирующей растительности (луговины) шириной 10 – 20 м с высоким проективным покрытием (35%) и преобладанием *Poa angustifolia*, *Potentilla anserina*, *Lycopus europaeus*, *Agrostis stolonifera*, *Ranunculus repens*, а также некоторых представителей лугового разнотравья. Несмотря на низкую высоту травостоя (10 см) вследствие интенсив-

СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПЕРИОД ЗАСУХИ

ного выпаса скота, эти участки играют важную роль в обеспечении сусликов зелеными кормами.

Численность зверьков в поселении была очень высокой: 27 июня на участке около двух гектаров было одновременно зарегистрировано 30 активных сусликов (8 взрослых и 22 сеголетка). Во второй декаде июля, когда в других поселениях активные суслики уже не встречались, здесь было зарегистрировано 12 молодых зверьков, а в третьей декаде июля – 4 сеголетка. Окончательное залегание в спячку здесь произошло в первой декаде августа. Вероятно, наличие здесь сочных, не высохших растений по луговинам периферии лимана способствовало продлению периода наземной активности в этом поселении и залеганию в спячку в сроки, характерные для рассматриваемого района в годы с нормальным увлажнением. Более поздние сроки залегания в спячку желтого суслика в поселениях, расположенных вблизи водоёмов, отмечены также для популяции о. Барса-Кельмес (Исмагилов, 1952).

Таким образом, на севере ареала желтого суслика, где зверьки проводят в состоянии спячки более длительное время, чем в южных районах, изменчивые условия увлажнения вегетационного периода в разные годы имеют важное значение, так как во многом определяют эффективность наживровки животных. Наиболее уязвимыми в неблагоприятные (засушливые) годы оказываются особи-сеголетки, в то время как перезимовавшие успевают набрать необходимые запасы жира до выгорания растительности.

ВЫВОДЫ

1. Наблюдения на поселении желтого суслика в Саратовском Заволжье показали, что в засушливом 2009 г. растительный покров в летние месяцы практически прекратил вегетацию и характеризовался низкими показателями видового богатства, проективного покрытия и высоты травостоя по сравнению с нормальными по увлажнению годами.

2. В этих условиях суслики залегли в спячку на две недели раньше, чем в предыдущие годы с нормальным увлажнением, и лишь вблизи лугово-тростникового лимана сохранилось поселение с нормальным периодом активности зверьков.

3. Возможно, подобные неблагоприятные условия наживровки особей-сеголеток могут определять их повышенную смертность зимой и в период выхода из спячки следующей весной, а также приводят к многолетним колебаниям численности популяции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00507 и № 07-05-00420), Совета по грантам Президента Российской Федерации (проект МК-504.2004.4) и программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологическое разнообразие».

Таблица 3
Динамика посещаемых нор желтого суслика на гектарной экспериментальной площадке

Год наблюдения	Число постоянных нор			
	всего	посещаемых		
		20.06	20.07	30.07
2006	25	19(76%)	8(32%)	4(16%)
2008	22	–	4(18%)	3(14%)
2009	20	15(75%)	0	0

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Исмагилов М. И. Характеристика популяции суслика-песчаника (*Citellus fulvus* Licht.) на острове Барса-Кельмес // Зоол. журн. 1952. Т. 31, вып. 6. С. 932 – 939.

Неронов В. В., Попов В. С. Характеристики выводков желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) в зависимости от состояния растительного покрова вблизи выводковых нор // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*) : происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия : материалы Всерос. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 66 – 68.

Орлов Е. И. Желтый суслик // Материалы к познанию фауны Поволжья. Саратов : Изд-во НИЛЮВ, 1929. Вып. 4. С. 1 – 83.

Попов В. С., Чабовский А. В., Савинецкая Л.Е., Шилова С. А., Стуколова Н. А. Разнообразии социодемографических ролей у желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht. 1823) в зависимости от плотности населения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 4. С. 88 – 92.

Стуколова Н. А., Чабовский А. В., Попов В. С. Влияние времени выхода из спячки на физическое развитие и социальный опыт потомства у самок желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) при вселении на свободную территорию // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 5. С. 77 – 79.

Шилова С. А., Чабовский А. В., Попов В. С. Особенности формирования поселений желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 5. С. 71 – 75.

УДК 597.556.31:591.524.1(47:282.4К)

**ДАННЫЕ ПО МОРФОМЕТРИИ И БИОЛОГИИ БЫЧКА-ЦУЦИКА
PROTERORHINUS MARMORATUS (PALLAS, 1814)
КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Д. Ю. Семенов

*Ульяновский государственный университет
Россия, 432000, Ульяновск, Л. Толстого, 42
E-mail: perchsdi@list.ru*

Поступила в редакцию 19.11.09 г.

Данные по морфометрии и биологии бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) Куйбышевского водохранилища. – Семенов Д. Ю. – Впервые приводится информация об экологических особенностях бычка-цуцика в Куйбышевском водохранилище, его морфометрии, возрастном и половом составе, условиях нереста, плодовитости, питания, морфологических аберрациях, а также содержании тяжелых металлов, токсичных элементов и радионуклидов.

Ключевые слова: бычок-цуцик, популяционная структура, морфометрическая характеристика, трофические связи, воспроизводство, Куйбышевское водохранилище.

Data on the morphometry and biology of tube-nosed goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) in the Kuibyshev reservoir. – Semenov D. Yu. – Information on the ecological peculiarities of tube-nosed goby habitation in the Kuibyshev reservoir, its morphometric characters, age and sex structure, spawning conditions, prolificacy, feeding, morphological aberration; and the presence of heavy metals, toxic elements and radioactive nuclides is presented for the first time.

Key words: tube-nosed goby, population structure, morphometric characteristics, food chain, reproduction, Kuibyshev water reservoir.

Бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* является понтокаспийским видом бычков, населяющим побережья Мраморного, Эгейского, Черного, Азовского и Каспийского морей, лиманы, прибрежные озера и впадающие в них реки (Москалькова, 2003). Впервые выше устья р. Волги бычок-цуцик был отмечен в 1981 г. в Волгоградском водохранилище (Шашуловский, Ермолин, 2005), в следующем 1982 г. – в Саратовском водохранилище (Евланов и др., 1998). Через 20 лет в 2001 г. бычок-цуцик был обнаружен в Чебоксарском водохранилище (Клевакин и др., 2003), а в 2002 г. – пойман в Куйбышевском водохранилище (Абрамов и др., 2002), в том же 2002 г. бычок-цуцик был зарегистрирован в Рыбинском водохранилище (Слынько, 2008).

В Куйбышевском водохранилище бычок-цуцик впервые отмечен относительно недавно, по этой причине отдельные стороны его экологии и биологии изучены недостаточно. Цель настоящего исследования заключается в установлении основных экологических и морфологических особенностей бычка-цуцика в условиях Куйбышевского водохранилища.

Материал собран в 2004 – 2009 гг. в Тетюшинском, Ундоровском и Ульяновском плесах Куйбышевского водохранилища на глубинах от 10 см до 2.5 м. Вылов рыбы осуществлялся бреднем с ячеей 0.5 мм и сачком. Всего исследовано 169 особей

бычка-цуцка. Исследование морфометрических показателей, особенностей воспроизводства и питания проводилось по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974). Возраст определялся по позвонкам. Анализ тяжелых металлов, токсичных элементов и радионуклидов проводился в ФГУ «Станция агрохимической службы “Ульяновская”». Для исследования брали голову, туловищный и хвостовой отделы 25 особей. В работе использовались унифицированные стандартные методики подготовки проб и определения тяжелых металлов, токсичных элементов и радионуклидов в биологических образцах. Результаты определения пересчитаны на единицу массы сырого веса исходной пробы. Для обнаружения морфологических отклонений у каждой особи осматривались внешние покровы, внутренние органы и отдельно вываривался скелет.

Численность бычка-цуцка во всех областях ареала незначительная (Биологические инвазии..., 2004), в некоторых заливах Куйбышевского водохранилища он составляет 4.6 – 9.9% по встречаемости, однако при этом является доминантным видом бычков (Семенов, Ручин, 2008; Семенов, 2009 а).

В Куйбышевском водохранилище бычок-цуцик ведет малоподвижный донный образ жизни, обитает преимущественно в заливах и затонах, а также в прибрежной мелководной зоне открытой части водохранилища на глубинах от 10 см до 2 м, предпочитает илистый или песчано-галечный грунт. В позднее осеннее и зимнее время малоактивен, в массовом количестве начинает встречаться только в конце апреля – начале мая при температуре воды около 5°C.

В заливах и затонах держится в зарослях макрофитов, в открытой части водохранилища прячется (совместно с пухлощекой рыбой-иглой *Syngnathus abaster*) под затопленными камнями, строительным мусором и в комках старых запутанных сетей, где становится малодоступным для хищников. Так, из мотка старой затопленной капроновой сети с ячеей 35 мм, поднятой с глубины 1 м, было извлечено 27 особей бычка-цуцка, при этом значительное количество особей выпало в момент подъема сети.

По мнению некоторых авторов (Биологические инвазии..., 2004), бычок-цуцик – пример строгой привязанности к зарослям макрофитов, а в некоторых кавказских реках, напротив, обитает под камнями и никак не связан с зарослями макрофитов (Пинчук, 1969). На данный момент бычок-цуцик зарегистрирован во всех без исключения заливах и затонах Куйбышевского водохранилища. Летних и зимних заморозов не отмечено.

Морфометрические признаки бычка-цуцка представлены в табл. 1, достоверные различия между самцами и самками выявлены по 11 признакам из 31. В нерестовый период самец имеет более темный цвет (рисунок), но не становится таким насыщенно черным, как самец бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*. У самцов наблюдается более темная окраска тела и в постнерестовый период.

Из 169 исследованных особей половозрелыми оказались 107, из них 39 самок и 68 самцов, то есть соотношение самок и самцов 0.6 : 1.0. Основу популяции на момент исследования составляли особи в возрасте 1+ года (64.3%). Максимальные размеры: SL – 68.2 мм; m – 7.0 г. Максимальный возраст – 2 года, что аналогично показателям Каспийского моря, где максимальный срок жизни 2 – 2.5 года, возможно 3 года (Рагимов, 1991).

ДАННЫЕ ПО МОРФОМЕТРИИ И БИОЛОГИИ БЫЧКА-ЦУЦИКА

Таблица 1

Морфометрические признаки самцов и самок бычка-цуцика

Признаки	Самки, $n = 25$		Самцы, $n = 25$	
	<i>lim</i>	$M \pm m$	<i>lim</i>	$M \pm m$
<i>SL</i> – стандартная длина (до основания <i>C</i>), мм	43.1–55.7	49.1±0.58	43.3–68.2	54.9±1.84
<i>ID</i> – число лучей в первом спинном плавнике	6.0	–	5.0–7.0	6.0±0.06
<i>IID</i> ₁ – число не ветвистых лучей во втором спинном плавнике	1.0	–	1.0	–
<i>IID</i> ₂ – число ветвистых лучей во втором спинном плавнике	15.0–16.0	15.2±0.09	15.0–17.0	15.5±0.12
<i>A</i> ₁ – число не ветвистых лучей в анальном плавнике	1.0	–	1.0	–
<i>A</i> ₂ – число ветвистых лучей в анальном плавнике	12.0–14.0	13.0±0.07	12.0–14.0	13.1±0.12
<i>P</i> – число лучей в грудном плавнике	14.0–15.0	14.5±0.10	14.0–15.0	14.8±0.09
<i>V</i> – число лучей в брюшном плавнике	12.0	–	12.0	–
<i>C</i> – число лучей в хвостовом плавнике	18.0–19.0	18.4±0.10	18.0–20.0	18.6±0.16
в % <i>SL</i>				
<i>H</i> – наибольшая высота тела*	17.0–26.1	21.4±0.57	17.7–28.6	23.6±0.61
<i>h</i> – наименьшая высота тела	9.7–11.3	10.5±0.08	9.6–13.0	10.7±0.18
<i>aD</i> – антедорсальное расстояние*	33.4–37.1	35.8±0.21	33.7–39.2	36.9±0.39
<i>A-an</i> – расстояние между анусом и анальным плавником*	5.3–8.2	6.7±0.14	3.8–7.8	5.6±0.25
<i>lpc</i> – длина хвостового стебля*	15.6–19.3	17.4±0.19	16.5–19.6	18.0±0.19
<i>c</i> – длина головы	27.5–32.1	30.5±0.26	28.7–34.3	30.8±0.24
<i>cH</i> – высота головы у затылка*	16.0–18.1	17.1±0.11	16.1–21.2	19.0±0.29
<i>ao</i> – длина рыла	8.0–12.0	10.0±0.27	8.9–12.5	10.5±0.22
<i>o</i> – горизонтальный диаметр глаза	4.5–6.3	5.2±0.09	4.6–7.1	5.6±0.14
<i>po</i> – заглазничное расстояние	13.6–15.8	14.9±0.12	13.7–17.1	15.3±0.19
<i>ID</i> ₁ – длина основания первого спинного плавника*	12.0–15.7	13.9±0.20	12.5–17.1	14.9±0.29
<i>ID</i> ₂ – длина основания второго спинного плавника	33.9–42.5	37.9±0.36	32.7–42.8	38.0±0.58
<i>hD</i> ₁ – высота первого спинного плавника	14.8–19.8	16.6±0.27	12.9–19.5	16.4±0.37
<i>hD</i> ₂ – высота второго спинного плавника	12.8–18.2	15.0±0.30	14.2–19.8	16.0±0.37
<i>hP</i> – высота грудного плавника*	22.6–27.4	25.4±0.23	26.1–30.2	27.8±0.22
<i>lP</i> – ширина основания грудного плавника*	10.2–14.2	11.9±0.18	11.0–18.2	13.6±0.39
<i>hV</i> – высота брюшного плавника*	20.3–24.2	22.3±0.23	18.4–24.7	21.1±0.33
<i>lA</i> – длина основания анального плавника*	26.2–35.3	29.6±0.52	28.1–37.4	32.7±0.52
<i>hA</i> – высота анального плавника	12.5–16.2	14.2±0.22	11.5–16.4	14.9±0.30
в % <i>c</i>				
<i>cH</i> – высота головы у затылка*	52.7–62.6	56.2±0.49	53.9–71.0	61.8±1.00
<i>ao</i> – длина рыла	26.1–37.8	32.8±0.77	28.7–39.5	33.9±0.63
<i>o</i> – горизонтальный диаметр глаза	14.7–20.5	17.1±0.28	14.6–23.9	18.0±0.49
<i>po</i> – заглазничное расстояние	43.9–52.0	48.8±0.48	42.6–56.1	49.7±0.72

* Различия между самцами и самками достоверны при уровне значимости $P \leq 0.05$.

Из табл. 2 видно, что спектр питания бычка-цуцика Куйбышевского водохранилища на момент проведения исследования был представлен 17 пищевыми объектами: в заливах – 10, а в открытой части водохранилища – 9. Общими в спектре питания для особей из заливов и открытой части водохранилища являются личинки хирономид и растительные остатки, причем личинки хирономид занимают первое место по встречаемости и по массе в открытой части водохранилища (34.5 и 36.1% соответственно), а в заливах – второе место (13.2 и 19.2% соответственно).

Сравнивая спектр питания бычка-цуцика из Рыбинского (Слынько, 2008), Чебоксарского (Баянов, Клевакин, 2005) и Куйбышевского водохранилищ, можно отметить общие тенденции: во всех водохранилищах преобладают бентосные организмы – хирономиды и гаммариды.

В конкурентные отношения из-за кормовых ресурсов с другими видами рыб Куйбышевского водохранилища бычок-цуцик не вступает, а возможные конкурентные отношения с лещом *Abramis brama* и сазаном *Cyprinus carpio*, как в Каховском водохранилище (Ульман, 1970), исключены, так как у этих видов разные места нагула (лещ и сазан редко заходят на сверхмалые глубины, на которых обитает бычок-цуцик).



Нерестовая окраска самки (вверху) и самца бычка-цуцика Куйбышевского водохранилища

Из 9 хищных видов рыб Куйбышевского водохранилища бычок-цуцик отмечен в питании 2 видов: обыкновенной щуки *Esox lucius* (9.1% по встречаемости) и ротан-головешки *Perccottus glenii* (13.5% по встречаемости). В

спектре питания других видов хищных рыб бычок-цуцик не обнаружен ни по ретроспективным данным, ни по материалам собственных исследований (Семенов, 2009 б). Обнаружение бычка-цуцика в питании вышеуказанных рыб можно связать с тем, что в условиях Куйбышевского водохранилища обыкновенная щука, ротан-головешка и бычок-цуцик совместно обитают преимущественно в заливах и затоках при обилии высшей водной растительности.

Таблица 2

Спектр питания бычка-цуцика

Вид пищи	Заливы n = 62		Открытая часть водохранилища n = 49	
	% встречаемости	% по массе	% встречаемости	% по массе
Hirudinidae	2.6	1.9	–	–
<i>Asellus aquaticus</i>	44.7	38.5	–	–
<i>Bythotrephes longimanus</i>	–	–	10.4	8.2
<i>Chydorus</i> sp.	–	–	3.4	1.6
<i>Daphnia</i> sp.	–	–	3.4	1.6
Gammaridae (молодь)	–	–	20.7	18.0
Ephemeroptera (личинки)	2.6	1.9	–	–
Hydrophilidae (личинки)	5.3	3.9	–	–
Coenagrionidae (личинки)	10.5	13.5	–	–
Trichoptera (личинки)	2.6	1.9	–	–
<i>Parapoynx stagnata</i> (личинки)	5.3	9.6	–	–
Simuliidae	7.9	7.7	–	–
Chironomidae (личинки)	13.2	19.2	34.5	36.1
<i>Alburnus alburnus</i> (икра)	–	–	6.9	6.6
<i>Abramis brama</i> (икра)	–	–	10.4	4.9
Растительные остатки	5.3	1.9	3.4	6.6
Грунт*	–	–	6.9	16.4

* – песчинки, детрит и т. д.

ДАННЫЕ ПО МОРФОМЕТРИИ И БИОЛОГИИ БЫЧКА-ЦУЦИКА

В Каспийском море бычок-цуцик относится к позднерестующим бычкам (Рагимов, 1991), сведения об особенностях его воспроизводства в условиях средневожских водохранилищ отсутствуют.

В Куйбышевском водохранилище нерест происходит в мае – июне, нерестилища расположены в прибрежной зоне преимущественно на песчано-галечном грунте и глубине от 20 см до 1 м. В 2009 г. в открытой части водохранилища нерестовый период составил 32 дня при температуре воды от 10.1° до 22.6°С. У нерестящихся самцов и самок не обнаружено покусов и других травм, вызванных агрессивным поведением, что часто встречается у бычка-кругляка.

Первый нерест происходит на втором году жизни (1+) при длине тела (*SL*) самок 29.8 мм и массе 0.5 г, что аналогично показателям Волгоградского водохранилища (Биологические инвазии..., 2004). Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) исследованных особей колебалась от 163 (в возрасте 1+) до 529 икринок (в возрасте 2+), что несколько ниже показателей Каховского и Волгоградского водохранилищ.

Содержание тяжелых металлов, токсичных элементов и радионуклидов в бычке-цуцике приведено в табл. 3.

Таблица 3

Содержание тяжелых металлов, токсичных элементов
и радионуклидов (мг/кг, Cs₁₃₇ и Sr₉₀ в бк/кг) в бычке-цуцике

Элемент	Голова	Туловищный отдел	Хвостовой отдел
Zn	15.12±0.37	6.97±0.21	4.29±0.19
Cu	8.04±0.28	4.59±0.28	1.91±0.17
Pb	0.12±0.01	Следы	Следы
Cd	Следы	То же	То же
Ni	0.17±0.01	«	«
Cr	Следы	«	«
Hg	То же	«	«
As	Не обнаружено	«	Не обнаружено
Cs ₁₃₇	8.18±0.32	7.23±0.22	5.93±0.21
Sr ₉₀	0.23±0.02	0.48±0.04	0.29±0.03

Анализ этой таблицы показывает, что превышение предельно допустимой концентрации (Гигиенические требования..., 2002) не отмечено. Из 169 исследованных особей морфологические аберрации не обнаружены ни у одной. В Куйбышевском водохранилище бычок-цуцик не является объектом промышленного и любительского рыболовства (на крючковые снасти не ловится).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов К. В., Алеев Ф. Т., Михеев В. А., Назаренко В. А. О рыбах-вселенцах в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Природа Симбирского Поволжья : сб. науч. тр. Ульяновск : Изд-во Средневож. науч. центр, 2002. Вып. 3. С. 187 – 191.

Баянов Н. Г., Клевякин А. А. Особенности питания рыб-вселенцев в Чебоксарском водохранилище // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2) : тез. докл. 2 Междунар. симп. по изучению инвазийных видов / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2005. С.137 – 138.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богуцкой. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 301 – 304.

Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы СанПиН 2.3.2.1078-01. М. : ИнтерСЭН, 2002. 168 с.

Евланов И. А., Козловский С. В., Антонов П. И. Кадастр рыб Самарской области / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 1998. С. 180 – 182.

Клевакин А. А., Минин А. Е., Блинов Ю. В. Аннотированный каталог рыб водоемов Нижегородской области. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2003. 36 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений рыб в естественных условиях. М. : Наука, 1974. 244 с.

Москалькова К. И. *Proterorichinus marmoratus* (Pallas, 1814) – бычок-цуцик, мраморный тупоносый бычок // Атлас пресноводных рыб России : в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. М. : Наука, 2003. Т. 2. С. 130 – 133.

Пинчук В. И. О бычках семейства Gobiidae кавказских рек бассейна Черного моря // Вестн. зоологии. 1969. №2. С.31 – 38.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищ. пром-сть, 1966. 320 с.

Рагимов Д. Б. Бычковые рыбы Каспийского моря (систематика, экология, значение) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 32 с.

Семенов Д. Ю., Ручин А. Б. Сибирская щиповка Гладкова (*Cobitis melanoleuca gladkovi* Vasil'ev et Vasil'eva, 2008) – новый подвид в ихтиофауне Ульяновской области // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : лекции и материалы докл. Всерос. шк.-конф. Борок : Принтхаус, 2008. С. 263 – 265.

Семенов Д. Ю. Биоэкологическая характеристика девятиглазой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Куйбышевского водохранилища // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009 а. Т. 11, №1. С. 181 – 184.

Семенов Д. Ю. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Поволж. экол. журн. 2009 б. №2. С. 148 – 157.

Слынько Ю. В. Натурализация бычка-цуцика, *Proterorichinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 45 – 50.

Ульман Э. Ж. Бычки Каховского водохранилища и их биологическое значение : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 1970. 30 с.

Шашуловский В. А., Ермолин В. А. Инвазийные виды в ихтиофауне Волгоградского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2) : тез. докл. 2-го Междунар. симп. по изучению инвазийных видов / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2005. С.184 – 185.