

Российский государственный педагогический университет  
имени А. И. Герцена

# **Функциональная морфология,**



# **ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ**

*Научные труды кафедры зоологии*

**ТОМ 13**

**№ 1**

**Санкт-Петербург  
2013**

Печатается по решению кафедры зоологии  
Российского государственного педагогического  
университета имени А.И.Герцена

**Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных.**  
Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. Т. 13. № 1 //  
СПб: ТЕССА, 2013. — 96 с.

ISSN 2312-2579

Настоящее издание представляет продолжение публикаций результатов научных исследований, выполненных на кафедре зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. Статьи преподавателей, студентов и аспирантов кафедры, включенные в настоящее издание, посвящены биологии, экологии, систематике и жизненным циклам животных разных систематических групп.

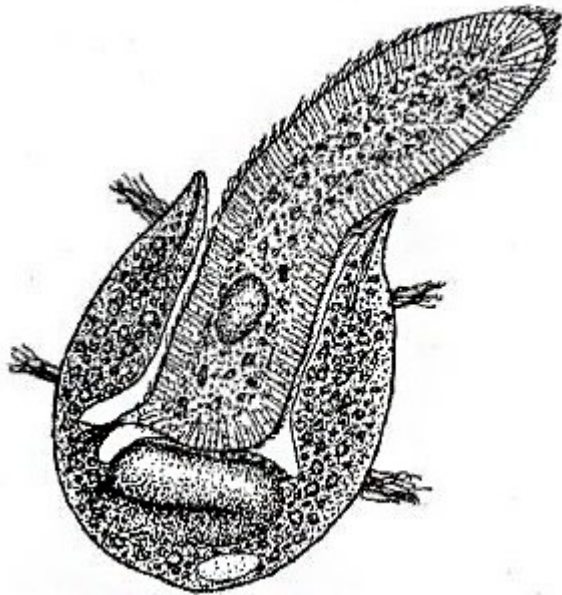
Сборник рассчитан на широкий круг биологов, преподавателей дисциплин биологического цикла, аспирантов и студентов биологических факультетов.

**Редакционная коллегия:**

М. А. Гвоздев, Г. Л. Атаев, П. С. Горбунов, П. В. Озерский, Ю. А. Дурнев

ISSN 2312-2579

© Авторы, 2013



# Протистология



**СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА  
*BALANTIDIUM* CLAPAREDE & LACHMANN, 1858 ИЗ РЫБ И АМФИБИЙ****О. А. Корнилова, Л. В. Чистякова****Ключевые слова:** *Balantidium*; сравнительная морфология; систематика.

Систематика рода *Balantidium* основана преимущественно на морфометрических данных. Действительно, как показывает сравнительный анализ, использование совокупности таких признаков, как размеры клетки и макронуклеуса, позволяют вполне достоверно определять видовую принадлежность балантидиумов (Корнилова и др., 2014, в печати). К сожалению, не все первоописания содержат необходимые данные морфометрии, позволяющие сделать однозначный вывод о том, что исследованная инфузория представляет собой валидный вид в составе рода *Balantidium*. В связи с этим важным представляется проведение сравнительного анализа, который позволил бы выявить все возможные специфические морфологические признаки отдельных видов балантидиумов и, таким образом, уточнить видовой состав данного рода.

В настоящей статье представлены результаты сравнительно-морфологического анализа представителей рода *Balantidium* — эндобионтов рыб и амфибий. Поскольку к настоящему времени на электронно-микроскопическом уровне исследовано только пять видов балантидиумов (из более 50) (Puylorac, Grain, 1965; Paulin, Krascheninnikov, 1973; Guinea et al., 1992; Grim, 1993; Grim, Buonanno, 2009), в основном для анализа были использованы данные световой микроскопии. Мы выявили несколько групп признаков, которые в некоторых случаях могут быть использованы для видовой дифференцировки балантидиид.

**1. Форма клетки.** Как правило, форма клетки балантидиумов вполне может быть охарактеризована при помощи данных морфометрии. Такие определения, как овальная, яйцевидная, веретеновидная и т.п. форма, не могут считаться надежными, поскольку часто изменяются в зависимости от физиологического состояния инфузории. В некоторых случаях, однако, форма клетки является хорошим дифференциальным признаком. Так, у *B. polyvacuolium* и *B. semilabeoi* дорзальная сторона в значительной степени выпуклая, вентральная — уплощенная, на вентральной поверхности имеется вогнутый участок, напоминающий присоску, так называемая эндоплазматическая пластинка (Li et al., 2009). Подобная «присоска» обнаруживается и у *B. duodeni*, который имеет уплощенную форму (Stein, 1867). Сильно вытянутая форма клетки отмечается у *B. ganapatii*, *B. gracilis*, *B. sushilli* (Bezzemberger, 1904; Bhatia, 1936; Shete, Krishnamurthy, 1984).

**2. Детали строения поверхности клетки.** Поверхность клетки балантидиумов покрыта равномерно расположенными рядами соматических кинет, между которыми располагаются более или менее выраженные пелликулярные гребни (Puylorac, Grain, 1965; Paulin, Krascheninnikov, 1973; Guinea et al., 1992; Grim, 1993;

Li et al., 2007, 2008, 2009; Grim, Buonanno, 2009). Для ряда видов балантидиумов (*B. elongatum*, *B. entozoon*, *B. jocularum*, *B. macrodextral*, *B. zebrascopei*) отмечено наличие так называемого поля Вильнев-Брашон (Grim, Buonanno, 2009). Оно представляет собой совокупность из нескольких кинетид с короткими тесно сближенными ресничками, которые располагаются справа от вестибулюма. Справа от вестибулюма у многих балантидиумов также имеется несколько коротких кинетид (см., например, Grim, 1989, 1992; Grim et al., 2002). В описаниях *B. kirby* и *B. xenopi* указано на такую специфическую особенность строения, как длинные тонкие «иглы» на поверхности в передней части клетки справа от вестибулюма (рис. 1) (Rodríguez, 1939; Puylorac, Grain, 1965).

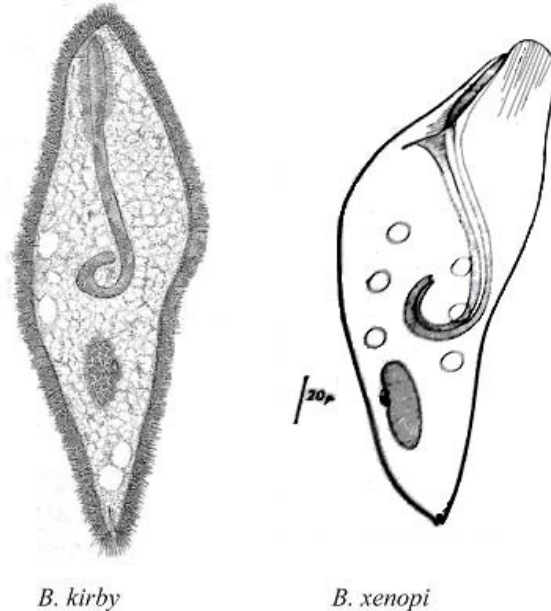


Рис. 1. Строение поверхности клетки *B. kirby*, *B. xenopi*

**3. Организация вестибулюма.** Вестибулюм у балантидиумов располагается на переднем конце клетки, антеровентрально или на вентральной поверхности. Одним из важных дифференциальных признаков видов рода *Balantidium* является соотношение длины клетки к длине вестибулюма. Оральные кинетиды, как правило, являются непосредственным продолжением соматических, или между ними наблюдается разрыв, как у *B. elongatum* (Grim, Buonanno, 2009). Кинетиды располагаются вокруг рта равномерно, или цитостом окружен ресничками лишь частично, как у *B. entozoon* (Grim, Buonanno, 2009). Реснички, окаймляющие цитостом, обычно длиннее, чем соматические. Для некоторых видов (*B. giganteum*, *B. kirby*, *B. sushilii*) отмечено наличие мембранелл на левой стороне вестибулюма, однако,

по мнению некоторых авторов, это просто ряды тесно прилегающих друг к другу ресничек (Bezzenberger, 1904; Bhatia, 1936; Rodriguez, 1939; Янковский, 2007). Мембранеллы вообще не характерны для трихостоматид (Lynn, 2008). У *B. valensis* описано наличие морфологически выраженных пелликулярных «губ» вокруг вестибулюма (Senler, Yildis, 2000).

**4. Особенности строения цитоплазмы.** Цитоплазма балантидиумов обычно содержит многочисленные включения крахмала, или амилопектина. Хорошим отличительным признаком для некоторых видов (например, *B. polyvacuolum*, *B. andianusis*) могут служить многочисленные (более 10) сократительные вакуоли (Li et al., 2008, 2009). Для целого ряда балантидиумов, как из рыб (*B. stenopharyngodoni*, *B. polyvacuolum*, *B. fulinensis*, *B. strelkovi*), так и из амфибий (*B. sinensis*, *B. tylotritonis*, *B. sushilii*, *B. kirby*, *B. honghuensis*), была описана структура, напоминающая корзину, располагающаяся в передней части клетки и, по крайней мере в некоторых случаях, связанная с вестибулюмом (рис. 2) (Ha, 1971; Li et al., 2007, 2008, 2009 и др.).

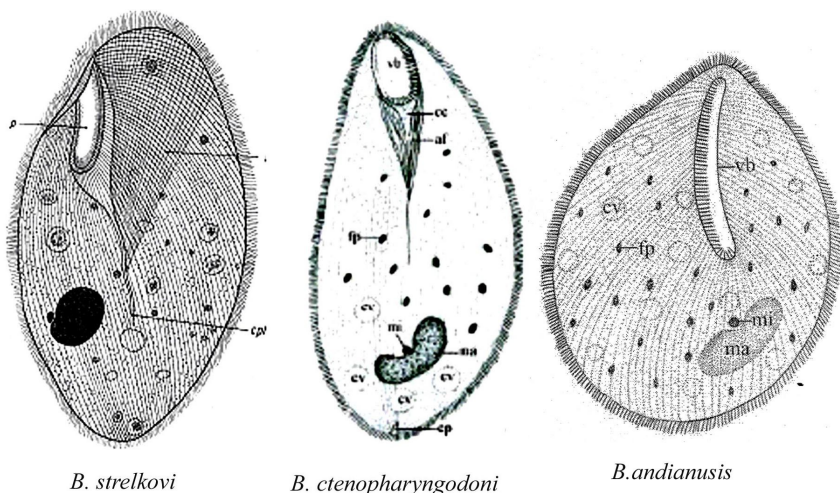


Рис. 2. Детали строения цитоплазмы балантидиумов

По всей видимости, эта «корзина» сформирована микротрубочками (вероятно, являющимися продолжением элементов кортикального скелета) и служит для поддержания формы вестибулюма. По имеющимся в литературе данным, у представителей п/кл Trichostomatida (к которым относятся и балантидииды), цитофарингальная корзина образована ретроцилиарными фибриллами, или нематесмами (Noirot-Timothee, 1960, Grain, 1994) что может считаться одним из диагностических признаков этого подкласса. Подобная структура достаточно хорошо развита у ряда семейств трихостоматид, особенно у Protohallidae (Lynn, 2008).

В последние годы все более очевидной становится необходимость таксономи-

ческой ревизии рода *Balantidium*. По результатам молекулярно-генетического анализа по последовательностям гена 18S РНК, балантидиумы формируют на филогенетическом дереве три отдельные клады, образованные видами — эндобионтами млекопитающих и птиц, *B. entozoon* и *B. stenopharyngodoni*, соответственно (Ponce-Gordo et al., 2008, 2011; Pomajbirkovar et al., 2013). Хотя база молекулярных данных по представителям рода *Balantidium* к настоящему времени еще невелика, уже сейчас мы можем сделать предположение о совместной эволюции партнеров в системе паразит-хозяин для данной группы эндобионтных инфузорий. В этом случае виды, в настоящее время относящиеся к одному роду *Balantidium*, будут формировать по меньшей мере три таксономические группы (ранг которых пока неясен), в зависимости от систематического положения организмов-хозяев (а именно, эндобионты теплокровных позвоночных, амфибий и рыб). К сожалению, пока не удастся выявить морфологические признаки, которые являлись бы маркерами для данных таксонов.

Если обратиться к истории вопроса, то на гетерогенность рода *Balantidium* указывал еще Янковский (2007) в своем систематическом обзоре. Этот автор сохранил в составе данного рода только типовой вид *B. entozoon*. В соответствии с определенными особенностями строения, вид *B. duodeni* был выделен в род *Balantidiopsis* (имеется присоска на вентральной стороне клетки), виды *B. sushillii*, *B. gracilis* — в род *Dilleria* (характеризуются резко удлинённой формой тела), виды *B. kirby*, *B. xenopi* — в род *Paranyctotherus* (на основании специфических особенностей строения глотки и клеточной поверхности). Все остальные виды рода *Balantidium* были включены автором в состав рода *Balantioides* (Янковский, 2007).

Грим предложил в качестве ведущего дифференциального признака для рода *Balantidium* использовать наличие поля Вильнев-Брашон (Grim, Buonanno, 2009). По нашему мнению, такой диагноз не вполне удачен, поскольку, с одной стороны, данная структура была обнаружена у балантидиумов — эндобионтов как рыб, так и амфибий и млекопитающих. С другой стороны, поле Вильнев-Брашон не было выявлено у части видов инфузорий, очевидно, морфологически сходных друг с другом и обитающих в близкородственных позвоночных-хозяевах. Так, например, среди балантидиумов из рыб-хирургов поле Вильнев-Брашон было обнаружено у *B. macrodextroral* и *B. jocularum*, но не у *B. prionurus* и *B. zebrascopi* (Grim, 1985, 1992, 1993; Grim et al., 2002).

Чешские коллеги, выделяя балантидиумов из теплокровных в отдельный род *Neobalantidium*, в качестве возможного дифференциального признака указывали на наличие цист у этих инфузорий, в отличие от балантидиумов из других хозяев (Pomajbirkovar et al., 2013). Однако цисты были обнаружены, к примеру, и у *B. stenopharyngodoni* (Li et al., 2007). По нашему мнению, безусловно, из состава рода *Balantidium* должны быть выведены виды *B. kirby*, *B. xenopi* в соответствии с мнением Янковского. Кроме того, интересно отметить сходство в строении *B. duodeni* (из амфибий) и *B. polyvacuolus* (из рыб). Наличие присоски на вентральной стороне у этих инфузорий, предположительно, может свидетельствовать о параллель-



ной эволюции балантидиев из разных групп позвоночных-хозяев, направленной на адаптацию к обитанию в просвете кишечника.

В целом, для таксономической ревизии рода *Balantidium*, и, в том числе, проверки гипотезы о независимой эволюции балантидиев из рыб, амфибий и теплокровных необходимо всестороннее комплексное изучение нескольких видов инфузорий из каждой систематической группы хозяев. При этом, по крайней мере на первых этапах исследования, ведущую роль при построении системы балантидиев будут играть молекулярно-генетические данные.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 12-04-00767-а), с использованием оборудования ресурсного центра СПбГУ «Культивирование микроорганизмов».

#### ЛИТЕРАТУРА

- Корнилова О. А., Чистякова Л. В., Ягунова Е. Б., 2014 (в печати). Виды рода *Balantidium* из рыб и амфибий: данные морфометрии.
- Янковский А. В., 2007. Тип Ciliophora Doflein, 1901 — Инфузории. Систематический обзор // Протисты. Ч.2. СПб.: Наука. С. 415—977.
- Bezzenberger E., 1904. Über Infusorien aus asiatischen Anuren // Arch. Protistenkd. Bd. 3. S. 138—174
- Bhatia B. L., 1936. Fauna of British India, Protozoa: Ciliophora. London: Taylor and Francis. 493 p.
- Grain J., 1994. Class Vestibulifera de Puytorac et al., 1974 // P. Grasse, P. de Puytorac (Eds.). Traite de Zoologie: Infusories Cilies. Paris: Masson. Vol. 2. № 2. P. 311—379.
- Grim J. N., 1985. *Balantidium prionurium* n. sp., symbiont in the intestine of the surgeonfish, *Prionurus punctatus* // J. Protozool. Vol. 32. № 4. P. 587—588.
- Grim J. N., 1989. The vestibuliferan ciliate *Balantidium acanthuri*, n. sp. from two species of the surgeonfish, genus *Acanthurus* // Arch. Protistenkd. Vol. 137. P. 157—160.
- Grim J. N., 1992. Description of two sympatric and phylogenetically diverse ciliated protozoa, *Balantidium zebrascopei*, n. sp. and *Paracichlidotherus leeuwenhoeeki*, n. gen., n. sp., symbionts in the intestines of the surgeonfish, *Zebrafish scopas* // Trans. Am. Microsc. Soc. Vol. 111. № 2. P. 149—157.
- Grim J. N., 1993. Description of somatic kineties and vestibular organization of *Balantidium jocularum* sp. n., possible taxonomic implications for the class Litostomatea and the genus *Balantidium* // Acta Protozool. Vol. 32. P. 37—45.
- Grim J. N., Clements K. D., Byfield T., 2002. New species of *Balantidium* and *Paracichlidotherus* (Ciliophora) inhabiting the intestines of four surgeonfish species from the Tuvalu Islands, Pacific Ocean // J. Eukaryot. Microbiol. Vol. 49. № 2. P. 146—153.
- Grim J. N., Buonanno F., 2009. A re-description of the ciliate genus and type species, *Balantidium entozoon* // Eur. J. Protistol. Vol. 45. P. 147—182.
- Guinea A., Anadon R., Fernandez-Galiano D., 1992. Light and electronmicroscopic study of *Balantidium entozoon* (Ciliophora, Vestibuliferida): somatic cortex and vestibular cavity // Arch. Protistenkd. Vol. 142. P. 41—50.
- Ha K. Y., 1971. New ciliata from the intestine of freshwater fishes of northern Vietnam // Acta Protozool. Vol. 8, № 21. P. 261—282.
- Li M., Li D., Wang J., Zhang J., Gu Z., Gong X., 2007. Light and scanning electron micro-

scopic study of *Balantidium ctenopharyngodoni* Chen, 1955 (Class: Litostomatea) from China // Parasitol. Res. Vol. 101. P.185—192.

Li M., Li D., Wang J., Zhang J., Gu Z., Ling F., Ke X., Gong X., 2008. First report of two *Balantidium* species from the Chinese giant salamander, *Andrias davidianus*: *Balantidium sinensis* Nie 1935 and *Balantidium andianensis* n. sp. // Parasitol. Res. Vol. 102. P. 605—611.

Li M., Wang C., Wang J., Zhang J., Li A., Gong X., Ma H., 2009. Redescription of *Balantidium polyvacuolum* Li 1963 (Class: Litostomatea) inhabiting the intestines of Xenocyprinae fishes in Hubei, China // Parasitol. Res. Vol. 106. P. 177—182.

Lynn D., 2008. The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and Guide to the Literature. 3rd edit. NY: Springer. 638 p.

Noirot-Timothee C., 1960. Etude d'une famille de Cilies: les Ophryoscolecidae. Structures et ultrastructures // Ann. Sci. Nat. Zool., Vol. 2. 12e ser. P. 527—718.

Paulin J. J., Krascheninnikow S., 1973. An electronmicroscopic study of *Balantidium caviae* // Acta Protozool. Vol 7. P. 97—107.

Pomajbirkovar K., Obornirk M., Horark A., Petrzekovar K. J., Grim J. N., 2013. Novel insights into the genetic diversity of *Balantidium* and *Balantidium*-like cyst-forming ciliates // PLoS Negl Trop Dis. Vol. 7. № 3. e 2140. doi: 10.1371.

Ponce-Gordo F., Jimenez R. E., Martinez-Diraz R. A., 2008. Tentative identification of the species of *Balantidium* from ostriches (*Struthio camelus*) as *Balantidium coli*-like by analysis of polymorphic DNA // Vet. Parasitol. Vol. 157. P. 41—49.

Ponce-Gordo F., Fronseca-Salamanca F., Martinez-Diraz R. A., 2011. Genetic heterogeneity in internal transcribed spacer genes of *Balantidium coli* (Litostomatea, Ciliophora) // Protist. Vol. 162. P. 774—794.

Puytorac P. D., Grain J., 1965. Structure et ultrastructure de *Balantidium xenopi* sp. nov. Cilié trichostome parasite du batracien *Xenopus fraseri* Boul. // Protistologica. Vol. 1. P. 29—36.

Rodriguez J. M., 1939. On the morphology of *Balantidium kirbyi* n. sp. from the Plathander // J. Parasitol. Vol. 25. P. 197—201.

Senler N. G., Yildiz I., 2000. The ciliate fauna in the digestive system of *Rana ridibunda* (Amphibia: Anura) I: *Balantidium* (Balantidiidae, Trichostomatida) // Turk. J. Zoolog. Vol. 24. P. 33—43.

Shete S. G., Krishnamurthy R., 1984. Observations on the rectal ciliates of the genus *Balantidium*, Claparede and Lachman, 1858 from Indian amphibians *Rana tigrina* and *R. cyanophlyctis* // Arch. Protistenkd. Vol. 128. P. 179—194.

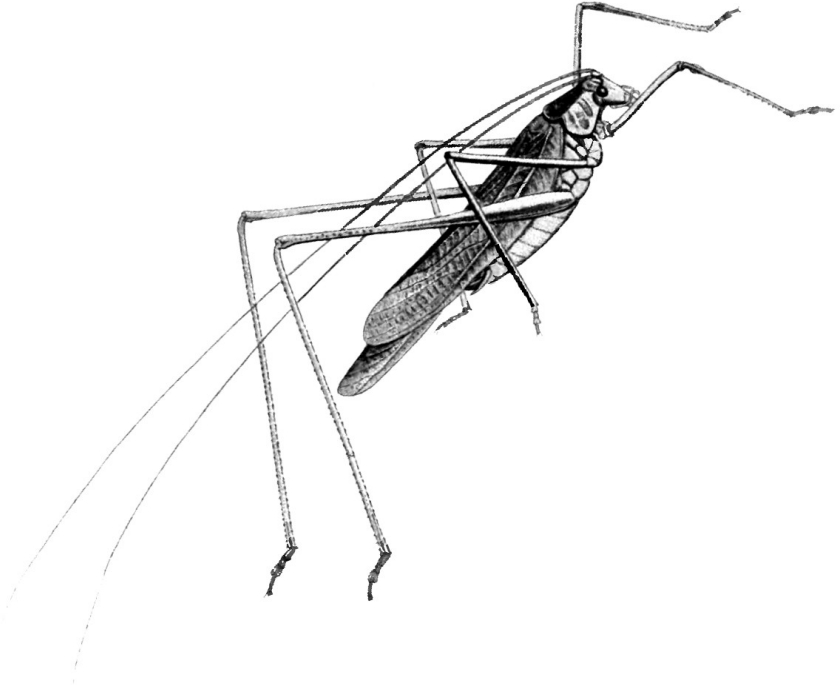
Stein F. V., 1867. Der Organismus der Infusionsthier. II. Leipzig. 404 S.

## **COMPARATIVE-MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF SPECIES OF THE GENUS *BALANTIDIUM* CLAPAREDE & LACHMANN, 1858, FROM FISH AND AMPHIBIANS**

**O. A. Kornilova, L. V. Chistyakova**

**Keywords:** *Balantidium*; comparative morphology; systematics.

A comparative morphological analysis of species of the genus *Balantidium* — fish and amphibians endobionts — was made. For some species the most important diagnostic features were identified. It is shown that the species *B. kirby* and *B. xenopi* must be excluded from the genus *Balantidium* based on specific structural features of the pharynx and the cell surface.



# **Фауна и экология насекомых**



**НАХОДКА ОБЫКНОВЕННОГО ПЛАСТИНОКРЫЛА (*PHANEROPTERA FALCATA*,  
ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE) В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

**П. В. Озерский**

**Ключевые слова:** *Phaneroptera falcata*, прямокрылые; Новгородская область; ареалы прямокрылых.

Осенью 2013 г. автор осуществлял сборы прямокрылых насекомых в Окуловском районе Новгородской области. 8 сентября в окрестностях деревни Яблонька (58°16'54" с. ш., 33°27'58" в. д.) им были найдены 3 взрослые особи (2 самца и 1 самка) кузнечика обыкновенного пластинокрыла (*Phaneroptera falcata* (Poda, 1761)). Кузнечики держались на высоких злаках у обочины грунтовой дороги, проходящей через многолетнюю залежь, покрытую луговой растительностью. За предшествовавшие 20 лет сборов прямокрылых в Окуловском районе, в том числе и в указанной точке, вид *Ph. falcata* нам никогда не встречался.

Данная находка представляет значительный интерес, поскольку отражает происходящую в последние годы экспансию этого вида на новые территории. Ранее обыкновенный пластинокрыл считался сравнительно южным видом, характерным, прежде всего, для лесостепей и степей. Так, Г. Г. Якобсон в монографии, посвященной фауне прямокрылых и ложносетчатокрылых насекомых Российской Империи и сопредельных стран (Якобсон, Бианки, 1905), приводил этого кузнечика из тогдашних Харьковской, Воронежской, Саратовской, Оренбургской, Рязанской губерний, из русского Туркестана и из Южной Сибири. Г. Я. Бей-Биенко в монографии, посвященной подсемейству *Phaneropterinae* (1954), обозначал северную границу ареала *Ph. falcata* в пределах России по городам Севску (Брянская область) и Курску, району Липецка, югу Рязанской области, городам Вольску (Саратовская область) и Чкалову (ныне Оренбургу). Позднее, в определителе насекомых Европейской части СССР, он же (Бей-Биенко, 1964) указывал в качестве северной границы распространения *Ph. falcata* для Европейской части СССР 52—53° с. ш., а для азиатской части страны — 51°—51°40' с. ш. Следует, однако, отметить, что еще до выхода в свет упомянутых работ Бей-Биенко Н. Н. Плавильщиков (1950) приводил этого кузнечика «к югу от Смоленска и Московской области» (с. 77).

Впоследствии в фаунистической литературе стали появляться указания на нахождение обыкновенного пластинокрыла существенно севернее широт, указанных в работах Бей-Биенко. 70-ми годами XX века датируются первые сообщения о поимке *Ph. falcata* на юго-востоке Московской области, а в середине 90-х годов вид был обнаружен в Калужской и Тульской областях (см. обзоры: Алексанов, 2006; Большаков, 2006; Михайленко, 2008). С 2001—2002 гг. обыкновенный пластинокрыл отмечается в г. Москве, а к 2006 г. были известны его находки в северных и восточных районах Московской области (см. обзоры: Михайленко, 2008; Черня-

ховский, 2010). В 2006 г. Д. А. Адаховский приводил этого кузнечика из Удмуртии, указывая на его преимущественную распространенность на юге республики. Согласно Адаховскому, к 2006 г. северная граница ареала *Ph. falcata* в пределах Удмуртии проходила по линии Воткинск — Якшур-Бодья — Нылга — Сюмси (что примерно соответствует 57° с. ш.). В то же время, в той же работе отмечалось активное расселение вида в северном направлении.

Аналогичные процессы наблюдаются и в восточнее Уральского хребта. Так, согласно О. Н. Скалон (2008), в начале XXI века обыкновенный пластинокрыл был впервые отмечен для Кузнецкой котловины (54° с. ш. 86° в. д.), что существенно севернее границы ареала, приводившейся Бей-Биенко (1964).

В 2011 г. вид был впервые отмечен в Латвии, на ее юго-востоке, недалеко от границы с Псковской областью (северо-западнее г. Даугавпилса, 56°01'27" с. ш., 26°51'44" в. д.: Sokolovskis, Suveizda, 2012). Еще раньше (Савельев, 1999) сообщалось о присутствии *Ph. falcata* в Себежском национальном парке (юг Псковской области, близ границы с Латвией). В 2011 г. обыкновенный пластинокрыл впервые обнаружен нами в центральной части Псковской области (Озерский, 2012): несколько экземпляров было собрано в Островском районе (57°12' — 57°17' с. ш., 28°47' — 28°51' в. д.). В последующие годы численность этого вида в указанной точке Псковской области возрастала, и летом 2013 г., по нашим наблюдениям, он уже был там массовым видом, заселяя мезофитные и влажные луга с высокой растительностью.

Примерно в то же время вид впервые был отмечен в Ленинградской области: в 2011 г. — в Гатчинском районе, а в 2012 г. — в окрестностях г. Луги (сообщения Н. В. Данилова и Е. В. Цветкова, цит. по: Озерский, 2012), что соответствует не менее, чем 59° с. ш.

В свете приведенных данных, наша недавняя находка *Ph. falcata* в Новгородской области не выглядит неожиданной. В то же время, она является хорошим поводом для обсуждения возможных причин расширения ареала этого вида на север. Эти причины можно искать, по меньшей мере, в двух направлениях.

Во-первых, можно попытаться связать экспансию *Ph. falcata* с изменением характера растительного покрова в Нечерноземной зоне Европейской России, где за последние 20 лет значительно уменьшилось сельскохозяйственное использование земель и бывшие поля, пастбища и сенокосы превратились в суходольные луга, заросли кустарников и молодые леса. Такая трансформация растительности представляется весьма благоприятной для обыкновенного пластинокрыла, который, согласно В. В. Алексанову (2006), тяготеет к луговым сообществам, богатым двудольными растениями. Показательно в этом отношении наше наблюдение 2013 г., согласно которому этот кузнечик в Островском районе Псковской области, в целом, избегает выкошенных лугов. Следует также иметь в виду то, что яйцекладка у *Ph. falcata* производится в растения (Бей-Биенко, 1954; Алексанов, 2006), поэтому можно предполагать, что прекращение сенокоса и выпаса скота может способствовать увеличению выживаемости отложенных яиц.

Во-вторых, заслуживает внимания предположение о том, что продвижение этого кузнечика на север обусловлено масштабным изменением климата. В его пользу свидетельствует то обстоятельство, что экспансия обыкновенного пластинокрыла на север имеет место не только в странах бывшего СССР, но носит значительно более масштабный характер, в том числе свойственна и территориям тех стран, в которых сохраняется развитое сельское хозяйство. Так, например, в последние 2 десятилетия она наблюдается в Нидерландах (Felix, van Hoof, 2004), в Чехии (Košárek, Holuša, 2006; Košárek et al., 2008), в Германии (Grein, 2007), в Польше (Böhme et al., 2011).

Нельзя также исключить и возможности того, что наблюдаемое расселение *Ph. falcata* на север вызвано комплексом факторов, в том числе и антропогенными изменениями растительного покрова, и потеплением климата, а может быть — и чем-либо еще. По-видимому, выявление и изучение этих факторов может представлять большой интерес для понимания причин наблюдаемого в настоящее время расширения на север ареалов многих южных видов животных и растений.

## ЛИТЕРАТУРА

Адаховский Д. А., 2006. Материалы по фауне, распространению и экологии прямокрылых насекомых (Orthoptera) Удмуртии // Вестник Удмуртского ун-та. № 10. С. 119—128.

Алексанов В. В., 2006. Особенности биологии *Phaneroptera falcata* Poda, 1761 в Центральном Нечерноземье // Известия Калужского общества изучения природы. Книга седьмая (сборник научных трудов). Под ред. С. К. Алексеева и В. Е. Кузьмичева. Калуга: КГПУ им. К.Э. Циолковского. С. 155—164.

Бей-Биенко Г. Я., 1954. Прямокрылые Т. II, вып. 2. Кузнечиковые, подсем. Листовые кузнечики (Phaneropterinae) // Фауна СССР, нов. Серия, 59. 386 с.

Бей-Биенко Г. Я., 1964. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — прямокрылые (прыгающие прямокрылые) // Определитель насекомых Европейской части СССР. Под ред. Г. Я. Бей-Биенко. М.—Л.: Наука. С. 205—284.

Большаков Л. В., 2006. *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) (Hexapoda: Orthoptera: Tettigoniidae) — расселяющийся вид // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Сборник научных трудов. Выпуск 5. Тула: Гриф и К. С. 3—4.

Михайленко А. П., 2008. О новых для фауны Московской области видах длинноусых прямокрылых (Orthoptera: Tettigoniidae, Gryllidae) // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Вып. 15—16. С. 72—82.

Озерский П. В., 2012. О некоторых интересных находках прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в Псковской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. Выпуск 12. СПб: ТЕССА, 2012. С. 5—11.

Плавильщиков Н. Н., 1950. Определитель насекомых. М.: Учпедгиз. 544 с.

Савельев П. В., 1999. Энтомофауна национального парка «Себежский»: Прямокрылые насекомые Orthoptera // Природа Псковского края. Т. 6, С. 19—21.

Скалон О. Н., 2008. Фауна и экология прямокрылых (Orthoptera) Кузнецко-Салаирской горной области. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Новосибирск. 25 с.

Черняховский М. Е., 2010. Видовой состав и сообщества прямокрылых насекомых в

условиях Москвы // Развитие современной экологии. Научные статьи по экологии. <http://ecotext.ru/99.html> (доступ 09.10.2013).

Якобсон Г. Г., Бианки В. Л., 1905. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской Империи и сопредельных стран. СПб: Изд-во А. Ф. Девриена. 958 с.

Böhme W., Geissler P., Wagner Ph., 2011. A remarkable record of *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) (Saltatoria: Phaneropteridae) from north-eastern Poland // Bonn Zoological Bulletin. Vol. 60. № 1. P. 109—111.

Felix R., van Hoof P., 2004. Massaal voorkomen van de sikkelsprinkhaan *Phaneroptera falcata* op de oirschotse heide (Orthoptera: Tettigoniidae) // Nederlandse Faunistische Mededelingen. Vol. 20. P. 13—16.

Grein G., 2007. Zur Ausbreitung von *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) und *Conocephalus fuscus* (Fabricius, 1793) in Niedersachsen // Articulata. Bd. 22. № 1. S. 91—98.

Kočárek P., Holuša J., 2006. Recent expansion of bush-cricket *Phaneroptera falcata* (Orthoptera: Tettigoniidae) in northern Moravia and Silesia (Czech Republic) // Scripra Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Ostraviensis. № 163. Environmental Changes and Biological Assessment III. P. 207—211.

Kočárek P., Holuša J., Vik R., Marhoul P., Zuna-Kratky T., 2008. Recent expansions of the bush-crickets *Phaneroptera falcata* and *Phaneroptera nana* (Orthoptera: Tettigoniidae) in the Czech Republic // Articulata. Bd. 23. № 1. S. 67—75.

Sokolovskis K., Suveizda J., 2012. First record of *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) (Orthoptera, Phaneropteridae) in Latvia // Latvijas Entomologs. Vol. 51. P. 155—157.

## EIN FUND VON GEMEINER SICHELSCHRECKE (*PHANEROPTERA FALCATA*, ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE) IN OBLAST NOWGOROD

P. V. Ozerski

**Stichwörter:** *Phaneroptera falcata*; Geradflügler; Oblast Nowgorod; Verbreitungsgebiete der Geradflügler.

3 adulten Sichelschrecken (2 Männchen und 1 Weibchen) wurden Anfang September 2013 in der Nähe von dem Dorf Jablon'ka (Rajon Okulowka, 58°16'54" N, 33°27'58" O) gesammelt. Das ist der erste Fund von dieser Art in Oblast Nowgorod. *Ph. falcata* wurde lange Zeit als eine relativ südliche Art betrachtet, die nirgends nördlicher als 53° N vorkommen würde. Jedoch zeigte diese Art eine Expansion nach Norden während des XX Jahrhundert in Russland und in angrenzenden Ländern. Z. B. 2011 wurde *Ph. falcata* von uns in Zentrum von Oblast Pskow (Rajon Ostrow, 57°12' — 57°17' N, 28°47' — 28°51' O) gefunden.

In dem Bericht werden auch einige anderen Funde von dieser Art in NW Russland und in angrenzenden Ländern besprochen. Nach mündlichen und schriftlichen Mitteilungen von verschiedenen Beobachtern, wurde diese Laubheuschrecke 2011—2012 auch in Oblast Leningrad Russlands (Rajon Luga und Rajon Gattschina) und in Lettland zum ersten Mal gefunden.

Mögliche Ursachen von dieser Expansion sind besprochen. Eine von denen ist eine Unterbrechung der landwirtschaftlichen Tätigkeit auf diesen Territorien, die schon etwa 20 Jahre dauert. So können ungeschchnittene Kräuter auf verwilderten Feldern für Eiablage von der Heuschrecke benutzt werden. Diese Erklärung ist aber zumindest nicht genug, da eine ähnliche Expansion auch in einigen Ländern mit einem hoch entwickelten Landwirtschaft (z. B. in Niederlande) tritt. Möglicherweise spielt hier auch globale Klimaveränderung eine wichtige Rolle.





**Фауна и экология  
ПОЗВОНОЧНЫХ**



## РАСХОДЫ ВРЕМЕНИ ПАРЫ БЕЛЫХ ТРЯСОГУЗОК НА ВЫКАРМЛИВАНИЕ ПТЕНЦОВ В ЮГО-ВОСТОЧНОМ ПРИЛАДОЖЬЕ

*Е. С. Кузнецова*

**Ключевые слова:** бюджет времени; выкармливание птенцов; величина выводка; возраст птенцов; среднесуточные температуры воздуха.

Интенсивность выкармливания птенцов многих видов как одна из характеристик родительской заботы подробно описана в литературе. В большинстве работ, начиная с самых ранних, рассматривается влияние величины выводка и возраста птенцов на частоту прилетов к гнезду родителей (Kluijver, 1952; Moreau, 1947; Gibb, 1950, 1955; Мальчевский, 1959; Бардин и др., 1987 и др.). Этот показатель оказывается очень изменчивым не только для различных видов, но и для популяций вида, гнездящихся в различных регионах. Для определения эффективности родительской заботы необходима оценка временных и энергетических затрат взрослых птиц на родительскую заботу. Однако работ такого характера, в частности, по белой трясогузке очень мало (Leinonen, 1973; Nakamura et al., 1981).

В нашем исследовании мы оценивали ритм и расходы времени родителей на выкармливание птенцов в зависимости от величины выводка, возраста птенцов и погодных условий.

**Благодарности.** Выражаю глубокую признательность проф., д. б. н. А. В. Артемьеву и проф., д. б. н. Н. В. Лапшину, предоставившим возможность продолжить работу на стационаре «Маячино».

**Материал и методика.** Работа выполнена в мае—июле 1991—1994 и 2007—2012 гг. на стационаре «Маячино» КЦ РАН, расположенном на юго-восточном побережье Ладожского озера. В районе исследований берег озера представляет собой полосу песчаных и каменистых пляжей, частично заросших разнотравьем и ивняками. Работа проводилась на полосе пляжей (длинной 6 км и шириной от 30 до 100 м), а так же на вырубках, отделенных от берега узкой (от 40 до 70 м) лесной полосой и дорогой. Наблюдения за поведением птиц проводили из переносного укрытия, изготовленного на основе зонта (Зимин, 1983). Хронометрирование деятельности птиц осуществлялось методом прямых наблюдений и по методике случайных многомоментных наблюдений (Бардин, Ильина, 1986; Бардин и др., 1987; Кузнецова, 2003). Всего было проведено 214 часов наблюдений у 22 гнезд, с птенцами различного возраста. В анализ не включены наблюдения в день вылупления и вылета птенцов.

**Результаты и обсуждение.** Совместная забота о выводке обоих родителей — один из важнейших факторов для успешности гнездования (Alatalo et al., 1988; Whittingham, 1989; Kuitunen et al., 1996; и др.), особенно для регионов с неустойчивым климатом. У большинства видов воробьиных птиц птенцов выкармливают оба родителя. Пара белых трясогузок в Приладожье на заботу о птенцах расходует в среднем

11,71 ± 0,24 час / сутки (табл. 1). Однако вклад самцов оказался значительно меньшим, чем самок, и составил лишь 28% от суммарных затрат. Меньшие затраты времени у самца в первом цикле гнездования обусловлены тем, что существенную долю (до 70%) самец расходует на территориальное и брачное поведение. Вследствие полициклии, к моменту вылета птенцов из гнезд самцы возобновляют пение и активизируют патрулирование территории. Во втором цикле гнездования вклад самца может быть еще меньше, а в 3 случаях (из 14) они перестали кормить птенцов в 10—11-дневном возрасте. Самки половину времени репродуктивных затрат (51,6%) проводят в гнезде, а остальное тратят на сбор и доставку корма. Самцы большую часть времени расходуют на сбор и доставку корма в гнездо (80% родительских затрат).

Таблица 1. Среднесуточные затраты самки и самца на родительскую заботу

Параметры	Самка	Самец
Частота прилетов (раз / сутки)	200 ± 0,43	175 ± 0,27
Время, проведенное в гнезде (час / сутки)	4,33 ± 0,28	0,62 ± 0,04
Сбор корма (час / сутки)	3,57 ± 0,12	2,18 ± 0,07
Транспорт корма (час / сутки)	0,49 ± 0,02	0,52 ± 0,02
Всего (час / сутки)	8,39 ± 0,2	3,32 ± 0,11

На сбор корма пара тратит 5,75 ± 0,1 часа в сутки, самки расходуют на кормодобычу на 39% времени больше, чем самцы ( $t = 3,2$ ;  $p < 0,01$ ). Родители собирают пищу для птенцов на гнездовой территории, в большинстве случаев не далее 50 м от гнезда, самки обычно на расстоянии в 6,2 ± 0,42 м от гнезда, а самцы перемещаются немного дальше – на 9,0 ± 0,49 м ( $t = 5,1$ ;  $p < 0,001$ ).

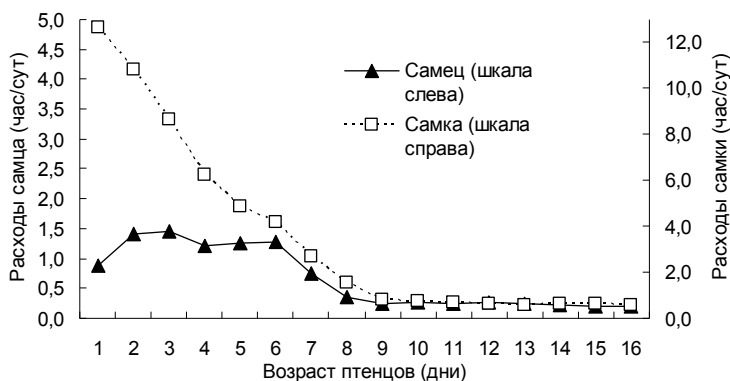


Рис. 1. Расходы времени самкой и самцом на обогревание птенцов и уход

Родители кормят птенцов от 2 до 35 раз в час, в среднем  $19,6 \pm 0,5$  раза в час. Самка прилетает к гнезду  $10,4 \pm 0,4$  раза в час, а самец —  $9,2 \pm 0,2$  раза в час. Наши данные сходны с полученными в Центральной Финляндии (Leinonen, 1975) и значительно меньше, чем в Японии (50—65 раз в час, Nakamura et al., 1984). С увеличением частоты кормления значимо возрастают расходы времени на сбор корма, как у самки ( $r = 0,94$ ;  $p < 0,001$ ), так и у самца ( $r = 0,92$ ;  $p < 0,001$ ) и на доставку корма в гнездо ( $r = 0,62$ ;  $p < 0,01$  и  $r = 0,64$ ;  $p < 0,01$ , соответственно).

Поведение родителей в значительной степени изменяется с возрастом птенцов. Существенные изменения претерпевают затраты времени на обогревание птенцов и уход за ними (рис. 1). Так, в первый день после вылупления самка обогревает птенцов 66% светлой части суток, покидая гнездо в среднем  $3,1 \pm 0,14$  раз в час, на  $6,6 \pm 0,5$  мин, и, возвращаясь, не всегда приносит корм. Начиная со вторых суток, продолжительность ее пребывания в гнезде почти линейно падает ( $r = -0,89$ ;  $p < 0,001$ ). К 9-му дню выкармливания она находится в гнезде в среднем  $0,83 \pm 0,02$  часа в сутки, в последующие дни это время изменяется мало. Ночует в гнезде до 7-го—8-го дня выкармливания.

Самец редко обогревает птенцов, его разовые посещения гнезда не превышают по длительности 1,3 мин и связаны скорее с тем, что он значительно дольше, чем самка, кормит маленьких птенцов. В первый день он замещает самку на гнезде на очень короткое время (в среднем на  $0,7 \pm 0,05$  мин / раз). На второй день продолжительность разового пребывания в гнезде мало меняется, но из-за увеличения частоты прилетов к гнезду, суточные расходы времени увеличиваются в 2 раза. Далее, до 6-го дня, суточное время пребывания в гнезде самца составляет в среднем  $1,27 \pm 0,06$  час / сутки, а начиная с 8-го дня, резко падает до  $0,27 \pm 0,01$  час / сутки. Такой же ритм обогревания птенцов и ухода за ними характерен для белой трясогузки в Финляндии (Leinonen, 1975) и для других воробьиных птиц, что отмечают исследователи, изучавшие этот вопрос (Pullianen, 1979; Johnson, Best, 1982; Бардин и др., 1987; Grindel, 1987 и др.).

По мере роста птенцов изменяется частота прилетов родителей к гнезду (рис. 2). У самки она линейно возрастает ( $r = 0,84$ ;  $p < 0,001$ ) к 12-му дню выкармливания (от  $2,8 \pm 0,05$  раз / час в первые сутки и до  $19,8 \pm 1,4$  раз / час), в дальнейшем интенсивность снижается. У самца ритм выкармливания линейно возрастает ( $r = 0,76$ ;  $p < 0,001$ ) от первых суток ( $3,8 \pm 0,2$  раз/час) — к 6-м ( $13,2 \pm 0,7$  раз/час). На 8-й день интенсивность кормления птенцов самцом резко падает до уровня 2-го—3-го дня и остается такой до вылета птенцов. В результате совместных усилий родителей, суммарная частота кормления увеличивается до  $28,2 \pm 2,2$  раза / час к 12-м суткам выкармливания ( $r = 0,9$ ;  $p < 0,001$ ), а впоследствии незначительно снижается. В Центральной Финляндии (Leinonen, 1973a, b) темп кормления белыми трясогузками птенцов разного возраста также различается у самцов и самок.

Подобные изменения в интенсивности выкармливания птенцов характерны для большинства воробьиных птиц (Gibb, 1955; Royama, 1966; Bierman, Sealy, 1982; Jonson, Best, 1982; Бардин и др., 1987; Марковец, Высоцкий, 1992; Баккал, 1993; Kuitunen et al., 1996 и др.). Рост интенсивности выкармливания обусловлен возрастными

ми потребностями в корме у птенцов, а перед вылетом из гнезд для большинства воробьиных птиц характерно снижение частоты кормления птенцов.

В районе исследований у белых трясогузок при увеличении частоты кормления наблюдается также тенденция к сокращению дальности перемещений в поисках пищи у самки ( $r = -0,67$ ;  $p < 0,001$ ) и у самца ( $r = -0,77$ ;  $p < 0,001$ ).

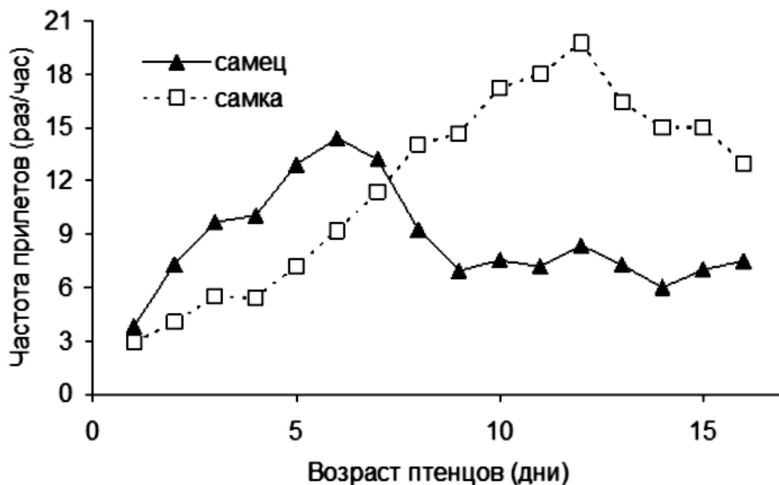


Рис. 2. Частота прилетов родителей к гнезду с птенцами разного возраста

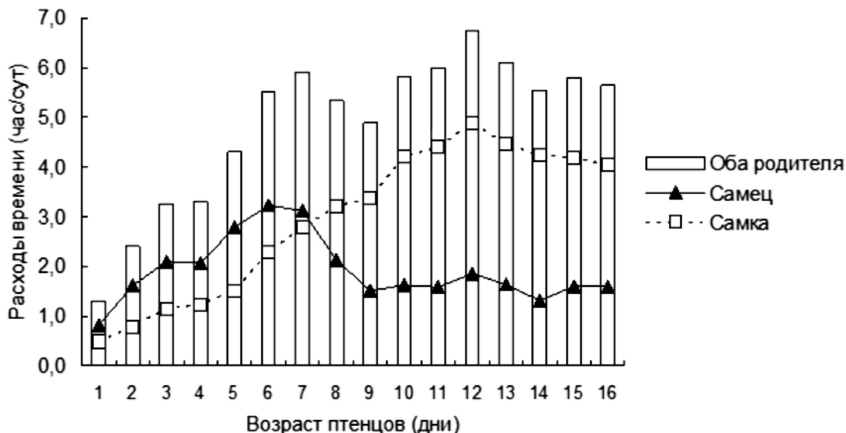


Рис. 3. Затраты времени родителей на сбор корма для птенцов

Расходы времени на сбор корма для птенцов изменяются в зависимости от их возраста (рис. 3) так же, как и интенсивность кормления. В первую неделю жизни птенцов расходы времени родителей на сбор корма увеличиваются ( $r = 0,79$ ;  $p < 0,001$ ), а затраты у самца в этот период на 40% выше, чем у самки ( $t = 15,6$ ;  $p < 0,001$ ). К 9-му дню жизни птенцов расходы времени самца снижаются до уровня 3-го—4-го дня и дальше меняются мало. У самки расходы времени на кормодобывание растут ( $r = 0,5$ ;  $p < 0,01$ ) и во второй половине гнездовой жизни птенцов они становятся на 60% выше, чем у самца ( $t = 15,4$ ;  $p < 0,001$ ).

Суммарное время партнеров на сбор корма достигает наибольших значений на 7-е сутки жизни птенцов ( $7,44 \pm 0,2$  час / сутки) и дальше меняется мало.

На расходы времени оказывает существенное влияние число птенцов в выводке. Многочисленные исследования на разных видах указывают на увеличение частоты прилетов к гнезду с крупными выводками (Moreau, 1947; Kendeigh, 1952; Gibb, 1955; Pinkowski, 1978; Walsh, 1978; Бакал, 1992 и др.). По нашим данным, белые трясогузки крупные выводки тоже кормят чаще (табл. 2). Расходы времени пары родителей на заботу о выводке размером больше среднего ( $5,4 \pm 0,14$  час / птенца) оказались на 20% больше, чем аналогичные затраты на малочисленные.

Таблица 2. Продолжительность родительской заботы о выводках разного размера

Параметры	Самка			Самец		
	3—5	6—7	Значение F	3—5	6—7	Значение F
Число птенцов в выводке	3—5	6—7	Значение F	3—5	6—7	Значение F
Частота прилетов раз / час	151	207	9,1***	177	226	34,4***
Расстояние до кормовых площадок (м)	6,8	4,88	4,8**	10,5	6,04	19,5***
Время в гнезде (час / сутки)	5,2	5,25	1,84	0,76	0,85	10,9***
Сбор корма (час / сутки)	2,13	3,78	42,6***	2,4	3,01	40,6***
Транспорт корма (час / сутки)	0,51	0,48	2,0	0,58	0,57	0,4
Всего (час / сутки)	7,84	9,51	52,0***	3,48	4,43	37,8***

Самки обогревают птенцов в среднем  $5,2 \pm 0,04$  час / сутки, независимо от величины выводка. Это характерно не для всех воробьиных птиц. Так, горные синицы крупные выводки обогревают дольше (Gridnel, 1987), а пищухи (Kuitunen & Suhonen, 1989) — меньше, чем малочисленные. Последнее было обосновано Мертенсом (Mertens, 1969, 1977a, b) с помощью инструментальных исследований на больших синицах. Эксперименты Мертенса показали, что при устойчивых внешних условиях, в крупных выводках суммарная теплопродукция птенцов больше, поэтому их не требуется долго обогревать.

В отличие от синиц, белые трясогузки в Приладожье строят гнезда на земле, в земляных нишах, и, вероятно, поэтому часть теплопродукции выводка рассеивается. Поэтому самка одинаковое время тратит на обогрев больших и маленьких выводков. Увеличение времени на родительскую заботу о более крупных выводках определяется частотой прилетов к гнезду и ростом затрат на сбор корма. Как видно из данных, представленных в табл. 2, самка тратит на кормодобывание для 6—7 птенцов на 44% времени больше, чем для 3—5, а разница в расходах самца составляет 20% времени. В литературе есть сведения о различиях в интенсивности выкармливания птенцов из выводков разных размеров младшего и старшего возраста. Так, древесные славки птенцов младшего возраста чаще кормят в выводках среднего размера (Bierman, Sealy, 1982). Другие авторы таких зависимостей не выявляют (Seel, 1969; Pinkowski, 1978).

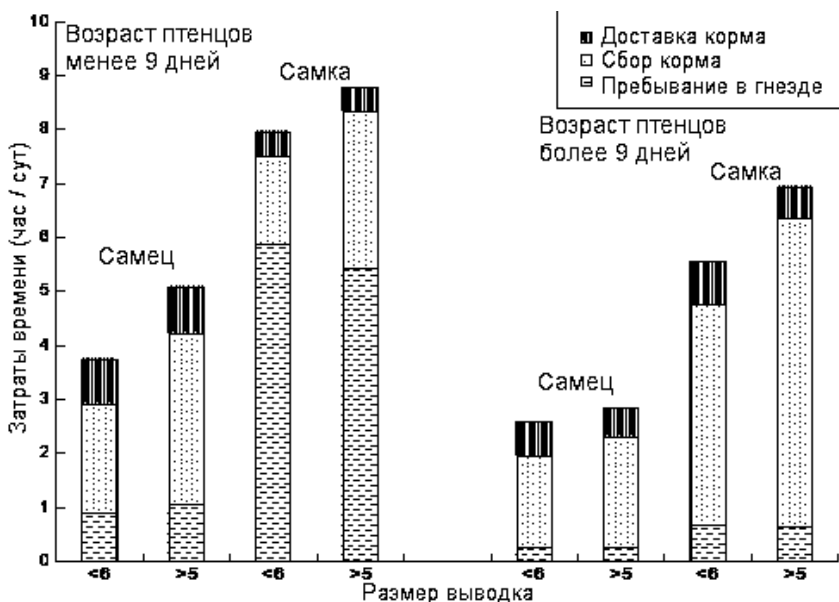


Рис. 4. Различия в расходах времени на родительскую заботу о птенцах разного возраста в больших и маленьких выводках

По нашим данным, в Приладожье структура затрат времени самки и самца на выкармливание птенцов в выводках разного размера различается в возрастных периодах с 1-го по 9-й день и старше 9 суток (рис. 4). Так, самец расходует больше времени на заботу о больших выводках более младшего возраста ( $F = 31,0$ ;  $p < 0,001$ ). Позднее эти различия сглаживаются и становятся незначимыми, также, как и у большой синицы (Gibb, Betts, 1963; Royama, 1966 и др.). Самка же увеличивает затраты времени на родительскую заботу о крупных выводках старшего воз-



раста ( $F = 18,9$ ;  $p < 0,001$ ). Вероятно, это связано с тем, что самка много времени тратит на обогревание маленьких птенцов, а выкармливает птенцов в этот период, в основном, самец.

Период выкармливания птенцов в Приладожье растянут с конца мая и до конца июля. И, если в конце сезона обычно наблюдается устойчиво-теплая или жаркая погода, со среднесуточными температурами выше  $15^{\circ}\text{C}$ , то для начала сезона характерны существенные колебания температуры воздуха (вплоть до заморозков, со среднесуточными температурами ниже  $10^{\circ}\text{C}$ ). Холодная погода на Ладого часто сопровождается дождями, сильным ветром и волнением на озере, что не только ухудшает температурные условия для гнездования, но и создает препятствия в поиске и добыче пищи (наземные и водные беспозвоночных практически недоступны) для белых трясогузок.

Погодные факторы оказывают существенное влияние на поведение белых трясогузок. При повышении температуры воздуха самка меньше времени проводит в гнезде, обогревая птенцов ( $r = -0,56$ ,  $p < 0,05$ ) и чаще их кормит ( $r = 0,45$ ,  $p < 0,05$ ). Другие взаимосвязи затрат на родительскую заботу и температуру воздуха носят нелинейный характер: самцы и самки больше времени расходуют на птенцов при температурах от  $12$  до  $20^{\circ}\text{C}$ . Среднесуточные температуры оказывают более существенное влияние на бюджеты времени белых трясогузок: суточная продолжительность родительской заботы у партнеров сокращается: у самки — более всего при  $T_{\text{ср}} > 10^{\circ}\text{C}$  (на 20%,  $F = 6,5$ ;  $p < 0,001$ ), а у самца — при  $T_{\text{ср}} > 15^{\circ}\text{C}$  (на 10%,  $F = 8,2$ ;  $p < 0,01$ ).

Данные о затратах времени белых трясогузок на обогрев и уход за птенцами при разных среднесуточных температурах среды, собранные в Приладожье, представлены в табл. 3.

Таблица 3. Структура родительской заботы белых трясогузок (час/сутки) при разных среднесуточных температурах воздуха ( $^{\circ}\text{C}$ ).

Среднесуточные температуры воздуха ( $T_{\text{ср}}$ , $^{\circ}\text{C}$ )	< 10	10 < $T_{\text{ср}}$ < 15	15 < $T_{\text{ср}}$ < 20	> 20	< 10	10 < $T_{\text{ср}}$ < 15	15 < $T_{\text{ср}}$ < 20	> 20
	Самка				Самец			
	Обогрев птенцов и уход за птенцами в гнезде (час / сут)	4,65	3,15	2,68	2,37	0,43	0,78	0,57
Сбор корма для птенцов (час / сут)	3,66	2,79	2,38	2,13	2,54	2,19	2,15	2,11
Доставка корма в гнездо (час / сут)	0,64	0,35	0,4	0,47	0,68	0,55	0,44	0,47
Всего на родительскую заботу (час/сут)	8,95	6,29	5,46	4,97	3,65	3,52	3,2	3,2

У самцов продолжительность пребывания в гнезде снижается почти в два раза

при среднесуточных температурах воздуха ниже 10°C, а самка при понижении среднесуточных температур на каждые 5°C проводит в гнезде больше на 13—11% ( $F = 7,0$ ;  $p < 0,001$ ) времени.

В центральной Финляндии на пищеухе показано (Kuitunen, Suhonen, 1989), что в холодную погоду расходы времени на обогревание крупных выводков меньше, чем малочисленных. Авторы объясняют эту особенность тем, что в гнезде с большими выводками температура выше, а для ее поддержания каждому из птенцов требуется меньше энергии. Для белой трясогузки эта тенденция, не подтвердилось: в холодную погоду самка обогревала 3 птенцов 4,67 час/сутки, 5 — 4,31 часа, а 7 птенцов — 4,54 часа в день ( $F = 1,7$ ;  $p > 0,05$ ). Гнезда с 6—7 птенцами в Приладожье чаще встречаются в начале гнездового сезона, в период с холодной, ветреной и дождливой погодой. В такой ситуации на температуру в гнезде в большей степени влияют погодные условия, а не суммарная теплопродукция выводка. При повышении среднесуточных температур воздуха затраты самки на обогрев птенцов существенно сокращаются (табл. 3).

В литературе влияние температуры воздуха на интенсивность кормления птенцов и продолжительность сбора корма для них описано для разных видов. По данным одних исследователей (Баккал, 1988; Siikamaki, 1996 и др.) при понижении температуры воздуха происходит замедление темпа кормления и затрат на сбор пищи. По данным других, в таких случаях увеличивается кормовая активность (Kuitunen, Suhonen, 1989) и затраты времени на сбор корма (Turner, 1983). Мы считаем, что в основе изменений в кормовой активности родителей лежит потребность в пище и трудоемкость ее сбора. При неблагоприятных погодных условиях птенцам требуется больше пищи, т. к. они часто мерзнут, и для поддержания температуры они расходуют больше энергии. Найти пищу родителям значительно сложнее из-за малой доступности беспозвоночных животных. По нашим данным (табл. 3), при повышении температуры воздуха, расходы времени на родительскую заботу у обоих партнеров постепенно снижаются. Однако среднесуточная температура воздуха ниже 10°C оказывается критичной. В такую холодную погоду возрастают не только пищевые потребности выводка, но и потребности родителей. Пища оказывается малодоступной и родители практически все дневное время кормятся сами или собирают корм для птенцов. В таких условиях суммарные затраты времени на собственное кормление и сбор корма для птенцов у белых трясогузок составляют более 8 часов в сутки. Более того, в этих условиях практически невозможно визуально разделить кормодобывание взрослых птиц на кормежку и сбор корма для птенцов. В умеренно-теплую погоду затраты родителей на выкармливание птенцов сокращаются на 15% и в более теплые дни меняются мало. В холодную погоду родители часто ищут корм на мелководье, далеко от гнезда, поэтому увеличиваются и транспортные расходы времени (на 20% у самца и в два раза — у самки). В жаркую погоду пища доступна в непосредственной близости от гнезда, что приводит к сокращению суточных расходов времени на выкармливание птенцов: у самки — на час, у самцов — на 30 мин.

Таким образом, среднесуточные температуры воздуха оказывают существен-

ное влияние в первую очередь, на продолжительность обогрева птенцов самкой и структуру бюджета времени родителей.

**Выводы.** Суммарные затраты времени пары родителей на кормление выводка определяются возрастом и пищевыми потребностями птенцов, они постепенно нарастают к 6-му—7-му дню жизни и далее меняются мало. Однако роли родителей существенно различаются: самец в первую неделю тратит больше времени на сбор и доставку корма птенцам, а самка — дольше обогревает птенцов.

Расходы времени самки на обогревание птенцов не зависят от величины выводка, но сокращаются к концу первой недели жизни птенцов. Доля участия самца в выкармливании сокращается по мере увеличения интенсивности кормления птенцов самкой.

Величина выводка в структуре родительской заботы отражается только на затратах на сбор, доставку корма родителями: с увеличением размера выводка у обоих родителей больше времени уходит на его выкармливание.

Погодные условия существенно влияют на продолжительность и структуру родительской заботы: расходы времени и ритм выкармливания оказываются в зависимости от доступности корма, потребности выводка в обогреве и затрат взрослых птиц на самообеспечение.

## ЛИТЕРАТУРА

Баккал С. Н., 1988. О питании и выкармливании птенцов белобровика в Лапландском заповеднике // Орнитология. Вып. 23. С. 94—99.

Баккал С. Н., 1993. Поведение пары желтоголовых корольков (*Regalus regalus*) на гнезде // Тр. ЗИН РАН. Т. 252. С. 3—21.

Баккал С. Н., 1992. Поведение сероголовой гаички (*Parus cinctus*) в периоды насиживания и выкармливания птенцов на юге Мурманской области // Русский орнит. журн. Т. 1. № 2. С. 127—146.

Бардин А. В., Высоцкий В. Г., Пацерина Е. Г., 1987 Факторы, влияющие на частоту кормления птенцов у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 163. С. 3—15.

Бардин А. В., Ильина Т. А., 1986. Метод случайных многомоментных наблюдений в изучении бюджетов времени у птиц // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Л. С. 60—62.

Зимин В. Б., 1983. Некоторые приемы, облегчающие поиск гнезд лесных наземногнездящихся воробьиных// Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 5—11.

Кузнецова Е. С., 2003. Бюджеты времени белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) в Южной Карелии./ автореферат...кандидата биологических наук, СПб. 20 с.

Мальчевский А. С., 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л. 282 с.

Марковец М. Ю., Высоцкий В. Г., 1992. Биология болотной гаички (*Parus palustris*) на Куршской косе Балтийского моря. // Русский орнитол. журн. Т. 2, вып 1. С. 61—70.

Alatalo R. V., Gottlander K., Lundberg A., 1988. Conflict or cooperation between parents feeding nestling in Pied Flycatcher // *Ornis Scand.* Vol. 9. P. 31—34.

Bierman G. C., Sealy S. G., 1982. Parental feeding of nestling Yellow Warbler in relation to brood size and prey availability // *Auk.* Vol. 99, № 2. P. 332—341.

- Gibb J. A., 1950. The breeding biology of the great and blue titmice // *Ibis*. Vol. 92. P. 507—539.
- Gibb J. A., 1955. Feeding rates of Great Tits // *Brit. Birds*. Vol. 48. № 1. P. 49—58.
- Gibb J. A., Betts M. M., 1963. Food and food supply of nestling tit (*Paridae*) in Breckland pine // *J. Anim. Ecol.* Vol. 32. № 4. P. 489—533.
- Grundel R., 1987. Determination of nestling feeding rate and parental investment in the Mountain Chickadee // *Condor*. Vol. 89. № 2. P. 319—328.
- Jonson E. J., Best L. B., 1982. Factors effecting feeding and brooding of Gray Cotbird nestlings // *Auk*. Vol. 99. № 1. P. 148—156.
- Kendeigh S. C., 1952. Parental care and its evolution in birds. // *Illinois. Biol. Monographs*. № 22. 342 p.
- Kuitunen M., Jantti A., Suhonen J., Aho T., 1996. Food availability and the male's role in parental care in double brooded Treecreepers *Certhia familiaris* // *Ibis*. Vol. 138. № 4. P. 638—643.
- Kuitunen M., Suhonen J., 1989. Daylength and time allocation in relation to reproductive effort in the Common Treecreeper, *Certhia familiaris* // *Ornis Fenn.* Vol. 66. № 2. P. 53—61.
- Leinonen M., 1975. Breeding biology of White Wagtail in the lake district of Central Finland (By Matti Leinonen – Turku) // *Rep. From the Dep. of Zool. Univ. Of Turku*. № 4. 23 p.
- Leinonen M., 1973. On the breeding biology of the White Wagtail *Motacilla alba* in Central Finland // *Ornis fenn.* Vol. 50. P. 53-82.
- Mertens J. A. L., 1969. The influence of brood size on the energy metabolism and water loss of nestling Great Tits, *Parus major major* // *Ibis*. Vol. 111. № 1. P. 11—16.
- Mertens J. A. L., 1977a. Thermal conditions for successful breeding in Great tits (*Parus major* L.). I. Relation of growth and development of temperature regulation in nestling Great tits. // *Oecologia*. Vol. 28. №1. P. 1—29.
- Mertens J. A. L., 1977b. Thermal condition for successful breeding in Great tits (*Parus major* L.). II. Thermal properties of nests and nestboxes and their implications for the range of temperature tolerance of Great tits broods. // *Oecologia*. Vol. 28. № 1. P. 31—56.
- Moreau R. E., 1947. Relation between number in brood, feeding rate and nestling period in 9 species of birds in Tanganyika Territory // *J. Anim. Ecol.* Vol. 16. P. 205—209.
- Nakamura S., Hashimoto H., Sootome O., 1984. Breeding ecology of *Motacilla alba* and *M. grandis* and their interspecific relationship // *J. Yamashina Inst. Ornithol.* Vol. 16. № 2/3. P. 114—135.
- Pinkowski B. C., 1978. Feeding of nestling and fledgling Eastern Bluebirds // *Wilson Bull.* Vol. 90, № 1. P. 84—98.
- Pullianen E., 1979. Behavior of a pair of Redpolls, *Acanthis flammea* at nest // *Aquilo, Ser. Zool.* Vol. 19. P. 87—96.
- Royama T., 1966. Factor governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tit, *Parus major* // *Ibis*. Vol. 108. № 2. P. 313—347.
- Seel D. S., 1969. Food, feeding rate and body temperature in the nestling House Sparrow *Passer domesticus* at Oxford // *Ibis*. Vol. 111. № 1. P. 36—47.
- Sikawäki P., 1996. Nestling growth and mortality of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in relation to weather and breeding effort // *Ibis*. Vol. 138. № 3. P. 471—478.
- Turner A. K., 1983. Time and energy constraints on the brood size of Swallows, *Hirundo rustica*, and Sand martins, *Riparia riparia* // *Oecologia*. Vol. 59. № 3. P. 331—338.
- Walsh H., 1978. Food of nestling Purple Martins // *Wilson Bull.* Vol. 90. P. 248—260.

Whittingham L. A., 1989. An experimental study of paternal behaviour in Red winged Black-birds // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 25. P. 73—80.

## TIME COSTS OF A WHITE WAGTAILS PAIR ON FEEDING BROOD IN SE OF THE LADOGA REGION

*E. S. Kuznetsova*

**Keywords:** time budget; feeding brood; brood size; nestlings age; average daily air temperatures.

The article considers the time budget of adults white wagtails during feeding brood. It describes changes in the rhythm of feeding, spending time on heating chicks and care for them, to collect and deliver feed male and female, depending on the age of juveniles, the value of the broods and average daily air temperature. It is proven that the budget of parental care depends on the age of juveniles and on the size of the brood. The average daily temperatures have a significant impact on the heating time female juveniles and budget pattern time of both parents.

УДК 598.293

## МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ СТРЕПЕТА (*TETRIX TETRIX* LINNAEUS, 1758) В ЗАПОВЕДНИКЕ «ЧЕРНЫЕ ЗЕМЛИ» (РЕСПУБЛИКА КАЛМЫКИЯ). СООБЩЕНИЕ I. ТРОФИКА ПРОЛЕТНЫХ СТАЙ СТРЕПЕТА В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

*Ю. А. Дурнев, Х. Б. Манджиев, В. А. Карамышев*

**Ключевые слова:** стрепет; миграция; пирогенные сукцессии; рацион.

Стрепет, являясь характерным компонентом степных сообществ Евразии, может служить надежным биологическим индикатором их интегрального состояния. С учетом высокой степени стенобионтности этой птицы как в период гнездования, так и во время сезонных миграций, ее наличие или отсутствие косвенно характеризует не только экологические системы целинных и условно-целинных степей, но и ход восстановления вторично-степных сообществ, а также успешность формирования оптимальных по структуре агроценозов (последнее особенно актуально для западноевропейской части ареала вида). Меридиональный «трансект», который закладывается мигрирующими стаями стрепетов дважды в год, может быть детально отслежен и использован для экологической оценки территорий юга России с точки зрения интенсивности их распашки, пастбищной нагрузки, фактора бесплоинства, уровня загрязнения пестицидами и других параметров. Наконец, остановки тысячных стай крупных птиц характеризуют общую биологическую продуктивность степных экосистем.

Следует иметь в виду и высокий природоохранный статус стрепета как вида «уязвимого» в Европе и «близкого к угрожаемому» в мире в целом (IUCN, 2009). В Красной книге Российской Федерации (2001) стрепет характеризуется как редкий вид (категория 3) и занесен в значительную часть региональных Красных книг. В связи с этим, все значимые стороны экологии стрепета заслуживают обстоятель-

ных исследований, которых, к сожалению, пока явно недостаточно (Исаков, Флинт, 1987; Бадмаев, Неронов, 1998; Убушаев, 2002; Крейцберг-Мухина, 2003; Крейцберг-Мухина и др., 2003; Сапармурадов, 2003; Федосов, 2007; Финогенов, 2007; Антончиков, 2011, 2013; Нефедов, 2013).

Весьма важным вопросом экологии стрепета является его трофика, которая обычно характеризуется лишь самым общим образом, например, «питание смешанное: проростки, бутоны, цветки, листья растений, различные насекомые, особенно прямокрылые, иногда мелкие позвоночные» (Красная книга..., 2001). В связи с явным недостатком сведений о питании этого вида, нами на территории заповедника Черные Земли были проведены сборы экскрементов стрепета, характеризующие разные этапы его жизненных циклов. Теория и методика сбора и анализа копроматериалов птиц подробно изложена нами в специальной публикации (Дурнев и др., 1982), поэтому мы обратим внимание лишь на показатели, которые рассматривались для характеристики питания стрепета:

- общее и среднее количество экземпляров пищевых объектов в 1 пробе;
- частота встречаемости компонента в процентах;
- объем пищевого компонента в процентах.

Совокупная оценка этих параметров по каждому из компонентов питания дает возможность оценить реальное значение последних в рационе исследуемого вида позвоночных животных.

Техническая разборка копроматериалов и предварительное определение компонентов питания была выполнена В. А. Карамышевым; уточнение определений проводилось Ю. А. Дурневым; необходимые консультации были получены от Г. И. Дубенской, М. М. Ивановой, О. А. Корниловой, П. В. Озерского, Т. Я. Ситниковой. Всем специалистам, оказавшим помощь в определении биологических объектов из проб, а также студентам факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена, принимавшим участие в сборе экскрементов стрепетов, авторы искренне признательны. Авторы благодарны продюсеру кинокомпании «NDR/Naturfilm» Генри Миксу (Henry M. Mix) за предоставленные технические видеоматериалы со съемками стай мигрирующих стрепетов за 2007—2009 годы. Особую благодарность авторы выражают администрации и сотрудникам Государственного природного биосферного заповедника «Черные Земли» В. С. Бадмаеву, Б. С. Убушаеву, Н. Л. Маштыкову, Э. Х. Сакилову, С. Ш. Акимову, В. Г. Белому, П. А. Позднышеву и многим другим, оказавшим неоценимую помощь в организации и проведении работ.

Поскольку в данном сообщении приводится характеристика осеннего питания стрепета, представляется целесообразным кратко охарактеризовать масштаб его осеннего пролета через «Черные Земли». Известно, что здесь пролетает магистральный путь массовой миграции стрепета, совпадающий с ключевой орнитологической территорией (КОТР) «Уттинская» (EU-RU149, Uttinskaya area, 46°15' с. ш., 46°08' в. д.), которая представлена слабо-волнистой равниной, лежащей ниже уровня мирового океана. В ее северной части преобладает холмистый рельеф с вытянутыми в широтном направлении Бэровскими буграми; межбугровые про-

странства заняты степными и полупустынными комплексами на суглинистых солонцеватых почвах с элементами такыров; в южной части преобладают ковыль-ные и полынные ассоциации со значительной примесью различных солеросов. До начала 1990-х годов эта территория представляла собой степные участки, сильно деградировавшие из-за интенсивного выпаса скота. После образования в 1990 году заповедника Черные Земли, пастбищная нагрузка резко сократилась и песчаные дюны стали зарастать ковыльными ассоциациями, характерными для степных комплексов. Высокий травостой с доминированием ковылей после полного высыхания в начале лета служит основой для возникновения степных пожаров. Таким образом, значительные площади КОТР и самого заповедника Черные Земли подвержены пирогенным сукцессиям.

Автомобильные учеты стрепета на осеннем пролете проводятся в заповеднике в 2 этапа: с 16 по 22 октября и с 5 по 13 ноября. В начале 2000-х годов они давали весьма скромные результаты: так на первом этапе учетов в 2002 году на 10 км автомобильного маршрута кордон Ацан-Худук—КОТР «Уттинская» максимально учитывалось до 207 особей. Самая крупная стая, встреченная в эти дни, состояла примерно из 250 стрепетов. Обычная величина стай варьировала от нескольких экземпляров до 100 и более особей; среднее число особей в стае за учетный период составило 27,6 экз. В целом с 16 по 22 октября 2002 года было учтено 1211 стрепетов. Обычно, плохая погода с осадками и низкими температурами стимулирует образование больших стай стрепетов и увеличение уровня их миграционного беспокойства. В октябре 2002 года основная масса птиц была сосредоточена на участках бывших пожарищ, где наиболее интенсивно происходит отрастание злаков (полевички и житняков) и бобовых (в основном, люцерны степной).

На втором этапе учетов (с 5 по 13 ноября 2002 года) в связи с установлением теплой сухой погоды группы стрепетов в 10—25—60 особей рассредоточились по большой территории. На автомобильном учете по маршруту кордон Ацан-Худук — пос. Хулхута 6 ноября 2002 года был зафиксирован максимальный результат в 464 особи на 10 км. Всего за второй этап было учтено 2093 стрепетов.

В период осенних миграций 2007—2009 годов произошло заметное увеличение количества мигрирующих стрепетов, зафиксированное операторами кинокомпании «NDR/Naturfilm» при съемках сериала «Wildes Russland». Применяя метод «стоп-кадра» при анализе съемок взлетов и посадок отдельных стай этого вида, их размеры были определены в 2,8; 4,1; 4,6; 7,4; 11,2; 13,0; 16,4; 17,2 и 24,3 тысячи экз.

По недавно опубликованным предварительным данным А. Н. Антончикова (2013), в период весенней миграции 2013 года в Калмыкии через обследованную территорию суммарно пролетело более 68 тыс. стрепетов. Определены основные границы пролетного коридора, ширина которого составляет от 40 до 70 км. Обнаружена возможная точка разделения миграционных потоков на северный и восточный, что позволяет предположить наличие на территории Калмыкии пролетных птиц из европейской и азиатской гнездовых группировок стрепета.

Такая концентрация мигрирующих стрепетов в районе заповедника «Черные

Земли» и других частях Калмыкии хорошо согласуется с информацией о крупной зимовке этого вида в Азербайджане, где количественные оценки скопления стрепетов ранее варьировали в широком интервале:

— в начале XX века — от 50 тысяч в 1900-е годы (Johnsgard, 1991) до 200—300 тысяч экз. к началу 1930-х годов (Patrikeev, 2004);

— в конце XX века от 9 тысяч в 1980 году до 100 тысяч экз. в 1990 году (Красная книга..., 2001).

В первое десятилетие XXI века здесь ежегодно регистрируется более 150 тысяч стрепетов (Gauger, 2007; Антончиков, 2011).

Осенью во время остановок стай на отдых стрепеты поедают весьма разнообразную пищу: в их трофике удалось обнаружить не менее 75 различных компонентов (табл. 1), однако, основу рациона составляют всего три основных растительных компонента. Молодые побеги вновь вегетирующей в сентябре люцерны степной доминируют и по встречаемости (обнаружена более чем в 90% проанализированных проб) и по объему в суммарном пищевом комке, составляющем примерно половину от всех объектов растительного происхождения. Два других компонента — остатки вегетативных частей полевички малой и нескольких видов житняков — имеют примерно равное значение и делят 2-е и 3-е места в рационе.

Следующую группу растительных кормов, имеющих высокую встречаемость на уровне 30—40% при минимальном объеме в пищевом комке, составляют донник, различные представители семейства гречишных (горец песчаный и другие виды рода *Polygonum*, щавель конский), дескурения Софии и различные виды полыней. Все эти виды в течение сентября также имеют второй (осенний) период вегетации. Обращает на себя внимание наличие в рационе стрепета типичных пустынных и солончаковых растений (верблюдки, селитрянницы, солянки, качима метельчатого, верблюжьей колючки, селитрянки), которые, возможно являются источником микроэлементов. Встречаются в осеннем спектре питания луковицы и корневища некоторых пустынных первоцветов (лука неравного, тюльпана Биберштейна, касатики карликового), которые выкапываются стрепетом из почвы с глубины 12—15 см.

Среди компонентов питания животного происхождения чаще других встречаются различные представители прямокрылых, жесткокрылых и перепончатокрылых. Примерно с равной частотой отмечены в рационе стрепета прямокрылые (серый кузнечик и различные саранчовые) и гусеницы бабочек (особенно из семейства нимфалид). Так же часто отмечаются в копроматериалах фрагменты самых крупных и многочисленных жуков степных сообществ заповедника Черные Земли — чернотелки шипастой, скарабея широкошейного и различных жужелиц. Примерно в 15% проанализированных проб отмечены довольно мелкие, но многочисленные в степи муравьи-жнецы. Все членистоногие занимают незначительный объем в суммарном пищевом комке.



Таблица 1. Осенний спектр питания стрепета  
(по данным анализа 52 экскрементов; октябрь-ноябрь 2012 года; заповедник «Черные Земли»)

№ п/п	Компоненты питания	Количество экз.		Встречаемость, %	Объем компонента, %	Примечание
		абс.	среднее			
1	2	3	4	5	6	7
<b>КОРМА РАСТИТЕЛЬНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
1	Эфедра двухколосковая ( <i>Ephedra distachya</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	11,4	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
2	Житняки (пустынный, ломкий, гребневидный) ( <i>Agropyron desertorum</i> , <i>A. fragile</i> , <i>A. pectinatum</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	45,6	28,2	Один из основных компонентов рациона
3	Овсяг ( <i>Avena fatua</i> ), остатки семян	6	0,1	11,4	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
4	Костер ( <i>Bromus</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	9,5	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
5	Полевичка малая, ( <i>Eragrostis minor</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	58,9	23,4	Один из основных компонентов рациона
6	Овсяница ( <i>Festuca</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	22,8	< 0,1	Встречается примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
7	Мятлик луковичный ( <i>Poa bulbosa</i> ) и другие виды мятликов, остатки прикорневых частей	-	-	13,3	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
8	Ковыль ( <i>Stipa</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	12,1	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
9	Ковыль ( <i>Stipa</i> sp.), бл. не опр. (остатки семян)	7	0,1	9,5	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико

1	2	3	4	5	6	7
10	Осока черноколосковая ( <i>Carex melanostachya</i> ) (остатки вегетативных и генеративных частей)	-	-	7,6	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
11	Осока ( <i>Carex</i> sp.), бл. не опр. (остатки семян)	5	0,1	9,5	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
12	Лук неравный ( <i>Allium inaequale</i> ), (остатки вегетативных частей)	-	-	20,9	< 0,1	Встречается примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
13	Тюльпан Биберштейна ( <i>Tulipa biebersteiniana</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	19,0	< 0,1	Встречается примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
14	Касатик карликовый ( <i>Iris pumila</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	13,3	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
15	Горец песчаный ( <i>Polygonum arenarium</i> ) и другие виды горцов, остатки вегетативных частей	-	-	36,1	< 0,1	Встречается примерно в 1/3 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
16	Горец ( <i>Polygonum</i> sp.), остатки семян	12	0,2	15,2	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
17	Щавель конский ( <i>Rumex confertus</i> ), остатки семян	3	< 0,1	5,7	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
18	Гречишные (Polygonaceae), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	24,7	< 0,1	Встречаются примерно в 1/3 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
19	Лебеда ( <i>Atriplex</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	15,2	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
20	Марь ( <i>Chenopodium</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей и семян)	-	-	19,0	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
21	Верблюдка ( <i>Corispermum</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	3,8	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико

1	2	3	4	5	6	7
22	Селитрянница натронная ( <i>Nitrosalsola nitriaria</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	9,5	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
23	Солянка сорная ( <i>Salsola tragus</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	5,7	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
24	Гвоздика ( <i>Dianthus</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	20,9	< 0,1	Встречается примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
25	Качим метельчатый, «Перекасти поле» ( <i>Gripsofila paniculata</i> ), семена	17	0,3	11,4	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
26	Бурачок пустынный <i>Alyssum desertorum</i> , остатки вегетативных частей	-	-	12,1	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
27	Дескурения Софии ( <i>Descurainia sophia</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	34,2	< 0,1	Встречается примерно в 1/3 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
28	Желтушник ( <i>Erysimum</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	17,1	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
29	Лапчатка ( <i>Potentilla</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	11,4	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
30	Верблюжья колючка обыкновенная ( <i>Alhagi pseudalhagi</i> ), остатки семян	7	0,1	7,6	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
31	Астрагал ( <i>Astragalus</i> sp.), бл. не опр. (остатки бобов и семян)	5	0,1	9,5	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
32	Люцерна степная ( <i>Medicago romanica</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	93,1	45,8	Один из основных компонентов рациона
33	Донник лекарственный ( <i>Melilotus officinalis</i> ), остатки вегетативных частей и соцветий	-	-	41,8	< 0,1	Встречается более чем в 1/3 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
34	Селитрянка Шобера ( <i>Nitriaria schoberi</i> ),	-	-	15,2	< 0,1	Встречается единично, пищевое

1	2	3	4	5	6	7
	остатки вегетативных частей					значение невелико
35	Кермек ( <i>Limonium</i> sp.), остатки вегетативных частей и соцветий	-	-	15,2	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
36	Заразиха песчаная ( <i>Orobanche arenaria</i> ), остатки вегетативных частей и соцветий	-	-	3,8	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
37	Подмаренник ( <i>Galium</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	11,4	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
38	Тысячелистник ( <i>Achillea</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	9,5	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
39	Полынь ( <i>Artemisia</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей и соцветий)	-	-	32,3	< 0,1	Встречается примерно в 1/3 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
40	Василек ( <i>Centaurea</i> sp.), семена	6	0,1	9,5	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
41	Бодяк ( <i>Cirsium</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей и соцветий)	-	-	11,4	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
42	Крестовник ( <i>Senecio</i> sp.), бл. не опр. (остатки вегетативных частей и соцветий)	-	-	17,1	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
43	Осот полевой ( <i>Sonchus arvensis</i> ), остатки вегетативных частей	-	-	7,6	< 0,1	Встречается единично, пищевое значение невелико
45	Другие растения (Plantae), бл. не опр. (остатки вегетативных частей)	-	-	30,4	< 0,1	Встречаются примерно в 1/3 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
46	Другие растения (Plantae), бл. не опр. (остатки корней)	-	-	20,9	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико

1	2	3	4	5	6	7
<b>КОРМА ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
47	Пауки-волки ( <i>Lycosidae</i> )	2	< 0,1	3,9	< 0,1	Встречаются редко
48	Сенокосцы ( <i>Opiliones</i> )	4	0,1	7,7	< 0,1	Встречаются редко
49	Сольпуга ( <i>Galeodes araneoides</i> )	3	0,1	5,8	< 0,1	Встречается редко
50	Тараканы ( <i>Blattodea</i> ), бл. не опр.	2	< 0,1	3,8	< 0,1	Встречаются редко
51	Кузнечик серый ( <i>Decticus verrucivorus</i> )	9	0,2	17,3	< 0,1	Встречается примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
52	Настоящие сверчки ( <i>Gryllidae</i> )	3	0,1	5,8	< 0,1	Встречаются редко
53	Медведка обыкновенная ( <i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> )	3	0,1	5,8	< 0,1	Встречаются редко
54	Настоящие саранчовые ( <i>Acrididae</i> )	11	0,2	21,2	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
55	Щитники ( <i>Pentatomidae</i> )	4	0,1	7,7	< 0,1	Встречаются редко
56	Жужелицы ( <i>Carabidae</i> )	8	0,2	15,4	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
57	Копр лунный ( <i>Copris lunaris</i> )	1	< 0,1	1,9	< 0,1	Встречается редко
58	Скарабей широкошейный ( <i>Scarabaeus laticollis</i> )	7	0,1	13,5	< 0,1	Встречается редко
59	Щелкуны ( <i>Elateridae</i> )	2	< 0,1	3,9	< 0,1	Встречаются редко
60	Чернотелка шипастая ( <i>Gnaptor spinimanus</i> )	4	0,1	7,7	< 0,1	Встречается редко
61	Чернотелки ( <i>Tenebrionidae</i> )	8	0,2	15,4	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
62	Долгоносики ( <i>Curculionidae</i> )	5	0,1	9,6	< 0,1	Встречаются редко
63	Жесткокрылые ( <i>Coleoptera</i> ), бл. не опр.	16	0,3	30,8	< 0,1	Встречается примерно в 1/3 проанализированных проб питания, но

1	2	3	4	5	6	7
						пищевое значение невелико
64	Муравей-жнец ( <i>Messor kasakorum</i> )	8	0,2	15,4	< 0,1	Встречается примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
65	Красногрудый муравей-жнец ( <i>Messor denticulatus</i> )	3	0,1	5,8	< 0,1	Встречается редко
66	Роющие осы ( <i>Sphecidae</i> )	2	< 0,1	3,8	< 0,1	Встречаются редко
67	Мешочницы ( <i>Psychidae, larvae</i> )	2	< 0,1	3,8	< 0,1	Встречаются редко
68	Совки ( <i>Noctuidae, larvae</i> )	4	0,1	7,7	< 0,1	Встречаются редко
69	Нимфалиды ( <i>Nymphalidae</i> )	9	0,2	17,3	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
70	Бабочки ( <i>Lepidoptera, larvae</i> ), бл. не опр.	12	0,2	23,1	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико
71	Долгоножки ( <i>Tipulidae, larvae</i> )	3	0,1	5,8	< 0,1	Встречаются редко
72	Зеленая падальная муха ( <i>Lucilia sp.</i> )	2	< 0,1	3,8	< 0,1	Встречается редко
73	Разноцветная ящурка ( <i>Eremias arguta</i> ), остатки	6	0,1	11,5	< 0,1	Встречается редко
74	Хомячки ( <i>Cricetulus sp.</i> ), бл. не опр.	5	0,1	9,6	< 0,1	Встречаются редко
75	Полуденная песчанка ( <i>Meriones meridianus</i> ), костные остатки, зубы	1	< 0,1	1,9	< 0,1	Встречаются редко
76	Общественная полевка ( <i>Microtus socialis</i> ), костные остатки, зубы	4	0,1	7,7	100	Встречается редко
77	Полевки ( <i>Microtus sp.</i> ), бл. не опр. (остатки костей и шерсти)	-	-	11,5	< 0,1	Встречаются редко
78	Мышиные ( <i>Muridae</i> ), бл. не опр. (шерсть)	-	-	21,2	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания, но пищевое значение невелико

1	2	3	4	5	6	7
<b>МИНЕРАЛЬНЫЕ КОРМА И МЕХАНИЧЕСКИЕ ПРИМЕСИ</b>						
79	Моллюски (Bivalvia et Gastropoda), остатки ископаемых раковин	-	-	13,5	< 0,1	Встречаются редко
80	Остатки скорлупы яиц	-	-	7,7	< 0,1	Встречаются редко
81	Фрагменты известняка	-	-	15,4	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания
82	Фрагменты древесного угля	-	-	26,9	< 0,1	Встречаются примерно в 1/5 проанализированных проб питания
83	Почвенные частицы	-	-	71,2	< 0,1	Встречаются в 2/3 всех проанализированных проб питания
84	Крупные гастролиты из полевого шпата	-	-	53,9	< 0,1	Встречаются в половине всех проанализированных проб питания
85	Мелкий кварцевый песок	-	-	100	1,5	Встречается во всех проанализированных пробах питания
<b>Всего:</b>		221	4,3	-	100	-

Отмечены в спектре питания стрепета и мелкие позвоночные животные — рептилии и мышевидные грызуны. Из пресмыкающихся в добыче этой крупной птицы нами отмечена разноцветная ящурка — весьма многочисленный в Черных Землях вид степных ящериц. Из *Micromammalia* установлена видовая принадлежность только полуденной песчанки и социальной полевки. Встречены в рационе также представители рода серых хомячков. Не исключено, что стрепеты используют в пищу случайно обнаруженную падаль (именно этим можно объяснить встречу в рационе полуденной песчанки — очень осторожного и подвижного зверька). В целом, позвоночные также занимают незначительный объем в суммарном пищевом комке этой птицы.

Регулярно обнаруживаются в копроматериалах выведенные из желудка гастролиты в виде фрагментов полевого шпата и кварцевого песка. К механическим примесям, по-видимому, могут быть отнесены почвенные частицы, попадающие в пищеварительный тракт стрепета с прикорневыми частями выдернутых из субстрата растений. Довольно разнообразен перечень минеральных кормов: ним мы относим частички древесного угля, скорлупу птичьих яиц, мелкие фрагменты известняка и обломки раковин моллюсков. Примечательно, что последние представлены ископаемыми формами двустворчатых и брюхоногих, в большом количестве появляющихся на выдувах песков, вероятно являющихся дном древнего Хвалынского моря.

Таким образом, стрепет в осенний период является ярко выраженным фитофагом, основу рациона которого формирует лишь три вида кормов, представленных активно вегетирующими осенью люцерной степной (*Medicago romanica*), полевичкой малой (*Eragrostis minor*) и житняками (*Agropyron desertorum*, *A. fragile*, *A. pectinatum*). Поскольку экологическим пусковым механизмом этой второй вегетации являются летние травяные пожары, пирогенные сукцессии следует считать важным условием трофического благополучия стрепета в период осенней миграции. Все остальные весьма разнообразные компоненты питания выполняют роль дополнительных, компенсирующих или разнообразящих рацион пищевых объектов. Особенно следует подчеркнуть второстепенную роль животных компонентов в осеннем питании стрепета.

## ЛИТЕРАТУРА

- Антончиков А. Н., 2011. Стрепет: современная ситуация и перспективы сохранения // «Степной бюллетень». № 31. С. 32—38.
- Антончиков А. Н., 2013. Учет мигрирующего стрепета в Калмыкии // «Степной бюллетень». № 38. С. 49.
- Бадмаев В. С., Неронов В. В., 1998. Позвоночные животные заповедника «Черные Земли» // Флора и фауна заповедников. Вып. 74. 23 с.
- Дурнев Ю. А., Липин С. И., Сирохин И. Н., Сонин В. Д., 1982. Опыт изучения питания птиц методом анализа экскрементов // «Науч. докл. высш. школы. Биол. науки», № 9. С. 103—107.



Исаков Ю. А., Флинт В. Е., 1987. Семейство Дрофиные // Птицы СССР: Курообразные, Журавлеобразные. Л.: Наука. С. 465—502.

Красная книга Российской Федерации, 2001. М.: Астрель и АСТ. 863 с.

Крейцберг-Мухина Е. А., 2003. Современное состояние дрофиных птиц в Узбекистане // Дрофиные птицы России и сопредельных стран. С. 64—75.

Крейцберг-Мухина Е. А., Лановенко Е. Н., Шерназаров Э. Ш., Филатов А. К., Тен А., 2003. Расширение зоны зимовки стрепета в Узбекистане // Стрепет. Вып. 2. С. 90—91.

Нефедов А. А., 2013. Дрофиные в Омской области // Степной бюллетень. № 38. С. 44.

Сапармурадов Д., 2003. Численность и современное состояние дрофиных птиц в Туркменистане // Дрофиные птицы России и сопредельных стран. С. 83—90.

Убушаев Б. С., 2002. О численности и состоянии некоторых птиц Калмыкии, занесенных в Красную книгу РФ // Вестник Калмыцкого института социально-экономических и правовых исследований. Вып. 4. С. 64—66.

Федосов В. Н., 2007. Птицы-кампофилы юго-востока Кумо-Манычской впадины: население, динамика численности, экология и охрана // Автореф. дис... канд. биол. наук. 22 с.

Финогенов О. В., 2007. Особенности экологии стрепета полупустынь и пустынь юга нижнего Поволжья. Астрахань: Изд-во Астрахан. гос. ун-та. 17 с.

Gauger K., 2007. Occurrence, ecology and conservation of wintering Little Bustards *Tetrax tetrax* in Azerbaijan // Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung. Bd. 46 № 2. S. 5—27.

IUCN, 2009. Red List of Threatened Species. Version 1. <http://www.iucnredlist.org>.

Johnsgard P. A., 1991. Bustard, Hemipodes, and Sandgrouse birds in dry places. N.Y.: Oxford Univ. Press. 276 p.

Patrikeev M. P., 2004. The Birds of Azerbaijan. Sofia: Pensoft. 380 p.

**MATERIALS ON ECOLOGY OF THE LITTLE BUSTARD, *TETRAX TETRAX* (LINNAEUS, 1758)  
IN THE RESERVE CHERNYE ZEMLI (REPUBLIC OF KALMYKIA).  
REPORT I. TROPHISM OF MIGRATORY FLOCKS OF THE LITTLE BUSTARD  
IN AUTUMN PERIODE**

*Yu. A. Durnev, Ch. B. Mandzhiev, V. A. Karamyshev*

**Keywords:** little bustard; migration; pyrogenic successions; ration.

Detailed characteristics of the power of little bustard in the period of autumn migration are given. Primary phytophagy of the investigated species is concluded.

УДК 598.2/9+591.5

**РОЛЬ БОТАНИЧЕСКОГО САДА В ПОДДЕРЖАНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО  
РАЗНООБРАЗИЯ ГОРОДСКОЙ АВИФАУНЫ  
(НА ПРИМЕРЕ ГОРОДА ИРКУТСКА)**

***М. В. Сонина***

**Ключевые слова:** фауна; ботанический сад; синантропный; биоразнообразие.

Исследования фауны последних «островов» живой природы в современных мегаполисах — парков, старых кладбищ, ботанических садов и других подобных

территорий, — чрезвычайно важны не только в биологическом, но и в историографическом отношении: ведь животные, обитающие в городе, являются таким же его достоянием, как исторические и архитектурные памятники (Otto, Witt, 2002; Сони́на, 2009). 350-летний Иркутск, занимающий первое место среди городов мира по площади деревянной застройки и входящий в группу 100 исторических городов России, заслуживает в этом плане особого внимания. В условиях обострения экологической обстановки на урбанизированных территориях и общей «тривиализации» региональных фаун (Мальчевский, Пукинский, 1983), исследования животного мира городов способствуют выявлению и прогнозу основных тенденций в формировании и трансформации синантропного блока современной биоты.

Иркутск, город с полумиллионным населением, расположен на границе Байкальского тектонического разлома в зоне контакта бореальных лесов и лесостепи Северной Азии. Этот регион отличается повышенным биологическим и ландшафтным разнообразием в силу известного экотонного эффекта (Дурнев, Мельников, Бояркин и др., 1996). За три с половиной века существования города его флора и фауна существенно изменились и продолжают меняться на наших глазах. Птицы в Иркутске являются наиболее многочисленной, динамичной и значимой группой животных, имеющей многоаспектное влияние на жизнь человека. На сегодняшний день авифауна Иркутска включает в себя не менее 264 видов (Дурнев, Липин, Сонин, Сони́на, 2012), а высокие показатели численности многих птиц в границах города свидетельствуют о том, что пернатые чувствуют себя рядом с человеком весьма комфортно.

Особое значение для жизни птиц имеет состояние флоры и растительности города и его ближайших окрестностей. По данным ботаников, флора сосудистых растений Иркутска весьма разнообразна: на городской территории площадью около 450 км<sup>2</sup> выявлено 1120 видов сосудистых растений, что составляет более половины флористического состава Иркутской области (площадь которой превышает 770 тысяч км<sup>2</sup>) (Зарубин и др., 2008). Растительность окрестностей Иркутска представлена в основном сосновыми и смешанными (сосново-лиственнично-березовыми) лесами водоразделов и полидоминантными пойменными лесами умеренного типа. Зеленые насаждения в самом Иркутске занимают до 1/5 его территории и включают в себя парки, скверы, старые кладбища, вошедшие в городскую черту, многочисленные приусадебные участки деревянных жилых строений в историческом центре города и «дачные» участки по всему современному городскому периметру, а также линии старых тополей и других деревьев вдоль улиц. В городе имеется множество перестойных, сильно измененных деятельностью человека лесных участков, вошедших в городскую застройку (их общая площадь составляет почти 6 тысяч га). В структуре «городских» лесов выделено несколько функциональных зон: зона активного отдыха горожан — лесные массивы Академгородка, Батарейной, Кайской рощи, Ново-Мельниково, рощи «Звездочка», Синюшиной горы, микрорайона Юбилейный; прогулочная зона — лесные массивы Вересовки и Плишкино; зона специального целевого назначения — водоохранный лес го-

родского водозабора в районе Ершовского залива, лесной массив курорта «Ангара» и Ботанический сад Иркутского государственного университета.

При написании статьи, кроме личных материалов автора, использованы данные, любезно предоставленные орнитологами Ю. А. Дурневым, С. И. Липиным, В. Д. Сониным, Н. В. Вержуцкой, В. Е. Ивушкиным, В. В. Поповым, В. О. Саловаровым, И. Н. Сирохиным, а также разовые наблюдения аспирантов и студентов, в разные годы окончивших биолого-почвенный факультет Иркутского государственного университета (ИГУ). Особую благодарность автор выражает администрации Ботанического сада ИГУ в лице В. Я. Кузеванова и С. В. Сизых, оказавшим ценную помощь в организации исследования.

В Иркутске существует, по крайней мере, семь основных гнездовых комплексов биотопов птиц, формирующих одновременно и городскую среду. К ним относятся:

- застройка исторического центра;
- каменная многоэтажная застройка новых микрорайонов;
- деревянная одноэтажная застройка окраин старого Иркутска;
- городские водоемы;
- рудеральная зона;
- техногенная зона;
- городские зеленые насаждения.

Застройка исторического центра Иркутска представляет собой сочетание старых каменных и деревянных зданий как жилых, так и административных, торговых; среди зданий вкраплено значительное количество небольших по площади зеленых насаждений. Этот биотоп заселен, по крайней мере, 15 гнездящимися видами птиц.

На каменных зданиях исторического центра, отличающихся от современных многоэтажных сооружений большим количеством «архитектурных излишеств» в виде лепных карнизов, арок, эркеров и обширными, легко доступными для птиц чердачными помещениями, стабильно и в большом количестве гнездятся голуби — сизый и скалистый, белопопный стриж, белая трясогузка и домовый воробей. Воронок в некоторые годы также размножается на каменных строениях центральной части города в заметном количестве, однако распределение его гнездовых колоний имеет локальный характер и для этого вида характерны резкие колебания численности. В небольшом числе в чердачных помещениях каменных зданий гнездятся черные стрижи.

В распределении некоторых видов по центру города отмечаются существенные различия: например, гнездовые пары скалистого голубя явно тяготеют к набережной правого берега реки Ангары, где исторический центр является наиболее «просторным» и имеются оптимальные кормовые биотопы природного характера — урез речной воды и каменистые береговые отмели, покрытые низкорослыми злаками и дикими гречишными, семена которых охотно поедаются особями этого вида. Сизый голубь предпочитает гнездиться в ближайших окрестностях торго-

вых площадей (в частности, Центрального городского рынка), где имеется изобилие кормов антропогенного происхождения.

Деревянные жилые строения центра Иркутска, прилегающие к ним надворные постройки и небольшие по площади участки зеленых насаждений со старыми дуплистыми тополями, охотно и в большом числе населяют домовые и полевые воробьи, белые трясогузки, большие синицы; реже отмечается гнездование отдельных пар обыкновенных горихвосток, малых мухоловок, обыкновенных скворцов, черных ворон, малых и пестрых дятлов.

Каменная многоэтажная застройка новых микрорайонов, расположенных по периметру «старой» части города (в основном сформировавшейся до начала массового крупнопанельного строительства в 1960-х годах) — оптимальный гнездовой биотоп петрофильных видов — сизого и скалистого голубей, белопоясного стрижа, обыкновенной пустельги, а также белой трясогузки, домового и полевого воробьев. Новостройки привлекают к себе отдельные гнездящиеся пары обыкновенных каменок и горных трясогузок. Площадь зеленых насаждений в новых микрорайонах невелика (за исключением Академгородка с его лесопарковой зоной, где расположены здания НИИ СО РАН). В посадках вдоль улиц, представленных, преимущественно, высокоствольными тополями, гнездятся черные вороны и обыкновенные сороки. В целом, в новых микрорайонах размножается не менее 11 видов птиц.

Значительные по площади деревянные одноэтажные районы старого Иркутска (т. н. «предместья»), часть из которых в настоящее время «зажата» между районами исторического центра и новыми микрорайонами, а часть граничит с природными сообществами речных пойм, являются характерным гнездовым биотопом достаточно многочисленного и сложного комплекса видов. Доля зеленых насаждений здесь заметно возрастает за счет приусадебных участков, старых разросшихся палисадников, пустырей и неудобий, что определяет размножение здесь видов, в целом, нехарактерных для города.

Например, в обширных зарослях сорного высокотравья нередко гнездятся черноголовые чеканы, а с 1999 года, в связи с общим ростом численности вида в регионе, — и отдельные пары бородатых куропаток. В старых тополях устраивают свои дупла пестрые и малые дятлы; затем эти дупла используются вертишейкой, обыкновенным скворцом, малой мухоловкой, обыкновенной горихвосткой, черноглавой гаичкой, большой синицей и полевым воробьем. В густых кустарниковых посадках размножаются сибирский жулан, славка-завирушка, пеночка-теньковка (подвид *Phylloscopus collybitus tristis*), рябинник (одиночные пары), коноплянка (предположительно). Нам известны случаи неудачных попыток размножения в кустарниках соловья-красношейки, варакушки и обыкновенной чечевицы, гнезда которых разоряют кошки. В кронах высоких тополей, образующих верхний ярус зеленых насаждений, строят свои гнезда обыкновенная сорока и черная ворона. В кронах древесно-кустарниковых пород (кленов, черемухи, яблони Палласа), формирующих второй ярус, изредка размножаются пары обыкновенного дубоноса. На

низкотравных пустырях отмечается гнездование редких пар степного конька и красноухой овсянки. Свалки строительного мусора на тех же пустырях охотно заселяет обыкновенная каменка. В жилых и нежилых деревянных постройках гнездятся деревенская ласточка, белая трясогузка, сибирская горихвостка, домовый и полевой воробьи. В целом, в районах «старого», деревянного Иркутска размножается более 25 видов птиц.

Городские водоемы Иркутска весьма разнообразны. Они представлены крупными проточными водоемами (Ангара и приустьевая часть Иркуты); мелкими проточными (приустьевые части Ушаковки, Каи, Олхи, Кузьмихи, Куды); мелкими стоячими (озера различных степеней эвтрофикации и зарастания озерно-болотного комплекса низовий Иркуты и других рек; олиготрофные озера в районе нижнего бьефа Иркутской ГЭС) водоемами; крупным медленнотекущим водоемом – Иркутское вдхр. у верхнего бьефа ГЭС. Здесь гнездится до 56% (62 вида) городской авифауны.

Наибольшим разнообразием птиц отличаются ОБК низовьев Иркуты, где отмечено регулярное размножение следующих представителей водного экологического комплекса: черношейной, красношейной и большой поганок, крякв — обыкновенной и черной, чирков — свистунка и трескунка, серой утки, широконоски, красноголовой и хохлатой чернетей. Еще богаче представлен здесь приводный комплекс гнездящихся птиц: большая выпь, погоныш-крошка, большой погоныш, коростель, лысуха, малый зуек, чибис, черныш, фифи, большой улит, поручейник, перевозчик, турухтан, бекас, лесной дупель, азиатский бекасовидный веретенник, малая, озерная и сизая чайки, морской голубок, черная, белокрылая, речная крачки, береговая ласточка, желтоголовая трясогузка, певчий и пятнистый сверчки, дроздовидная камышевка, тростниковая овсянка. К заболоченным лугам, приречным зарослям ивняков, окружающим водоемы, тяготеют в период размножения в городских условиях степной конек, камышевка-барсучок, бурая пеночка, черноголовый чекан, варакушка, белая лазоревка и дубровник. Из пернатых дневных и ночных хищников в городских приводных биотопах гнездятся пегий лунь, болотный лунь и болотная сова. В водно-болотных сообществах встречаются летом также серая цапля, касатка, пастушок и усатая синица, размножение которых в черте города пока не подтверждено конкретными находками гнезд.

Рудеральная зона, включающая в себя официальные полигоны и точечные незаконные свалки по всему городскому периметру, имеет очень важное трофическое значение в жизни птиц города. В гнездовании с этим биотопом тесно связаны всего лишь 2 вида — белая трясогузка и обыкновенная каменка, охотно заселяющие кучи строительного мусора, металллома и т. п.

Техногенная зона (аэродромы; железная дорога и примагистральная полоса; заводские корпуса и т. п. сооружения) в гнездовое время привлекает птиц по двум основным причинам. Такие виды, как степной лунь, болотная сова, бородатая куropатка и каменка-плясунья гнездятся на охраняемых территориях аэродромов в первую очередь из-за низкого уровня фактора беспокойства. Обыкновенная пу-

стельга, сизый и скалистый голуби, белопоясный стриж, удод, горная и белая трясогузки, обыкновенная каменка находят в технических конструкциях обилие гнездовых экологических ниш, по своей структуре близких к природным.

Городские зеленые насаждения — парки, скверы, старые и действующие кладбища, лесопарковая зона Академгородка, участки когда-то пригородных лесов и перелесков, ныне вошедшие в городскую черту и Ботанический сад университета — представляют собой оптимальный комплекс биотопов для дендрофильных птиц. При этом важное значение имеет «неухоженность» этих территорий — захламленность нижних ярусов древесным опадом, большое количество подроста, мощность подстилки из опавших листьев и т. п. Различные их типы заметно отличаются друг от друга по видовому составу гнездящихся птиц.

Так, только на старых кладбищах успешно размножаются большая горлица, ушастая сова, лесной и пятнистый коньки, сойка, садовая и толстоклювая камышевки, московка, соловей-красношейка, варакушка, коноплянка, обыкновенная чечевица, седоголовая овсянка. Только в лесопарковой зоне Академгородка отмечены единичные случаи гнездования вальдшнепа, певчего дрозда, длиннохвостой синицы, буроголовой гаички, обыкновенного поползня, зеленой пеночки, зяблика, вьюрка, обыкновенного снегиря, обыкновенной, белошопочной и рыжей овсянок. Только на хвойном подросте в районе городских очистных сооружений в предместье Марата устраивает гнезда обыкновенная зеленушка. И, наконец, только в сквере на набережной реки Ангары (бульвар Гагарина) отмечена попытка устройства гнезда парой обыкновенных чечеток (Липин, 1979). Напротив, такой пластичный и относительно новый для Иркутска вид, как голубая сорока, успешно гнездится и в парках, и на кладбищах, и в лесопарке Академгородка.

Особое место в системе городских зеленых насаждений занимает Ботанический сад университета. Его площадь невелика и составляет чуть более 27 га, однако здесь за 40-летний период наблюдений отмечено не менее 130 видов птиц, относящихся к 10 отрядам. Это, на наш взгляд, подтверждает его важное значение в качестве внутригородского авифаунистического резервата. В границах Ботанического сада выделяются четыре основных комплекса биотопов:

— древесно-кустарниковые насаждения собственно сада (большой и малый дендрарии, питомники древесных, плодово-ягодных культур и сиреней, яблоневый, грушевый, абрикосовый, коллекционный и др. сады, ореховая аллея); имеют оптимальные кормовые и защитные условия, развитый кустарниковый ярус и подрост;

— сосновые насаждения (как в пределах современных официальных границ сада, так и за ними); отличаются отсутствием подроста, деградированным напочвенным покровом и хорошими кормовыми условиями для зимующих птиц (за счет семенной продукции сосны);

— постройки административно-оранжерейного комплекса сада; они имеют важное значение для комплекса оседлых синантропных видов птиц;

— луговые биотопы и травянистые участки (безлесные склоны Кайской горы, участки речной поймы и коллекционные посадки декоративных многолетников).

Отряд ржанкообразных (Charadriiformes) представлен в фауне Ботсада ограниченно. Над его территорией в теплое время года проходят суточные миграции чаек – хохотуний и сизых. В осенний период (с середины августа до начала второй декады сентября) в древесно-кустарниковых биотопах отмечаются вальдшнеп и лесной дупель, а в пойме Каи — чибис, обыкновенный бекас и черныш.

Из отряда соколообразных (Falconiformes) в период сезонных миграций на кратковременный отдых в сосняках Кайской горы останавливаются черный коршун, тетеревиатник, обыкновенный канюк, беркут и сапсан. На несколько дней задерживаются на территории сада пролетные перепелятники, где они активно охотятся на мелких певчих птиц. В зимний период в сосновом бору изредка встречается кречет, охотящийся в городских кварталах на голубей. Практически ежегодно в районе Кайской горы зимуют одиночные взрослые самцы дербника. В январе-феврале 1985, 1991, 1997, 2006 и 2010 годов здесь отмечались также очень светлые, почти белые особи ястреба-тетеревиатника, по-видимому, относящиеся к северным подвидам *Accipiter g. albidus* и *A. g. buteoides*, регулярно зимующим в Приангарье. Обыкновенная пустельга с конца 1970-х годов стала в Иркутске оседлой и регулярно гнездится в районе Ботанического сада в старых вороньих гнездах и на многоэтажных зданиях. По личному сообщению профессора Н. В. Некипелова, в 1930-е годы в сосняках Кайской горы наблюдался на гнездовье чеглок, который в годы наших наблюдений уже не отмечался.

Представители отряда курообразных (Galliformes) отмечаются в районе сада крайне нерегулярно. По данным старожилов, в Кайской роще местные жители охотились на рябчиков еще в 1920-30-е годы. Бородатые куропатки стали отмечаться на бесснежных в конце зимы склонах Кайской горы с 2001 года небольшими табунками из 6—14 особей (в связи с общим ростом численности этого вида в регионе).

Птицы из отряда голубеобразных (Columbiformes) представлены в исследуемом районе 3 видами. Сизый и скалистый голуби обитают здесь оседло и особенно часто встречаются на территории весной и осенью, привлекаемые семенной продукцией деревьев, кустарников и сорного разнотравья. Одиночные большие горлицы изредка встречаются в дендрариях сада в период весенних (май) и осенних (сентябрь-октябрь) миграций.

На территории Приангарья встречаются лишь два вида из отряда кукушкообразных (Cuculiformes) и оба они наблюдались в районе Ботанического сада. Голоса токующих самцов обыкновенной и глухой кукушек слышны в Кайской роще и непосредственно в саду с середины мая и до конца этого месяца. Одиночные очень скрытные кукушки (вероятно, обоих видов) отмечаются здесь и на осеннем пролете — в августе-сентябре.

Весьма полно представлены в фауне сада ночные пернатые хищники из отряда совообразных (Strigiformes). Самую крупную сову — филина неоднократно отмечали в Кайской сосновой роще в 1970-годы; все его встречи приурочены в конце

октября-началу ноября и связаны, вероятно, с сезонными перекочевками этого вида. Во время весенних и осенних миграций здесь же и на территории большого дендрария неоднократно наблюдалась ушастая сова. Поздно осенью в Кайской роще неоднократно наблюдали также длиннохвостую неясыть и ястребиную сову. Непосредственно на территории сада отмечался и был отловлен воробьиный сыч.

Из отряда стрижеобразных (Apoiformes) установлено обитание белопоясного и черного стрижей. При этом гнездовые колонии первого из них расположены на зданиях окружающих сад городских кварталов; второй отдельными парами гнездится в дуплах пестрого дятла на территории Кайской сосновой рощи. Смешанные стаи стрижей на протяжении июня—июля кормятся над садом «воздушным планктоном» — мелкими двукрылыми, крылатыми стадиями тлей и т.п.

Единственный в нашей фауне представитель отряда удообразных (Uroiformes) — удод — чрезвычайно редок в условиях Иркутска в целом, однако несколько раз отмечался в пойме реки Каи и на участках Ботанического сада. Все известные нам встречи этого вида приходились на период весеннего пролета (апрель—май).

Такие высокоспециализированные дендрофильные виды птиц, как вертишейка и собственно дятлы (отряд дятлообразные — Piciformes), являются вполне обычными обитателями сада и сопредельных территорий. Их них вертишейка вполне обычна и гнездится на всей исследованной территории в нежилых дуплах пестрого дятла. Как и в природе, этот специализированный мирмекофаг питается исключительно садовыми муравьями из рода *Lasius*. В зеленых насаждениях сада и в Кайской роще гнездятся еще два вида дятлов — малый и пестрый. Последний вид является в наших условиях главным «поставщиком» дупел для воробьиных-дуплогнездников. Остальные 4 вида дятлов — желна, седой, белоспинный и трехпалый — на характеризуемой территории не гнездятся и встречаются здесь только в период послегнездовых (осеннее-зимних) и весенних перекочевок.

Виды из отряда воробьинообразных (Passeriformes) являются самыми многочисленными пернатыми обитателями Ботанического сада и прилегающих к нему территорий. В целом здесь зарегистрированы представители 91 вида воробьиных птиц, относящихся к 15 семействам.

Семейство ласточковые (Hirundinidae) представлено на исследуемой территории тремя видами. Береговые ласточки отмечаются в саду в период осенних миграций: стаи береговушек, отдыхающие на проводах можно наблюдать здесь ежегодно в первой половине сентября. Деревенские ласточки изредка залетают на территорию сада из поймы реки Каи, где отдельные пары этого вида гнездятся на деревянных хозяйственных и жилых строениях. Стаи воронков кормятся над зелеными насаждениями сада подобно стрижам; гнездятся они под карнизами многоэтажных построек в микрорайоне Первомайский.

Из семейства жаворонковых (Alaudidae) в районе сада отмечен только полевой жаворонок: в открытых биотопах поймы Каи и на безлесных склонах Кайской горы



одиночные пролетные особи наблюдаются весной (в течение апреля) и осенью (в сентябре-начале октября).

Семейство трясогузковые (Motacillidae) представлено в районе исследования 7 видами, большинство из которых встречается здесь только в период сезонных миграций. Пролетные степные и горные коньки держатся, подобно полевому жаворонку, на открытых участках в течение мая и сентября. Лесной и пятнистый коньки, напротив, предпочитают лесные участки. Весной (в конце апреля-мае) они нередки в сосновых рощах, где питаются не только насекомыми, но и семенами сосны. Осенью оба вида кормятся на почве большого и малого дендрариев, при этом пролетные лесные коньки не встречаются позднее 10—12 сентября, а одиночных пятнистых можно встретить здесь до середины октября. Желтоголовая трясогузка появляется стайками в первой декаде мая, но к концу этого месяца полностью исчезает; в 1970-е годы отдельные пары этого вида гнездились на лугах в пойме Каи. Горная трясогузка в последние 10—12 лет также не гнездится в районе наших исследований, однако до 1996 года 1—2 пары этих птиц периодически устраивали гнезда в постройках административно-оранжерейного комплекса. Белая трясогузка постоянно гнездится в постройках сада и в окружающих его территории жилых кварталах. Этот вид появляется в Иркутске в первых числах апреля и успевает вывести птенцов дважды за гнездовой сезон: в саду первые выводки покидают гнезда 4—6 июня, вторые — в первых числах августа. В течение сентября небольшие смешанные стайки белых и горных трясогузок постоянно встречаются на дорожках сада.

Из Семейства сорокопутовых (Laniidae) на территории сада и сопредельных участках регулярно (с мая по август) встречается и изредка гнездится сибирский сорокопут. В 1970-80-е годы гнезда этого вида удавалось находить на территории большого и малого дендрариев. Дважды за 36-летний период наблюдений в Кайской роще отмечался серый сорокопут, зимующий в городской черте Иркутска.

Семейство скворцовых (Sturnidae) представлено в саду обыкновенным скворцом, который с начала 1970-х годов отдельными парами гнездится в участках сосновой рощи в старых дуплах пестрого дятла. Дальнейший рост численности этого вида сдерживается дефицитом гнездовых (в том числе искусственных).

Птицы из семейства врановых (Corvidae) представлены семью видами. Из них сойка, кедровка, грач и ворон здесь определенно не размножаются и встречаются только в периоды межсезонных кочевок. Сорока и черная ворона гнездятся в насаждениях сада и являются оседлыми видами. Голубая сорока на гнездовье непосредственно на территории сада пока не отмечена, но выводки и стаи этого вида встречаются здесь регулярно на протяжении всего года.

Семейство свиристелевых (Bombycillidae) имеет в фауне сада пока единственный представителя — обыкновенного свиристеля. Этот характерный зимующий вид появляется здесь в середине октября и исчезает в последней декаде мая; питается плодами древесно-кустарниковых растений и играет заметную роль в орни-

тохории. Амурский свиристель (Мельников, 2009) на территории сада пока не отмечался.

Семейство завирушковых (Prunellidae) представлено в районе наших исследований единственным видом — сибирской завирушкой. Этот скрытный вид появляется здесь в первой половине апреля на весеннем пролете и в сентябре-октябре — на осеннем.

Представители следующего семейства воробьиных птиц — славковых (Sylviidae) — в саду весьма многочисленны, но встречаются здесь в основном на пролете. К ним относятся таежный, певчий и пятнистый сверчки, садовая и толстоклювая камышевки, серая славка и славка-завирушка, а также пеночки – таловка, зеленая, северная зарничка, корольковая, бурая и толстоклювая. Пеночка-теньковка регулярно гнездится в большом и малом дендрариях сада.

Семейство Мухоловковые (Muscicapidae) представлено тремя пролетными видами – таежной, сибирской и ширококлювой мухоловками и лишь одним гнездящимся – малой мухоловкой. Все гнезда малой мухоловки в условиях сада расположены в старых дуплах пестрого дятла на территории Кайской сосновой рощи.

Семейство дроздовые (Turdidae) богато представлено в Ботаническом саду как мигрирующими, так и гнездящимися и зимующими видами. Только на пролете встречаются: черноголовый чекан, сибирская горихвостка, соловьи — красношейка, варакушка, синий и свистун, синехвостка, дрозды — оливковый, краснозобый, Науманна, бурый, певчий и сибирский. Гнездятся в районе сада: обыкновенная каменка – предпочитает рудеральные участки; обыкновенная горихвостка — занимает старые дупла пестрого дятла в Кайской роще и дендрариях; рябинник — открыто гнездится в кронах сосен в Кайской роще. Зимуют в саду и окрестностях только дрозды — краснозобый, чернозобый, Науманна, бурый и их помеси, а также рябинник.

Из семейства синицевых (Paridae) непосредственно на территории сада гнездятся буроголовая гаичка и большая синица; московка размножается в Кайской сосновой роще; черноголовая гаичка и белая лазоревка встречаются на исследованной территории в осенне-зимний период (со второй половины сентября по начало апреля).

Высокоспециализированные дендрофильные воробьиные птицы представлены семействами поползневых (Sittidae) и пищуховых (Certhiidae). Обыкновенный поползнь постоянно зимует на территории сада и изредка гнездится в Кайской роще, используя старые дупла пестрого дятла. Обыкновенная пищуха пока отмечается только в осенне-зимний период.

На территории сада в постройках человека оседло обитают и гнездятся характерные синантропные представители семейства воробьиных (Passeridae) — домовый и полевой воробьи. При этом в границах собственно Ботанического сада во все сезоны года доминирует по обилию полевой воробей.

Виды из семейства вьюрковых (Fringillidae) разнообразно представлены зимой и в периоды сезонных кочевков. За период наблюдений на территории сада отмече-

ны зяблик, вьюрок, чиж, черноголовый щегол, коноплянка, обыкновенная и пепельная чечетки, обыкновенная, сибирская и длиннохвостая чечевицы, шур, обыкновенный и белокрылый клесты, обыкновенный и серый снегири, обыкновенный дубонос. К гнездящимся или условно гнездящимся видам мы относим обыкновенную чечевицу, длиннохвостую чечевицу (урагуса), обыкновенного снегиря и обыкновенного дубоноса.

Семейство овсянковые (Emberizidae) также хорошо представлено в районе сада, однако и среди них преобладают пролетные и кочующие в зимний период виды: обыкновенная овсянка, белошапочная овсянка, красноухая овсянка, полярная овсянка, овсянка-ремез, овсянка-крошка, седоголовая овсянка, дубровник и рыжая овсянка. Все овсянки гнездятся на почве или в нижних ярусах кустарников. В районе Ботанического сада и Кайской рощи, вследствие интенсивного воздействия фактора беспокойства со стороны человека и хищничества бродячих кошек, случаи успешного размножения овсянок нам неизвестны.

В соответствии с приведенными материалами, список птиц, нуждающихся в охране в границах Ботанического сада ИГУ и на прилегающих территориях, включает 18 видов. К ним отнесены черный коршун, тетеревятник, обыкновенный канюк, беркут, кречет, сапсан, чеглок, дербник, обыкновенная пустельга, бородастая куропатка, филин, ушастая сова, воробьиный сыч, ястребиная сова, длиннохвостая неясыть, белоспинный дятел, серый сорокопут и дубровник. Основанием для внесения видов в этот список послужило наличие у них официального охранного статуса (Попов, Матвеев, 2006). Обитание в исследованном районе города столь значительного количества животных, имеющих статус охраняемых, является, в соответствии с Законом Российской Федерации «Об охране животного мира», веским основанием для придания исследуемому участку статуса особо охраняемой природной территории, как минимум, регионального значения.

Не менее важным является также расширение Ботанического сада на всю территорию Кайской рощи, пока она еще сохраняет свое природоохранное значение и способность к самовосстановлению. При экологически грамотном подходе к озеленению города, учитывающем создание искусственных биотопов, пригодных для гнездования дендрофильных птиц, территория Ботанического сада может стать важным резерватом, из которого возможно расселение ряда видов пернатых на всю городскую территорию. Крайне актуальной является оптимизация территории самого сада для размножения птиц путем развески искусственных гнездовий. В организации этой работы деятельное участие могут принять Иркутское городское отделение Всероссийского общества охраны природы, станции юных натуралистов, общественные организации орнитологического и экологического профиля.

#### ЛИТЕРАТУРА

Дурнев Ю. А., Мельников Ю. И., Бояркин И. В., Книжин И. Б., Матвеев А. Н., Медведев Д. Г., Рязцев В. В., Самусенок В. П., Сониная М. В., 1996. Редкие и малоизученные позвоноч-

ные животные Предбайкалья: распространение, экология, охрана. Иркутск: Изд-во Иркутского гос. ун-та. 288 с.

Дурнев Ю. А., Липин С. И., Сонин В. Д., Сониная М. В., 2012. Птицы городов России: Иркутск // Птицы городов России. СПб.—М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 110—144.

Зарубин А. М., Барицкая В. А., Янчук Т. М., 2008. Конспект флоры г. Иркутска и его окрестностей. Уч.-метод. пособие. Иркутск. 94 с.

Липин С. И., 1979. Две редкие находки птичьих гнезд в Восточной Сибири // Миграции и экология птиц Сибири (тезисы докладов орнитол. конф.). Якутск, Изд-во ЯФ СО АН СССР. С. 86—87.

Мальневский А. С., Пукинский Ю. Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 2. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 504 с.

Мельников Ю. И., 2009. Амурский свиристель *Bombycilla japonica* (Siebold, 1826) — новый вид территории Прибайкалья // Байкальский зоол. журн. № 1. С. 56—57.

Попов В. В., Матвеев А. Н., 2006. Охрана позвоночных животных в Байкальском регионе. Иркутск: НЦ РВХ ВСНЦ СО РАМН. 110 с.

Сониная М. В., 2009. Фауна наземных позвоночных Ботанического сада Иркутского государственного университета: современное состояние и перспективы развития // Байкальский зоол. журн. № 1. С. 106—111.

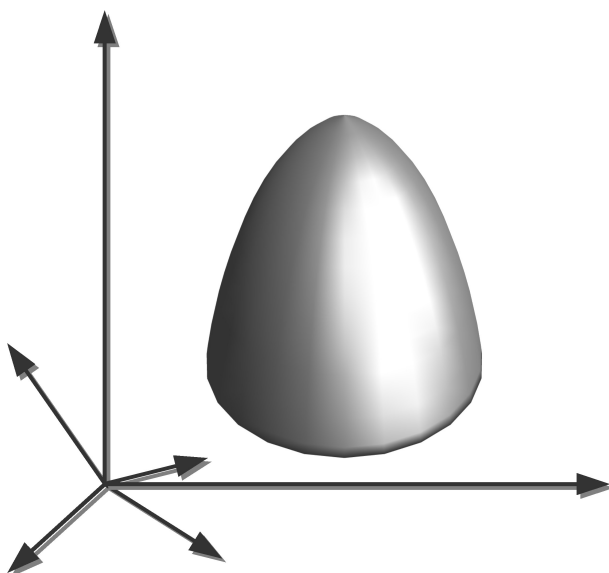
Otto W., Witt K., 2002. Verbreitung und Bestand Berliner Brutvögel (Berliner ornithologischer Bericht. Bd. 12. Sonderheft). Berlin. 256 S.

## ROLE OF BOTANICAL GARDEN IN THE MAINTAINING OF URBAN AVIFAUNA BIOLOGICAL DIVERSITY (ON THE EXAMPLE OF THE IRKUTSK CITY)

*M. V. Sonina*

**Keywords:** fauna; botanical garden; synanthropic; biodiversity.

Present paper reports about the conservation of birds biodiversity in the botanical garden of Irkutsk State university. As a result of 40-years research in the territory of the botanical garden and adjacent sites 130 species of birds were found. 18 of them require special protection. It is a strong reason for giving to the Botanical garden the status of especially protected natural territory.



# **Общая и прикладная ЭКОЛОГИЯ**



## К ФОРМАЛИЗАЦИИ КОНЦЕПЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ ЭЛТОНА—ОДУМА. ИСТОРИЯ ВОПРОСА

*П. В. Озерский*

**Ключевые слова:** экологическая ниша; гиперобъем; экон; преобразование среды; вектор воздействия.

**Введение.** Понятие экологической ниши, возникшее в экологии, проникшее из нее в другие науки и вошедшее в обиходный язык, даже в рамках экологии не имеет единой трактовки. Важной проблемой является несовпадение мнений разных авторов о том, является ли ниша атрибутом живой системы, среды ее существования или же живой системы и среды одновременно. Другая, менее очевидная, проблема — вопрос о соотношении между понятиями ниши и экологической толерантности. Представляется, что для разрешения этих проблем нужно задать вопросом о сферах применения концепции ниши в экологии и выбрать трактовку ниши, наиболее подходящую для использования в этих сферах.

Традиционно понятие ниши связывают с межвидовыми конкурентными отношениями. Эта традиция была заложена Дж. Гриннеллом (Grinnell, Swarth, 1913; Grinnell, 1914, 1917, 1928), Ч. Элтоном (1927), Г. Ф. Гаузе (1934; Gause et al., 1934; Gause, 1935), а в дальнейшем подкреплена формализованными моделями Дж. И. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) и его последователей. Высказывались даже мнения, что исследование конкурентных отношений является чуть ли не единственно возможным приложением концепции ниши. Например, в некоторых работах (Chesson, 1991; Maarel, Sykes, 1993) ставилась под сомнение практическая ценность понятия ниши, так как известны проявления межвидовой конкуренции, не укладывающиеся в классические представления о взаимодействии между нишами. Однако понятие ниши (как и тесно связанное с ним понятие жизненной формы)<sup>1</sup> может использоваться также и для решения задач, не имеющих прямого отношения к изучению конкуренции. Укажем на некоторые из них.

Во-первых, это упрощение анализа структуры сообществ, позволяющее оперировать не огромными списками видов, а меньшим количеством экологически однородных групп. На перспективность такого использования жизненных форм указывал еще в середине прошлого века А. Ремане (Remane, 1944). Позднее сходной

1 Связь между экологической нишей и жизненной формой неоднократно подчеркивалась, например, С. А. Северцовым: ниша — это «комплекс условий среды, определяемый отношениями данной жизненной формы к этой среде» (Северцов, 1937: с. 605); «Каждой жизненной форме соответствует определенное место в природе — ее ниша» (Северцов, 1941: с. 232). Следует, однако, иметь в виду, что «ниша» в трактовке Северцова, то есть «комплекс условий среды, которые воздействуют прямо или косвенно на животное» (Северцов, 1941: с. 231), соответствует не нише, а станции (Озерский, 2011). В то же время, связь фундаментальной ниши как атрибута биосистемы с ее жизненной формой также достаточно очевидна.

точки зрения придерживался Ю. Г. Алеев (1980 : с. 473), который писал: «В биогеоценологии изучение жизненных форм дает систему индикаторов различных свойств среды, практически не зависящую от систематического состава конкретных флор <...> и фаун <...>».

Во-вторых, это определение характера условий среды на основе анализа функциональной организации расположенного в ней биоценоза. Постановка этой задачи принадлежит К. Раункьеру, введшему понятие биологического спектра (современный термин — «спектр жизненных форм») как инструмента для подразделения суши на фитоклиматические регионы (Raunkiaer, 1903, 1909, 1918, цит. по: Raunkiaer, 1934).

В-третьих, это создание методического аппарата для сравнения сообществ, заведомо разных по видовому составу. Элтон писал, что «изучение этих ниш помогает нам видеть фундаментальное сходство между многими сообществами животных, которые могут казаться очень различными на первый взгляд» («the study of these niches help us to see the fundamental similarity between many animal communities which may appear very different superficially») — Elton, 1927: с. 68). Согласно Д. Н. Кашкарову (1944: с. 176—177), «имея в своих руках три спектра жизненных форм, установленных на основе адаптаций к климату, к эдафическим факторам и к другим организмам, мы сумеем понимать группировки организмов, называемые биоценозами, и сравнивать их между собою с точки зрения их экологии». Таким образом, спектры жизненных форм применимы для решения также и этой задачи. В настоящее время они используются не только в геоботанике, но и в экологии животных (см., напр., Абдурахманова, 2006; Калачева, 2006; Правдин, 1978; Правдин, Мищенко, 1980; Савицкий, 2010).

В-четвертых, это прогнозирование последствий интродукции того или иного биологического вида в ту или иную экосистему, в том числе — с точки зрения возможных перестроек последней.

Для решения большинства из этих задач понятие ниши может быть использовано, лишь если ниша понимается как атрибут не среды как таковой, а ее обитателей, их «профессия», по выражению Ю. Одума (исключением является четвертая задача, допускающая использование разных трактовок ниши). Поэтому мы (Озерский, 2006; Озерский и др., 2011), несмотря на приоритет трактовки ниши как совокупности свойств среды (Grinnell, Swarth, 1913; Grinnell, 1914, 1917), рассматриваем нишу как атрибут популяции (а для обозначения совокупности свойств среды используем термин «стация» — Озерский, 2011). Заметим, что понятие ниши следует применять только к популяциям (и, возможно, к некоторым другим, сходным с популяциями, группам особей), но не к видам. Это следует, во-первых, из существования политипичных видов, включающих в себя разные экотипы (Turesson, 1922; Goldschmidt, 1940; Turrill, 1946; Valentine, 1948), а во-вторых, из-за принимаемого нами определения популяции А. В. Яблокова, содержащего положение о наличии у последней «собственного экологического гиперпространства» (Яблоков, 1987) или «собственной экологической ниши» (Яблоков, Юсуфов, 2006). Несмотря



на это уточнение, концепции, считающие нишу атрибутом вида, во многом близки к нашим взглядам. Среди них особого внимания заслуживают концепции Ч. Элтона, В. В. Васнецова, Ю. Одума, Дж. И. Хатчинсона, Дж. М. Чейза — М. Лейболда (см. ниже). Эти концепции нельзя считать полностью удовлетворительными по различным причинам. В то же время, многие из заложенных в них идей использованы нами в планируемой к публикации модели векторно-объемной многомерной ниши. Данный же обзор посвящен рассмотрению этих идей в историческом аспекте.

**Концепция ниши Элтона и сходные дуалистические концепции.** В книге «Экология животных» (Elton, 1927: с. 50) Элтон определил нишу как место животного в его сообществе, его отношения с пищей и врагами, а также, в некоторой мере, с другими факторами. Согласно Элтону, термин «ниша» предназначен для описания статуса животного в сообществе, для указания на то, что делает животное, а не только на то, как оно выглядит («It is therefore convenient to have some term to describe the status of an animal in the community, to indicate what it is doing and not merely what it looks like, and the term used is "niche"» — Elton, 1927: с. 63). Раскрывая понятие ниши, Элтон обращал внимание также на то, что на животное воздействуют разнообразные экологические факторы. Поэтому эту его книгу можно считать истоком представлений о нише как атрибуте вида. Ценность высказанных в ней идей не снижается даже от непоследовательности Элтона, который далее в тексте сосредоточил внимание на пищевых связях и даже утверждал, что ниша животного в большой мере может быть определена его размерами и пищевыми предпочтениями (Elton, 1927: с. 64) и только в некоторых случаях в ее описании целесообразно учитывать другие факторы. Непоследовательность Элтона проявилась и в том, что ниша в его трактовке включает в себя и свойства самих животных (размеры, пищевую специализацию), и проявления взаимодействия животных со средой их обитания (например, отношения с врагами). Вхождение в состав элтоновой ниши свойств самой среды обитания также не вызывает сомнения. Так, в определении Элтона о нише идет речь как о месте, занятом организмом, а не как о способности организма это место занимать. О том же свидетельствует и использование в той же работе выражения «пустая ниша» («empty niche»). Таким образом, у Элтона получилась дуалистическая модель ниши, в которой животное оказалось лишь одним из ее носителей, а вторым носителем явилась среда обитания.

Существуют и другие дуалистические концепции, рассматривающие нишу как общий атрибут биосистемы и среды ее существования. Так, концепция, близкая ко взглядам Элтона, использовалась Е. И. Хлебосоловым (2002, 2003; Хлебосолов, Хлебосолова, 2001, 2002). Дуалистична и модель ниши К. Гюнтера (Günther, 1950), сходная в других отношениях с моделями Хатчинсона (см. ниже). Все эти концепции интересны не только тем, что в них одним из носителей ниши объявляется биологическая система (вид), но и тем, что они уделяют большое внимание взаимодействию этой биосистемы с внешней средой.

**Ниша как атрибут вида в моделях Васнецова и Одума.** По-видимому, пер-

вая концепция ниши, рассматривавшая ее как атрибут только биосистемы, но не среды, была изложена в вышедшей в 30-х годах прошлого века статье Васнецова (1938). Отправной точкой для своей концепции Васнецов полагал концепцию Элтона, не замечая имевшихся в последней элементов дуализма. Васнецов однозначно признавал носителем ниши «члена сообщества», или «животное», оговаривая, что под последним должна пониматься не особь, а вид или род, «так как отдельный индивидуум может и не вступать во весь сложный комплекс отношений, свойственный всем индивидуумам вида в целом» (Васнецов, 1938: с. 567). Кроме того, концепция Васнецова содержала еще ряд важных положений, к которым мы вернемся ниже, в связи с многомерными моделями ниши Хатчинсона.

В западной литературе развитием концепции Элтона в подобном направлении можно считать трактовку экологической ниши Одумом<sup>2</sup>. В его пособии по экологии (Odum, 1953) ниша характеризовалась как «положение или статус организма в его сообществе и экосистеме, вытекающее из свойственных организму структурных адаптаций, физиологических ответов и специфического поведения (унаследованного или являющегося результатом научения)», при этом «экологическая ниша организма зависит не только от того, где он живет, но и от того, что он делает» («The ecological niche <...> is the position or status of an organism within its community and ecosystem resulting from the organism's structural adaptations, physiological responses, and specific behavior (inherited and/or learned). The ecological niche of an organism depends not only on where it lives but also what it does» — Odum, 1953: с. 15). Сравнивая местообитание организма с его адресом, Одум уподобил нишу его профессии. Согласно Одуму (Odum, 1953), представление о нише как о функциональном статусе организма в сообществе восходит к работам Элтона, в том числе к его «Экологии животных» (Elton, 1927).

Определение Одума однозначно трактует нишу как понятие, относящееся к биосистеме, а не к ее внешней среде. В то же время, оно не является строгим и не предлагает подходов к сравнению ниш. Для решения экологических задач, начиная от сравнения структуры реальных экосистем и заканчивая имитационным моделированием, требуется формализованное определение ниши, позволяющее охарактеризовать последнюю численно. В связи с этим, необходимо обратиться к многомерным моделям ниши.

**Первые многомерные модели ниши.** Классическая модель ниши Хатчинсона была впервые опубликована в конце 50-х годов XX века (Hutchinson, 1957). Это была, однако, не первая многомерная модель ниши, до нее разными авторами (включая самого Хатчинсона) предлагались также и другие подобные модели. Во всех в них учитывались взаимодействия живой системы (вида) одновременно со многими факторами среды и при этом ниша изображалась как многомерный

---

2 Формально в определении Одума речь идет о нише как атрибуте особи. В то же время, в тех же самых книгах Одум регулярно использовал это понятие в отношении целых видов.

объем в координатном пространстве, по осям которого откладывались значения этих факторов.

Ряд идей, впоследствии развитых в многомерных моделях, был высказан еще до Хатчинсона в уже упоминавшейся статье Васнецова (1938). Васнецов использовал термин «ниша» только в тех случаях, когда речь шла об отношении животного к какой-нибудь одной определенной «жизненной функции». Таким образом, «ниша» у него всегда оказывалась одномерной: это могла быть ниша «питания», ниша «размножения», ниша «защиты от врагов или от губительных абиотических факторов» и т. п. В то же время, однако, Васнецов ввел в своей работе понятие «системы отношений», или «целостного отношения», называя так «сложную систему взаимообусловленных отношений животного к среде, связанных закономерными экологическими корреляциями» (Васнецов, 1938: с. 573). Хотя Васнецов и не использовал графических схем, легко понять, что это «целостное отношение» является системой, образованной многими одномерными «нишами». Таким образом, оно, в целом, соответствует многомерной нише более поздних работ других авторов.

Обычно, однако, первую многомерную концепцию ниши связывают с именем Хатчинсона, кратко изложившего ее в работе, посвященной пресноводному фитопланктону (Hutchinson, 1944). В этой работе Хатчинсон, подобно Гриннеллу (Grinnell, Swarth, 1913; Grinnell, 1914, 1917, 1928), трактовал нишу как атрибут среды: «Термин “ниша” (в смысле Гаузе, а не Элтона) определяется как сумма факторов внешней среды, действующих на организм; ниша, определенная таким образом, — это область  $n$ -мерного гиперпространства, сравнимая с фазовым пространством в статистической механике» («the term niche (in Gause's sense, rather than Elton's) is here defined as sum of all the environmental factors acting on the organism; the niche thus defined is a region of  $n$ -dimensional hyper-space, comparable to the phase-space of statistical mechanics» — Hutchinson, 1944: с. 20).

Следующая многомерная модель ниши (носившая, подобно модели Элтона, дуалистический характер) была предложена Гюнтером (Günther, 1950). Ниша в ней понималась как совокупность особых условий, обеспечивающих виду животного возможность жить, и определялась, во-первых, характерными особенностями организации животного и его поведением в отношении внешней среды, а во-вторых — характеристиками этой среды, которые, с учетом организации и поведения животного, могли быть необходимыми, благоприятными или, по меньшей мере, обычно приемлемыми для его жизни (Günther, 1950: с. 81—82). В своей концепции ниши Гюнтер использовал многомерную модель, включавшую в себя измерения двух типов: «экические» («ökische»), то есть факторы среды, и «аутозойные» («autozoische»), то есть свойства животного, влияющие на его способность существовать в той или иной среде, — и подразделял последние на «условные» («konditionale»), определяющие требования вида к среде обитания, и «нейтральные» («neutrale»), не препятствующие его существованию в данных условиях.

Это направление развития концепции многомерной ниши — от атрибута среды

до атрибута вида — было продолжено в более поздней работе Хатчинсона (Hutchinson, 1957). В ней модель ниши была более последовательной, чем у Гюнтера. Хатчинсон, по-видимому, не был знаком с публикацией Гюнтера, поскольку в своей статье на нее не ссылался. Полагая, что он лишь более развернуто изложил в этой работе свои идеи, опубликованные ранее (Hutchinson, 1944), Хатчинсон фактически видоизменил свою собственную концепцию по сравнению с ее первоначальной формулировкой. Это видоизменение было очень существенным. После него ниша, оставаясь областью в многомерном пространстве экологических факторов, стала (причем, в отличие от ниши Гюнтера, исключительно) атрибутом самой биосистемы, подобно «целостному отношению» Васнецова. В отличие от Васнецова, однако, Хатчинсон в своей работе 1957 г. формализовал понятие ниши, используя понятие ограничивающих значений факторов — фактически, через диапазоны толерантности в понимании В. Шелфорда (Shelford 1911, 1913). При этом он предложил представить совокупность независимых друг от друга экологических факторов, как абиотических, так и биотических, в виде N-мерного координатного пространства. Гиперобъем в этом пространстве, ограниченный предельными для выживания и воспроизводства вида значениями этих факторов, Хатчинсон назвал фундаментальной нишей. Как и всякая геометрическая фигура, она является множеством точек, при этом каждая точка этого множества соответствует сочетанию таких значений экологических факторов, при которых вид может жить (Hutchinson, 1978: с. 160, цит. по: Botkin, 1993). Таким образом, ниша у Хатчинсона в более поздней редакции является характеристикой не среды, как у Гринелла, а вида (при этом «дуалистическая» модель Гюнтера занимает промежуточное положение между первоначальной и последующей моделями Хатчинсона). В присутствии другого вида-конкурента вид оказывается в состоянии использовать только часть своей фундаментальной ниши, эту часть Хатчинсон назвал реализованной нишей.

Поскольку Хатчинсон выстроил свою концепцию на основе введенного Шелфордом (Shelford, 1911, 1913) понятия диапазона толерантности, данную модель ниши можно назвать «толерантной».

**Модели ниши, основанные на второй модели Хатчинсона.** Несмотря на свою наглядность и формализованность (ценную, например, для создания компьютерных моделей), модель Хатчинсона имела недостатки (часть из них была позднее устранена разными авторами). Так, она не учитывала различий в благоприятности разных частей гиперобъема (в связи с чем Хатчинсон (Hutchinson, 1957) писал о своей концепции ниши как об упрощенной). Однако еще в работах Шелфорда, в которых впервые был сформулирован закон толерантности (Shelford, 1911, 1913), помимо пределов толерантности декларировалось также существование оптимального диапазона, внутри которого обилие вида оказывается выше, чем за его границами. Впоследствии закон толерантности стали иллюстрировать колоколообразной кривой с максимумом, соответствующим экологическому оптимуму (см. обзор: Lynch, Gabriel, 1987). Синтез двух понятий, экологической ниши и

кривой толерантности, привел к появлению в факторном гиперпространстве дополнительной оси, соответствующей степени приспособленности (Pianka, 1978, цит. по: Пианка, 1981; Giller, 1984, цит. по: Джиллер, 1988) или благополучия (Гуламов, Терехин, 2004; Гуламов, Краснов, 2009) популяции<sup>3</sup>. При этом экологическая ниша превратилась в многомерный объем, ограниченный функцией, описывающей зависимость благополучия популяции от значений экологических факторов (обобщенной функцией отклика благополучия популяции на всю совокупность действующих на нее экологических факторов (Федоров, Гильманов, 1980), или небинарной индикаторной функцией благополучия (Гуламов, Терехин, 2004; Гуламов, Краснов, 2009)), то есть в интеграл этой функции для области, ограниченной пределами толерантности.

Другие попытки улучшения модели Хатчинсона были связаны с графическим представлением соотношений между фундаментальной и реализованной нишами. Удачность этих попыток неодинакова. Так, неприемлема трактовка этих соотношений, предложенная В. Д. Федоровым и Т. Г. Гильмановым (1980). Фундаментальная ниша, с их точки зрения, представляет собой N-мерный прямоугольный параллелепипед, координатами углов которого являются границы диапазонов толерантности ко всем N экологическим факторам, действующим на популяцию, в то время как реализованная ниша — та часть фундаментальной, в которой возможно устойчивое существование популяции<sup>4</sup>. Однако такие интерпретации фундаментальной и реализованной ниш неправомерны. Во-первых, фундаментальная ниша у Федорова и Гильманова не тождественна таковой у Хатчинсона. Хотя в работе Хатчинсона (Hutchinson, 1957) фундаментальная ниша изображалась в виде геометрической фигуры с прямоугольным сечением<sup>5</sup>, он однозначно определял ее как N-мерный гиперобъем, каждая точка в котором соответствует состоянию внешней среды, позволяющему существовать виду неопределенно долго (Hutchinson, 1957: с. 416). Прямоугольность фундаментальной ниши у Хатчинсона — следствие принятого им упрощения, согласно которому условия существования вида в любой части диапазона толерантности равно благоприятны. Однако Федоров и Гильманов этого допущения не делали, поэтому прямоугольность в их модели фундаментальной ниши приобрела иной смысл, в этой нише появились области (находящиеся вне «реализованной» ниши), непригодные для существования популяции. Во-вто-

---

3 Более точно было бы в данном случае говорить не о приспособленности, а о благополучии популяции, в то время как приспособленность — это совокупность механизмов, имеющих в распоряжении у популяции для обеспечения ее благополучия.

4 В книге Федорова и Гильманова (1980) при изложении их модели экологическая ниша трактуется, в основном, как атрибут популяции. Лишь иногда (в том числе, в определении фундаментальной ниши на с. 116) речь идет не о популяционных, а о видовых нишах.

5 В первой работе Хатчинсона, где была выдвинута многомерная модель ниши (Hutchinson, 1944), геометрическая форма нишевого гиперобъема не обсуждалась вообще.

рых, «реализованная ниша» у Федорова и Гильманова определяется только свойствами популяции, без учета влияния среды, подобно фундаментальной нише в трактовке Хатчинсона. Таким образом, трактовка Федорова и Гильманова не оставляет места реализованной нише как результату взаимодействия популяции и внешней среды, то есть подменяет ее фундаментальной.

Гораздо более удачна формализация этих соотношений, предложенная В. Ф. Левченко (2004: с. 38): «Реализованная ниша RN никогда не выходит за границы лицензии L, но обязательно перекрывает фундаментальную нишу FN, другими словами,  $RN = L \cap FN$ ». При этом под «лицензией» Левченко понимал совокупность доступных для популяции условий среды, примерно соответствующую гриннелловой «нише» и «станции» русских зоологических работ (см. обзор: Озерский, 2011).

Можно упомянуть также сделанное нами (Озерский, 2006) уточнение относительно влияния межвидовой конкуренции на гиперобъем реализованной ниши: давление конкурента является экологическим фактором, а потому его следует рассматривать как одну из осей хатчинсонова гиперпространства. Соответственно, изменение давления конкурента — это не внешнее воздействие на нишевый гиперобъем, а переход к рассмотрению другой проекции (сечения) фундаментальной ниши. Говоря иначе, каждому значению любого  $i$ -го из  $N$  факторов в пределах диапазона толерантности к нему популяции будет соответствовать свой частный гиперобъем мерности  $N-1$ . Таким образом, изменение давления конкурента означает не уменьшение гиперобъема реализованной ниши, а переход к одного его «среза» к другому, не обязательно с меньшим «гиперсечением».

Недостатки модели Хатчинсона этим не исчерпываются. Так, она часто критикуется за разноименность величин разных факторов, препятствующую измерению и сравнению размеров ниш и расстояний между ними. Эта проблема, однако, разрешима путем нормирования данных (а в простых имитационных моделях во многих случаях ею можно пренебречь). Еще один изъян этой модели — неопределенность количества осей (выражающаяся также в существовании факторов, принимающих в некоторых случаях неопределенные значения: например, фактор «соленость воды» поддается измерению в водной среде, но не в воздушной). Этот изъян также может быть преодолен — посредством разработки специальной процедуры сравнения ниш, учитывающей существование таких факторов.

Еще два недостатка модели Хатчинсона мы рассмотрим подробнее. Первый из них — неучет сложности структуры и экологической дифференцированности популяций. Нам не известно почти никаких явных попыток его исправления. В то же время, в ряде публикаций можно найти некоторые идеи, способные послужить основой для построения концепции ниши, учитывающей внутривидовые экологические различия между особями.

Во-первых, это концепция эккона, выдвинутая Г. Хитвоулом (Heatwole, 1989). Термин «экон» был введен им для обозначения «вида или какого-либо компонента вида (как то: стадии жизненного цикла, возрастного класса, морфы или пола), чле-

ны которого имеют один и тот же характер использования ресурсов и одни и те же нишевые характеристики, при этом отличаясь от других таких компонентов или видов» («a species or some component of a species (such as a life history stage, age class, morph or sex), whose members share common patterns of resource utilization and niche characteristics, but differ from other such components or species» — Heatwole, 1989: с. 18)<sup>6</sup>. Таким образом, в своем исходном значении экон соответствует либо экологически однородному виду, либо экологически однородной внутривидовой группе особей. По-видимому, более целесообразным является использование, вслед за Г. Чахоровским (Czachorowski, 1994), этого термина только в отношении внутривидовых групп, а не видов целиком. Можно добавить еще, что корректнее было бы говорить не о внутривидовых, а о внутривидовых группах, так как один и тот же вид может включать в себя экологически различные популяции.

Во-вторых, это концепция жизненной схемы, выдвинутая В. Н. Беклемишевым (1942, 1945). По Беклемишеву (1964: с. 9), жизненная схема вида — это «совокупность всех взаимоотношений вида со всеми элементами его среды обитания, и в первую очередь совокупность приспособлений вида к совокупности условий его существования», «тот способ, каким каждый вид разрешает основную жизненную задачу — самосохранение и распространение». Не обращаясь к понятию ниши непосредственно, Беклемишев, однако, обсуждал соотношение между понятиями жизненной схемы вида и жизненной формы (как уже отмечалось, последняя тесно связана с экологической нишей). Согласно Беклемишеву (1964: с. 9), «жизненная схема охватывает жизненный цикл в целом. Она может протекать в единой жизненной форме, как, например, у живородящих животных, лишенных метаморфоза. Или животное может сменять в течение своего онтогенеза несколько жизненных форм, как, например, у всех животных, обладающих метаморфозом, от губок до насекомых» (там же)<sup>7</sup>.

В-третьих, нами (Озерский, 2010) была предложена концепция популяционного метафенотипа (системы взаимодействующих индивидуальных фенотипов) как структурно-функциональной основы экологической ниши. Синтез всех этих концепций приводит к представлению о сложных популяционных нишах, включающих в себя связанные закономерными отношениями субниши разных экон.

Еще один недостаток модели Хатчинсона состоит в невозможности описать только через толерантность к факторам среды все разнообразие взаимоотношений популяции с ее стацией. В рамках этой модели не могут быть учтены обратные связи между популяцией и средой. Обсуждая сложности практического при-

---

6 Хитвоул предлагал использовать понятие ниши к эконам, а не к популяциям, что, однако, представляется нам нецелесообразным (в частности, из-за несовместимости с определением популяции Яблокова (1987; Яблоков, Юсуфов, 2006)).

7 К беклемишевскому термину «жизненная схема» по смыслу чрезвычайно близки термины «биологический тип» и «экоморфологический цикл», предложенные, соответственно, Г. А. Мазохиним-Поршняковым (1954) и Ю. Г. Алеевым (1986).

менения концепции ниши, Р. Левонтин (Lewontin, 1978, цит. по: Левонтин, 1981: с. 245) писал, что «эта концепция не учитывает роль самого организма в создании собственной ниши. Организмы относятся к окружающей среде не пассивно: они сами создают среду, в которой живут, оказывая на нее разнообразные воздействия». Это утверждение, конечно, справедливо лишь в отношении толерантных моделей, в то время как одумова метафора ниши как «профессии» подразумевает воздействие популяции на среду своего обитания. Однако формализованного описания таких воздействий в рамках концепции ниши долгое время не было.

В то же время, в XX веке многими авторами обсуждалось огромное значение в природе трансформирующих воздействий живых организмов на среду их обитания. В этих работах сформировался особый понятийный и терминологический аппарат, который, однако, никак не связывался с концепцией ниши. Наиболее подробно он был разработан в экологии растений. Еще в начале XX века А. А. Еленкин (1921, цит. по: Сукачев, 1928) говорил о действующих в растительных сообществах «биологически отраженных», а В. Н. Сукачев (1928) — о «биологически измененных» и «биологически созданных» факторах, имея в виду результат воздействия живых организмов на абиотические факторы среды. Позже А. А. Уранов разработал концепцию фитогенного поля, определив последнее как «часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (Уранов, 1965: с. 251). Б. А. Быков использовал в сходных значениях термины «фитосфера» (Быков, 1957) и «эдасфера» (Быков, 1970). С. М. Разумовский (1981: с. 15), ссылаясь на Быкова и Уранова, писал о «биополе», понимая под ним «пространство, находящееся под ценотическим воздействием одной растительной особи». Обратные связи между живыми и неживыми составляющими экосистем также учел в своей концепции зависящих и не зависящих от плотности популяции экологических факторов зоолог Г. С. Смит (Smith, 1935).

Наконец, обсуждая возможность рассмотрения в составе ниши свойств популяции, отличных от диапазонов толерантности и связанных с обратными связями между популяцией и средой, невозможно обойти вниманием монографию Дж. М. Чейза и М. Лейболда (Chase, Leibold, 2003), в которой была предпринята попытка ревизовать понятие ниши. Авторы заявили в книге, что создали определение ниши, синтезирующее в себе, с одной стороны, подходы Гриннелла и Элтона, а с другой — подход Хатчинсона. В ней они привели два определения, обозначив первое из них как менее, а второе — как более точное. По первому определению, ниша — это «совокупное описание условий внешней среды, которые позволяют виду удовлетворять минимум его требований, так, чтобы рождаемость в локальной популяции была равна смертности или превышала ее, вместе с совокупностью воздействий каждого представителя этого вида на эти условия внешней среды» («the joint description of the environmental conditions that allow a species to satisfy its minimum requirements so that the birth rate of a local population is equal to or greater than its death rate along with the set of per capita effects of that species on



these environmental conditions» — Chase, Leibold, 2003: с. 15). По второму определению, ниша — это «совокупное описание изоклины нулевого чистого роста организма (ИНЧР, англ. ZNGI) вместе с векторами воздействия на эту ИНЧР в многомерном пространстве, определенном имеющимся множеством факторов внешней среды» («the joint description of the zero net growth isocline (ZNGI) of an organism along with impact vectors on that ZNGI in the multivariate space defined by the set of environmental factors that are present» — Chase, Leibold, 2003: с. 16). Безусловными достоинствами этих определений является учет не только воздействия среды обитания на биосистемы, но и их ответного воздействия на среду. В то же время, оба они являются дуалистическими, подобно обсуждавшимся выше моделям ниш Элтона и Гюнтера. Неудачным представляется введенное Чейзом и Лейболдом понятие ИНЧР — линии в 2-факторном варианте хатчинсонова гиперпространства (с двумя произвольно выбранными факторами), соединяющей точки, в которых поддерживается нулевой прирост численности популяции. Использование такого понятия не учитывает, по меньшей мере, того, что демографические характеристики популяции, в общем случае, определяются не только двумя выбранными, но также и прочими факторами среды, без учета которых указать расположение этой изоклины просто невозможно. В то же время, наряду с понятием ИНЧР Чейз и Лейболд ввели значительно более удачное понятие вектора воздействия («impact vector»), которое они использовали для обозначения направления воздействия организма на фактор. Если организм своим присутствием уменьшает значение фактора (например, количество какого-либо ресурса), то соответствующий вектор воздействия направлен вдоль координатной оси этого фактора в сторону меньших значений; если организм своим присутствием увеличивает значение фактора (например, количество хищников), то соответствующий вектор воздействия направлен вдоль координатной оси этого фактора в сторону больших значений. Если же организм не может влиять на значение фактора, в данном случае вектор воздействия не существует. Хотя понятие вектора воздействия и нуждается в некоторой коррекции (так, отсутствие изменения значения фактора должно соответствовать нулевому вектору воздействия, а не отсутствию этого вектора), оно представляется весьма удачным графическим представлением акта средообразовательной деятельности популяции.

**Заключение.** Таким образом, к настоящему времени имеется целый ряд серьезных предпосылок для создания универсальной модели ниши, позволяющей в формализованном виде описывать взаимоотношения популяции с ее стацией с учетом обратных связей между ними. В основу такой модели может быть положена толерантная многомерная модель Хатчинсона (Hutchinson, 1957), уточненная Э. Пианкой (Pianka, 1978, цит. по: Пианка, 1981) (учитывающая неодинаковость благоприятности условий в пределах диапазона толерантности) и дополненная учетом популяционной средообразовательной деятельности (выражаемой при помощи «векторов воздействия» Чейза и Лейболда (Chase, Leibold, 2003)). Такая модель должна применяться по отношению к популяции (а к не среде их обитания) и

использоваться совместно с представлением о многомерной станции как совокупности условий среды.

## ЛИТЕРАТУРА

Абдурахманова Э. М., 2006. Жизненные формы жужелиц бархана Сарыкум // Биологическое разнообразие Кавказа. Мат. VIII междунар. конф. Ч. 2. Зоология. Нальчик: КБГСХА. С. 5—8.

Алеев Ю. Г., 1980. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи совр. биол. Т. 90. № 3. С. 462—477.

Алеев Ю. Г., 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка 424 с.

Беклемишев В. Н., 1942. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих // Мед. паразитол. Т. 11. № 3. С. 39—44.

Беклемишев В. Н., 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. // Мед. паразитол. Т. 14. № 1. С. 56—73.

Беклемишев В. Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.

Быков Б. А., 1957. Геоботаника. Алма-Ата: изд-во АН КазССР 382 с.

Быков Б. А., 1970. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука. 234 с.

Васнецов В. В., 1938. Экологические корреляции // Зоол. журн. Т. 17. № 4. С. 561—581.

Гаузе Г. Ф., 1934. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonychia mytilus* // Зоол. журн. Т. 13. № 1. С. 1—16.

Гуламов М. И., Краснов В. С., 2009. Теория взаимодействия экологических факторов. Тверь: изд-во ТвГУ. 64 с.

Гуламов М. И., Терехин А. Т., 2004. Об одном обобщении определения экологической ниши Хатчинсона // Вестник Российского ун-та Дружбы Народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. № 1 (10). С. 19—26.

Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.

Калачева О. А., 2006. Экологическое распределение прямокрылых (Orthoptera) степей юга России // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 102—106.

Кашкаров Д. Н., 1944. Экология животных. Л.: Наука. 316 с.

Левонтин Р. К., 1981. Адаптация // В кн.: Эволюция. М.: Мир. С. 241—264.

Левченко В. Ф., 2004. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб: Наука. 166 с.

Мазохин-Поршняков Г. А., 1954. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera) // Зоол. журн. Т. 33. № 4. С. 822—840.

Озерский П. В., 2006. О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии. Вып. 5. СПб: ТЕССА. С. 137—146.

Озерский П. В., 2010. Метафенотип популяции как структурно-функциональное отражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 10. СПб.: ТЕССА. С. 15—29.

Озерский П. В., 2011. О термине “станция”, используемом в отечественной эколого-фаунистической литературе // Экология. № 6. С. 417—421.

Озерский П. В., Боброва Т. В., Кузнецова Л. С., 2011. К вопросу о функциональном зна-

чении угла наклона лба у саранчовых разных жизненных форм: постановка проблемы и проверка одной из гипотез // Изв. РГПУ им. А. И. Герцена. № 141. С. 124—131.

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология М.: Мир. 398 с.

Правдин Ф. Н., 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука. 272 с.

Правдин Ф. Н., Мищенко Л. Л., 1980. Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М.: Наука. 156 с.

Разумовский С. М., 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 232 с.

Савицкий В. Ю., 2010. Фауна, структура сообществ и особенности дифференциации экологических ниш саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) в окрестностях озера Баскунчак // Russ. Entomol. J. Т. 19. № 4. С. 267—304.

Северцов С. А., 1937. Дарвинизм и экология // Зоол. журн. Т. 16. № 4. С. 591—613.

Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 316 с.

Сукачев В. Н., 1928. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). Л.—М.: Книга. 232 с.

Уранов А. А., 1965. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.—Л.: Наука. С. 251—254.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г., 1980. Экология. М.: изд-во МГУ. 464 с.

Хлебосолов Е. И., 2002. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русск. Орнитол. журн. Т. 11. Экспресс-вып. 203. С. 1019—1037.

Хлебосолов Е. И., 2003. Функциональная концепция вида в биологии // Экология и эволюция животных. Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ. Рязань: изд-во РГПУ. С. 3—22.

Хлебосолов Е. И., Хлебосолова О. А., 2001. Структура экологической ниши растений // Фауна, экология и эволюция животных: Сб. научн. тр. Каф. зоологии РГПУ. Рязань: РИРО. С. 97—100.

Хлебосолов Е. И., Хлебосолова О. А., 2002. Методы изучения структуры экологической ниши растений // Экология и эволюция животных. Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ. Рязань: изд-во РГПУ. С. 79—86.

Яблоков А. В., 1987. Популяционная биология. М.: Высш. Школа. 303 с.

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г., 2006. Эволюционное учение. 6-е изд. М.: Высш. Школа. 310 с.

Botkin D. B., 1993. Forest dynamics: an ecological model. Oxford University Press US. 309 p.  
Chase J. M, Leibold M. A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press. 221 p.

Chesson P., 1991. A need for niches? // Tree. Vol. 6. № 1. P. 26—28.

Czachorowski S., 1994. The role of disturbances and barriers in working and development of biocenosis // A. Richling, E. Malinowska, J. Lechnio (eds). Landscape research and its applications in environmental management. Warszawa. P. 49—54.

Elton Ch., 1927. Animal ecology. London: Sidwick & Jackson. 207 p.

Gause G. F., 1935. Vérifications expérimentales de la Théorie mathématique de la lutte pour la vie. Actualités scientifiques et industrielles, 277. Paris: Hermann et Cie. 63 p.

Gause G. F., Nastukova O. K., Alpatov W. W., 1934. The influence of biologically conditioned media on the growth of a mixed population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia* // J. Animal. Ecol. Vol. 3. № 2. P. 222—230.

Goldschmidt R., 1940. The material basis of evolution. New Haven: Yale University Press. 436 p.

Grinnell J., 1914. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented // Univ. Colorado Publication in Zoology. № 12. P. 51—294.

Grinnell J., 1917. The niche relationships of the California thrasher // The Auk. Vol. 34. P. 427—433.

Grinnell J., 1928. Presence and absence of animals // University of California Chronicle. Vol. 30. P. 429—450.

Grinnell J., Swarth H. S., 1913. An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of Southern California with remarks upon the behavior of geographic races on the margins of their habitats // University of California publications in zoology. Vol. 10. № 10. P. 197—406.

Günther K., 1950. Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbs bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen // Grüneberg H., Ulrich W. (Red.). Moderne Biologie, Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann. Heidelberg: Carl Winter. S. 55—93.

Heatwole H., 1989. The concept of the ecore, a fundamental ecological unit // Trop. Ecol. Vol. 30. № 1. P. 13—19.

Hutchinson G. E., 1944. Limnological studies in Connecticut. Part 7. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters // Ecology. Vol. 25. № 1. P. 3—26.

Hutchinson G. E., 1957. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. Vol. 22. P. 415—427.

Lynch M., Gabriel W., 1987. Environmental tolerance // The American Naturalist. Vol. 129. № 2. P. 283—303.

Maarel E. van der, Sykes M. T., 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept // J. Vegetation Sci. Vol. 4. № 2. P. 179—188.

Odum E., 1953. Fundamentals of ecology. Philadelphia—London: W. B. Saunders Company, 392 p.

Raunkiaer C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford: The Clarendon Press. 648 p.

Remane A., 1944. Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie // Biologia Generalis. Bd. 17. S. 164—182.

Shelford V. E., 1911. Physiological animal geography // Journal of Morphology. Vol. 22. P. 551—618.

Shelford V. E., 1913. Animal communities in temperate America, as illustrated in the Chicago Region; a study in animal ecology // Bull. Geogr. Soc. Chicago. Vol. 5. 362 p.

Smith H. S., 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities // J. Econ. Entom. Vol. 28. P. 873—898.

Turesson G., 1922. The species and the variety as ecological units // Hereditas. Vol. 3. P. 100—113.

Turrill W. B., 1946. The ecotype concept. A consideration with appreciation and criticism, especially of recent trends // New Phytologist. Vol. 45. № 1. P. 34—43.

Valentine D. H., 1948. Studies in British primulas. II. Ecology and taxonomy of primrose and oxlip (*Primula vulgaris* Huds. and *P. elatior* Schreb.) // New Phytologist. Vol. 47. № 1. P. 111—130.

## TO THE FORMALIZATION OF THE ELTON'S — ODUM'S ECOLOGICAL NICHE CONCEPTION. HISTORY OF THE PROBLEM

P. V. Ozerski

**Keywords:** ecological niche; hyper-volume; econe; medium transformation; impact vector.

Some relationships between different niche concepts are discussed. The evolution of niche concepts from a «niche as an environment feature» concept to «dualistic» niche concepts and then to «niche as a biosystem feature» concepts is demonstrated. Some advantages and disadvantages of G. E. Hutchinson's multidimensional niche concept and those of its derivatives are demonstrated. Possible ways to solution of some niche concept-related problems are proposed.

УДК 574.52+574.55+574.51+574.58+911.2

### УСТОЙЧИВОСТЬ МАЛЫХ ОЗЕР БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ В УСЛОВИЯХ ВОЗДЕЙСТВИЯ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

V. B. Скворцов

**Ключевые слова:** озерная экосистема; устойчивость; видовое разнообразие; продукция; деструкция; нефтяное загрязнение; Большеземельская тундра.

Под устойчивостью сообщества (экосистемы) понимается мера его чувствительности к нарушению. Прежде всего, можно разделить два понятия — упругость и сопротивление сообщества (или любой другой системы). *Упругость (упругая устойчивость)* — мера быстроты возвращения в исходное состояние после выведения из него (нарушения), а *сопротивление (резистентная устойчивость)* — показатель способности избегать изменений.

Разнообразие морфометрических и гидрологических показателей озер тундры приводит к широкому диапазону естественной изменчивости качественных и количественных характеристик сообществ гидробионтов. Более половины всех озер, расположенных за Полярным кругом, относятся к классу малых (с площадью менее 1 км<sup>2</sup>). Для Большеземельской тундры этот процент еще выше — более 60%. Различаются тундровые озера и по глубине. Наиболее молодые озера термокарстового происхождения являются относительно мелкими (показатель емкости озерной котловины более 0,5), озера ледникового происхождения являются глубоководными (показатель емкости озерной котловины менее 0,5). Различия этих двух типов озер проявляются и в различии состава и характера функционирования их экосистем. Прежде всего, различия касаются видового разнообразия, так, видовое разнообразие фитопланктона, зоопланктона и зообентоса в глубоководных озерах в 2-3 раза выше, чем в мелководных. Мелководные и глубоководные озера различаются и по функциональным показателям гидробионтов, прежде всего по соотношению продукционно-деструкционных процессов (A/D). В мелководных термокарстовых озерах величины первичной продукции значительно превышают величины скоростей процессов деструкции органического вещества. Из этого следует, что

именно эти озера способны к быстрому накоплению в толще воды органического вещества, создаваемого фитопланктоном, и более уязвимы к эвтрофированию при поступлении дополнительных биогенных элементов, например при нефтяном загрязнении. В глубоководных озерах наблюдается преобладание деструкционных процессов над продукционными.

Воздействие нефти и нефтепродуктов при попадании их в озера вызывают заметные изменения в составе (снижение видового разнообразия) сообществ гидробионтов, оказывают влияние на их обилие и продукционные характеристики. Если исходить из того, что экосистемы мелководные и глубоководные озера изначально качественно отличны друг от друга, то естественным является предположение о том, что характер и последствия нефтяного загрязнения на них могут различаться.

Для выяснения этого была проанализирована база по озерам Большеземельской тундры (Беляков, Скворцов, 1994; Макарецца, Прилежаев, 1994; Трифонова, Петрова, 1994; Трифонова, 1994). Анализировались наличие статистически значимых различий (на уровне значимости  $p = 0,10$ ) гидробиологических параметров мелких — глубоких и загрязненных — незагрязненных озер. Результаты проделанного анализа помещены в табл. 1.

Таблица 1. Влияние нефтяного загрязнения на озерные экосистемы тундры (в скобках приводятся величины относительного изменения параметра по отношению к чистым озерам)

Показатель	Мелкие озера	Глубокие озера
Концентрация нефтепродуктов, мг/л	1,13	4,8
Первичная продукция	Увеличение (1:2,5)	Недостаточно
Концентрация хлорофилла	Увеличение (1:5)	Увеличение (1:4)
Биомасса фитопланктона	Увеличение (1:3,5)	Недостаточно
Биомасса бентоса	Недостаточно	Снижение (1:0,1)
Биомасса зоопланктона	Снижение (1:0,4)	Недостаточно

Рассмотрев приведенные результаты, можно сделать заключение, что нефтяное загрязнение оказывает существенное воздействие, прежде всего на сообщество фитопланктона. Это выражается в существенном увеличении продукции фи-

топланктона (в 2,5 раза) и биомассы (в 3,5 раза) мелких озер и увеличение концентрации хлорофилла «а» (в 4—5 раз) и в мелких, и в глубоких озерах. На гетеротрофные сообщества (зоопланктон и зообентос) нефтяное загрязнение действует негативно — их биомасса заметно и достоверно снижается. Следует обратить внимание на тот факт, что одинаковый эффект воздействия достигается при разных концентрациях загрязнителя. В мелководных озерах результат воздействия отмечается при величине концентрации 1,13 мг/л (в среднем), а в глубоководных — при 4,8 мг/л. Таким образом, можно сделать заключение, что резистентная устойчивость экосистем глубоких озер заметно выше, чем мелководных.

Более детальное рассмотрение данных о развитии сообществ гидробионтов позволяет сделать вывод, что их связь с уровнем нефтяного загрязнения не является линейной (рис. 1—5). В частности, это выражается в том, что максимальные значения параметров, характеризующих сообщество фитопланктона (продукция, биомасса, концентрация хлорофилла), достигаются при достаточно высоких концентрациях нефтепродуктов (2—3 мг/л). Таким образом, можно сделать заключение, что нефть до определенного предела стимулирует развитие продукционных процессов в водоеме, однако в дальнейшем проявляется ее токсическое действие.

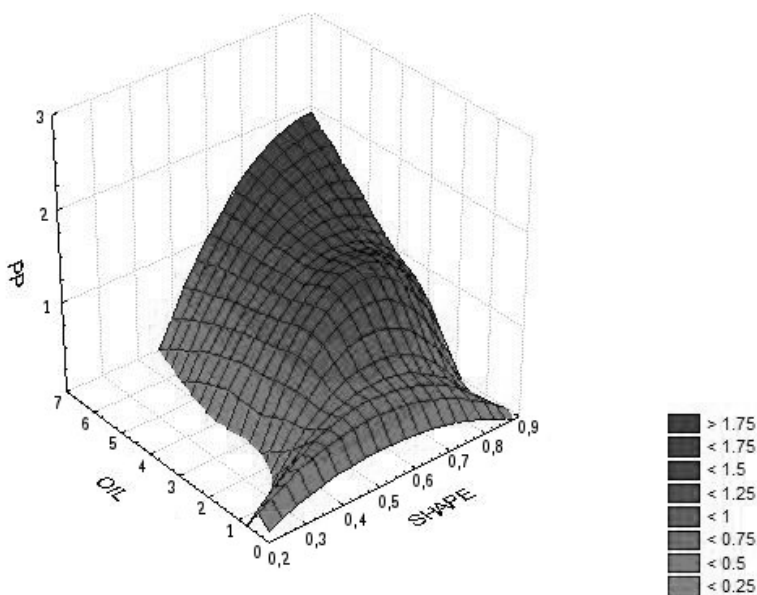


Рис. 1. Зависимость первичной продукции фитопланктона от глубины озера и концентрации нефтепродуктов

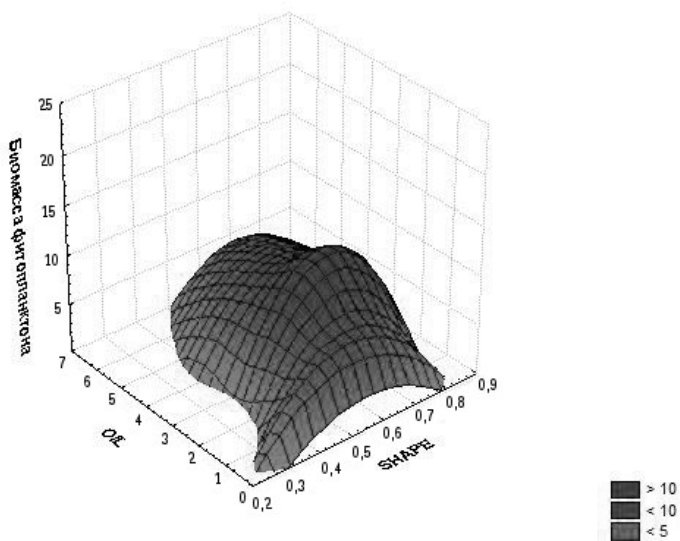


Рис. 2. Зависимость биомассы фитопланктона от глубины озера и концентрации нефтепродуктов

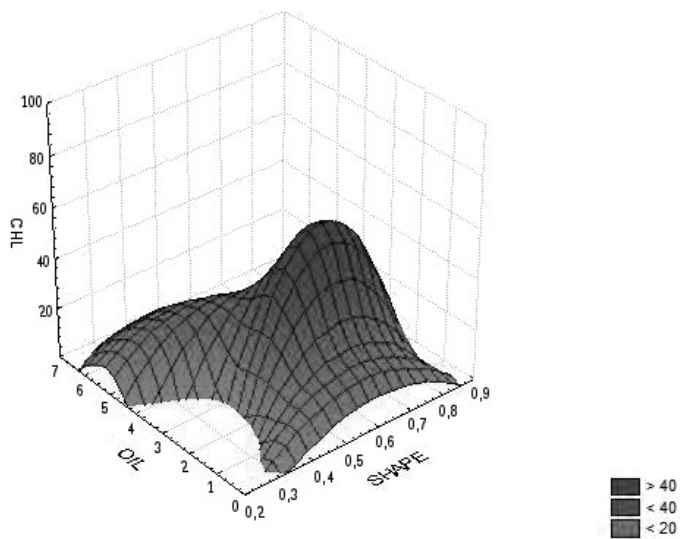


Рис. 3. Зависимость концентрации хлорофилла от глубины озера и концентрации нефтепродуктов



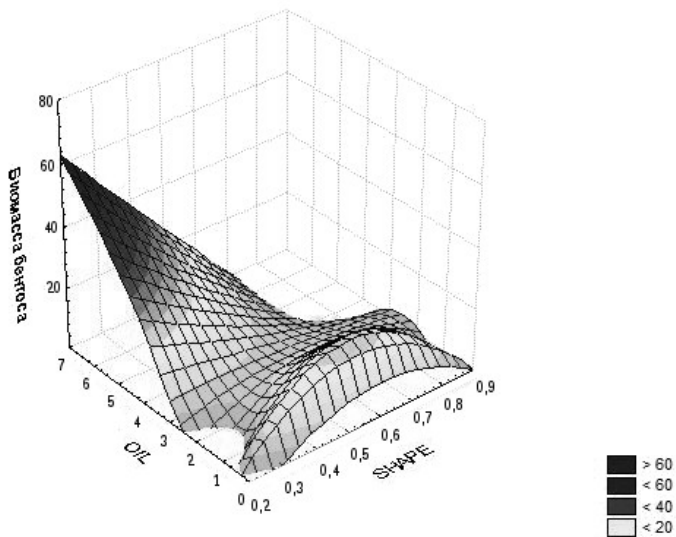


Рис. 4. Зависимость биомассы бентоса от глубины озера и концентрации нефтепродуктов

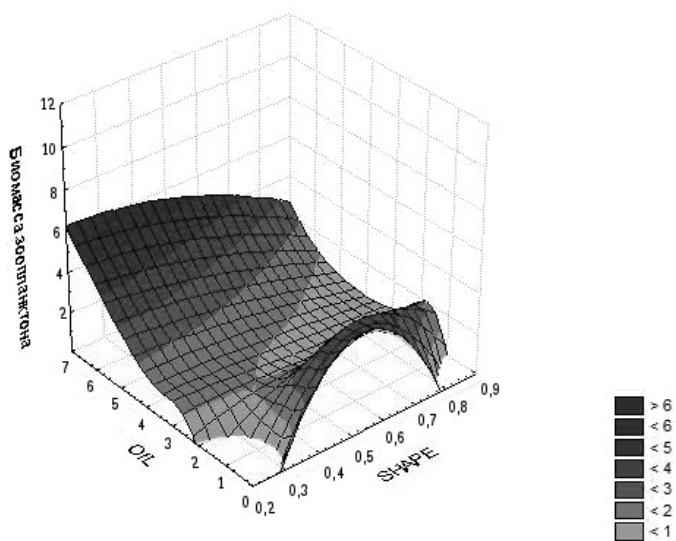


Рис. 5. Зависимость биомассы зоопланктона от глубины озера и концентрации нефтепродуктов

При решении методологических проблем экологического мониторинга важным является выбор показателей (критериев), которые могут быть использованы для оценки состояния озерных экосистем.

Приведенные выше примеры ответных реакций отдельных характеристик экосистем на загрязнение нефтепродуктами ясно показывают, что каждый из этих параметров в отдельности не может являться надежным индикатором состояния всей экологической системы. Это вызвано тем, что различные компоненты экосистемы дают противоречивые сигналы, что является отражением процесса адаптации целостной системы к изменяющимся условиям. Из сказанного закономерно вытекает необходимость определения такого показателя состояния экосистемы, который бы имел системный характер.

Одним из наиболее широко применяемых критериев является показатель, характеризующий видовое разнообразие экосистемы. Обычно это индекс видового разнообразия Шеннона (H):

$$H = -\sum p_i / N \log_2 (p_i / N),$$

где  $p_i$  — оценка значимости каждого вида: численность, биомасса и др., а  $N$  — сумма оценок значимости.

Поделив индекс Шеннона на логарифм числа видов, мы получаем индекс равенности Пиелу (E), показывающий относительное распределение особей среди видов:  $E = H / \log_2 S$ .

К сожалению, в практике гидробиологических исследований отсутствует опыт определения индексов видового разнообразия целой экосистемы, что, впрочем, практически нереализуемо. Обычно рассчитываются индексы для отдельных подсистем (фито- и зоопланктона, зообентоса).

Представляется возможным рассмотреть поведение индекса видового разнообразия фитопланктонного сообщества (обычно Шеннона), как наиболее богатого видами.

Обнаружено (Трифенова, Петрова, 1994), что в озерах Большеземельской тундры антропогенное влияние на сообщество фитопланктона проявляется по-разному, в зависимости, в частности, от морфометрических и гидрохимических особенностей отдельных озер. В частности, на основании данных этих авторов можно показать, что величина индекса видового разнообразия находится в обратной зависимости от величины морфоэдафического индекса (отношение общей минерализации к средней глубине) и уровня загрязнения нефтепродуктами (рис. 6 и 7).

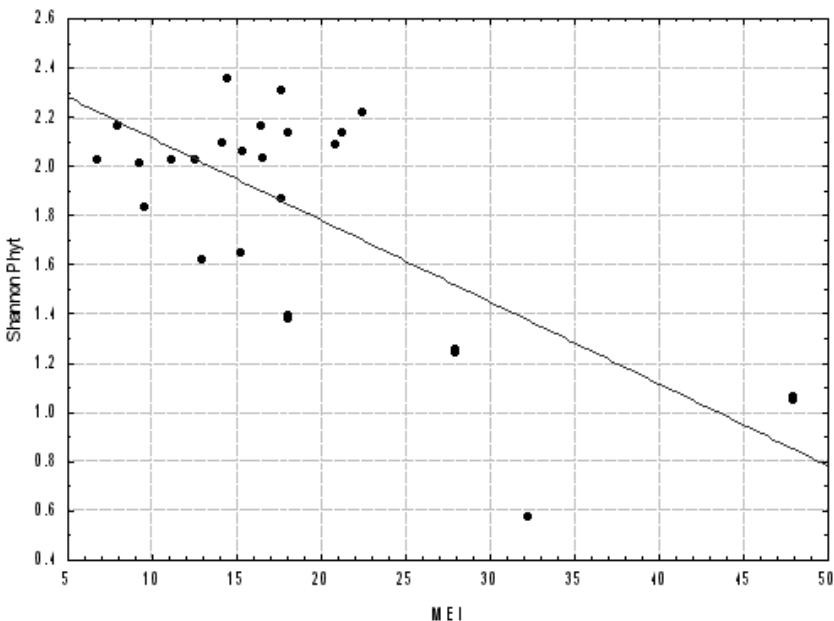


Рис. 6. Связь индекса видового разнообразия фитопланктона (Shannon Phyt) и морфоэдафического индекса (MEI)

В результате авторами делается вывод, что такой показатель, как индекс видового разнообразия, ввиду его большой сезонной изменчивости не позволяет использовать его качестве индикатора загрязнения нефтепродуктами озер Субарктики.

Известно, что индекс устойчивости системы, например, в продукционной гидробиологии определяется по формуле:  $U = 0.045e^{0,51H}$ , где индекс видового разнообразия Шеннона  $H = -\sum p_i / N \log_2 (p_i / N)$ ,  $e = 2.718$  (Алимов, 1989).

Между тем, при одинаковых значениях  $H$  устойчивость двух экологических систем может существенно отличаться в зависимости от того, на какой стадии сукцессии находится каждая из них. Это происходит по той причине, что устойчивость каждой последующей стадии сукцессии увеличивается за счет усложнения структуры функциональных связей между компонентами экосистемы (Ресин и др., 1992). Следовательно, предложенная А. Ф. Алимовым формула справедлива лишь при всех прочих равных условиях.

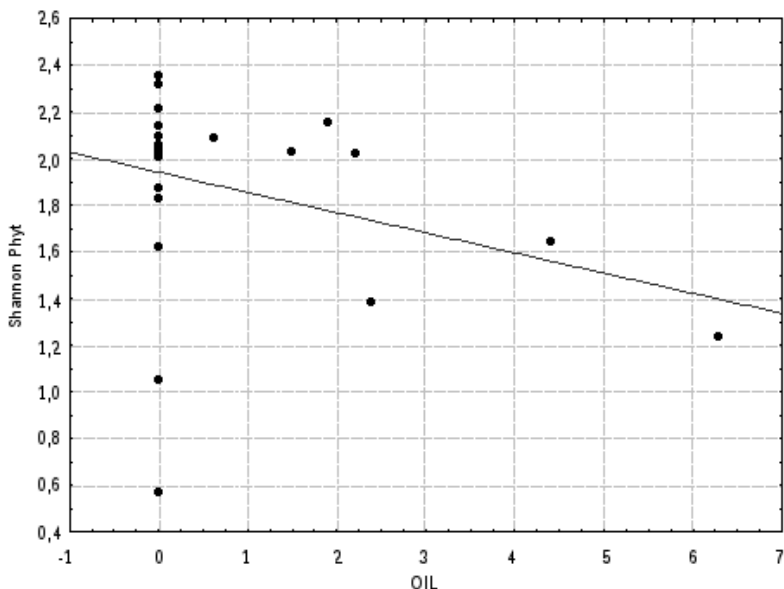


Рис. 7. Связь индекса видового разнообразия фитопланктона (Shannon Phyt) и концентрации нефтепродуктов (OIL)

Представляется весьма продуктивным подход для определения устойчивости экосистемы, разработанный в Тюменском Государственном университете С. Н. Гашевым с соавторами (Гашев и др., 2005). Авторы предлагают алгоритм для определения упругой и резистентной устойчивости (и как их суммы — общей устойчивости). Модель основывается, прежде всего, на изучении видового богатства экосистемы, вычисления индексов видового разнообразия и некоторых других структурных показателей (индекс доминирования, индекс выравненности). Кроме того в данной модели учитывается, на какой стадии сукцессии находится экосистема. Определение стадии сукцессии (Т) проводится на основании анализа соотношения баланса продукционно-деструкционных процессов —  $A / D$  (табл. 2).

Таблица 2. Шкала, характеризующая стадии развития экосистем в ходе автотрофной аутогенной сукцессии (Гашев и др., 2005)

Показатель	Пионерное сообщество	Молодое сообщество	Переходное сообщество	Зрелое сообщество	Климатное сообщество
Стадия сукцессии (Т)	0,0	0,2	0,3	0,5	1,0
A/D	0	0,2	0,5	0,75	$\geq 1,0$

В таблице 3 помещены результаты расчетов величин упругой, резистентной и общей устойчивости некоторых экосистем озер Большеземельской тундры. Для сравнения в этой же таблице приводятся значения устойчивости по А. Ф. Алимову и некоторые данные, характеризующие морфометрические и гидрохимические особенности озер (морфоэдафический индекс - MEI) и уровень загрязнения нефтепродуктами — OIL).

Анализируя полученные данные, можно сделать ряд следующих заключений.

Между величинами резистентной устойчивости по С. Н. Гашеву и устойчивостью по А. Ф. Алимову обнаруживается значительная отрицательная корреляция ( $r = 0,98$ ).

Оценки упругой устойчивости по С. Н. Гашеву и А. Ф. Алимову в большинстве случаев совпадают ( $r = 0,59$ ). Однако формула А. Ф. Алимова устойчивость олиготрофных озер оценивает значительно выше.

По величинам общей устойчивости все исследованные озера отчетливо распадаются на две группы. Первую, самую большую, образуют мелководные озера («арктические пруды»), характеризующиеся высокими значениями первичной продукции, чьи экосистемы находятся на заключительной стадии сукцессии с оценками общей устойчивости от 15 до 28. В данном случае подразумевается устойчивость озер к эвтрофированию, что вполне логично, поскольку эти озера уже являются эвтрофными. В этой группе находятся озера, испытывающие значительное загрязнение нефтепродуктами (от 0,6 до 4,4 мг/л). При этом заметное снижение общей устойчивости отмечено только в озере с наибольшей концентрацией нефти в ряду этих озер.

Вторую группу образуют озера глубоководные, малопродуктивные, не перешедшие еще в свое климаксное состояние. Оценки общей устойчивости в этих озера изменяются от 4 до 11. Низкие оценки устойчивости говорят о высокой степени уязвимости этих олиготрофных озер к эвтрофированию и чувствительности их экосистем к загрязнению нефтепродуктами, что и демонстрирует пример наиболее загрязненного озера Тибейто (наибольшее загрязнение — наименьшая устойчивость) (табл. 3 и 4, рис. 8).

Оценки устойчивости исследованных озер Большеземельской тундры (и, прежде всего — упругой), сделанные по модели С. Н. Гашева, хорошо согласуются с модельными данными по скорости восстановления экосистем (показатель упругости в зависимости от притока энергии на единицу биомассы) (O'Neil, 1976). Согласно этой модели, наибольшей упругостью обладают прудовые экосистемы. В условиях Большеземельской тундры наиболее устойчивые (упругие) озера являются «арктическими прудами», и их продукционные свойства хорошо характеризуются исключительно высокими значениями P/B-коэффициентов фитопланктона (более 100), что отражает именно скорость притока энергии на единицу биомассы. Соответственно, озера глубокие, олиготрофные оказываются наиболее уязвимыми к воздействию нефтяного загрязнения вследствие их низкой упругой устойчивости.

Таблица 3. Оценка устойчивости экосистем озер Большеземельской тундры

Озеро	A / D	Стадия сукцессии, T	Индекс Шеннона, H	Выравненность, E	Упругая устойчивость	Резистентная устойчивость	Общая устойчивость U	Устойчивость по А. Ф. Алимову	MEI	OIL, мг / л
Изъяты	0,77	0,57	2,02	0,57	4,34	1,43	5,76	0,13	6,80	0,00
Митрофан	0,89	0,72	2,35	0,63	9,57	1,23	10,80	0,15	14,51	0,00
Митрофан	0,89	0,72	1,58	0,48	6,37	2,00	8,37	0,10	9,59	0,00
Пяръавто	1,36	1,00	1,88	0,55	21,27	1,70	22,97	0,12	17,73	0,00
Пяръавто	1,36	1,00	2,25	0,62	28,43	1,32	29,75	0,14	17,73	0,00
Тибейто	0,67	0,47	1,32	0,41	1,93	2,15	4,08	0,09	27,92	6,30
Хасуйто	3,64	1,00	2,07	0,58	24,71	1,47	26,18	0,13	18,12	0,00
Ноцмато	1,16	1,00	2,14	0,60	26,02	1,41	27,42	0,13	21,28	0,00
Тюуйто	1,20	1,00	1,05	0,32	10,99	2,65	13,64	0,08	48,00	0,00
Нахуйто	4,20	1,00	2,16	0,60	26,49	1,39	27,88	0,14	16,46	1,90
Талийто	2,08	1,00	1,95	0,56	22,56	1,60	24,16	0,12	16,66	0,00
Едейто	14,15	1,00	2,06	0,58	24,42	1,48	25,91	0,13	15,38	0,00
1	4,30	1,00	1,62	0,49	17,50	2,08	19,58	0,10	13,00	0,01
2	84,15	1,00	0,57	0,08	6,46	0,60	7,06	0,06	32,22	0,01
3	3,90	1,00	2,20	0,61	27,33	1,35	28,69	0,14	22,50	0,01
4	71,50	1,00	1,40	0,43	14,74	2,43	17,16	0,09	18,08	2,40
5	3,40	1,00	2,00	0,57	23,41	1,54	24,95	0,12	49,00	0,01
6	1,50	1,00	2,00	0,57	23,41	1,54	24,95	0,12	9,33	0,01
7	1,05	1,00	2,20	0,61	26,99	1,35	28,34	0,14	20,91	0,64
A	4,30	1,00	2,00	0,57	23,41	1,54	24,95	0,12	11,20	1,50
B	4,30	1,00	1,60	0,48	17,23	2,12	19,34	0,10	15,33	4,40
C	4,30	1,00	2,00	0,57	23,41	1,54	24,95	0,12	12,64	2,20

Таблица 4. Оценка общей устойчивости чистых и загрязненных нефтепродуктами озер  
Большеземельской тундры

Озера	Общая устойчивость (U)
Чистые глубокие	8,3
Глубокие (Нефть)	4,1
Чистые мелкие	23,1
Мелкие (Нефть)	23,5

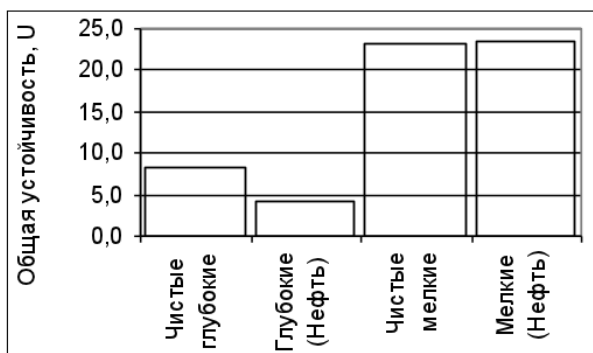


Рис. 8. Общая устойчивость (U) озер разнотипных Большеземельской тундры

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Беляков В. П., Скворцов В. В., 1994. Макро- и мейобентос, их продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (На примере озер Большеземельской тундры). СПб.: Наука. С. 183—202.
- Макарцева Е. С., Прилежаев И. Д., 1994. Зоопланктон и его продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (На примере озер Большеземельской тундры). СПб.: Наука. С. 14—168.
- Ресин А. Л., Ербанова Л. Н., Головина М. В., Баринаева С. С., 1992. Водные экосистемы // Оценка состояния и устойчивости геосистм. М.: ВНИИПрирода. С. 73—101.
- Трифонова И. С., 1994. Содержание хлорофилла, интенсивности фотосинтеза и соотношение продукционно-деструкционных процессов в озерах и их трофический статус // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (На примере озер Большеземельской тундры). СПб.: Наука. С. 109—120.
- Трифонова И. С., Петрова А. Л., 1994. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (На примере озер Большеземельской тундры). СПб.: Наука. С. 80—109.
- O'Neil R. V., 1976. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation // Ecology. Vol. 57. P 1244—1253.

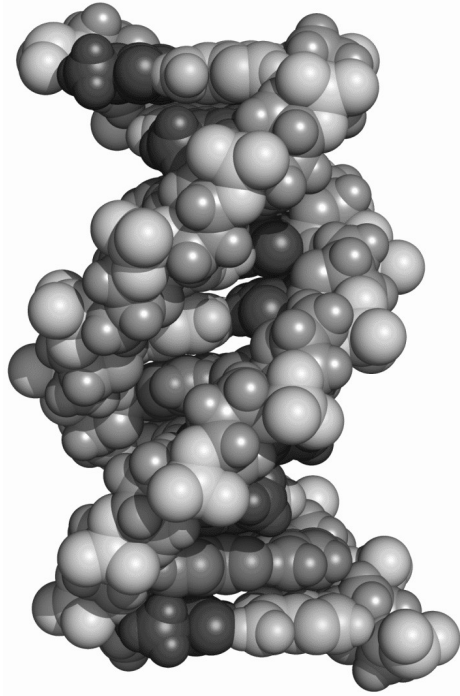
## STABILITY OF SMALL LAKES OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA IN CONDITIONS OF IMPACT OF OIL POLLUTION

V. V. Skvortsov

**Keywords:** lake ecosystem; stability; species diversity; production; destruction; oil pollution; Bolshezemelskaya tundra.

The main goal of this research is the determination of degree of stability of small lakes of the Bolshezemelskaya tundra in conditions of impact of oil pollution. Indicators of resilient, resistant and general stability of lake ecosystems were determined on the basis of such parameters, as species diversity, production and destruction ratio, and also a successional stage of ecosystems in conditions of oil pollution. It was shown that the more stable (resilient) lakes are eutrophic shallow ones, so-called «arctic ponds». Respectively, oligotrophic deep lakes were found the most vulnerable to the impacts of oil pollution owing to their low resilient stability.





# Молекулярная биология



## **НЕЙРОТРОФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ: ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В ТЕРАПИИ НЕЙРОДЕГЕНЕРАТИВНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ**

*Е.А. Никитина*

**Ключевые слова:** нейродегенеративные заболевания; нейротрофические факторы; нейротрансплантация.

**Концепции лечения нейродегенеративных заболеваний.** Многообразие психопатологических проявлений болезни Альцгеймера и других НДЗ, обусловленных наличием разных клинических форм заболевания, структурой синдрома деменции и его тяжестью, требуют дифференцированного лекарственного воздействия (Селезнева, 2003). Сегодня в распоряжении невролога имеется широкий арсенал современных лекарственных средств, используемых в терапии нейродегенеративных заболеваний. При этом следует констатировать, что не существует ни одного универсального препарата, который был бы одинаково эффективен для всех пациентов и приносил бы максимальную пользу во всех случаях. Существует целая серия препаратов, в той или иной степени эффективных, позволяющих купировать (хотя бы временно) проявления болезни и уменьшать ее прогрессирование, но не лечащих недуг полностью (Яхно, Преображенская, 2002; Гаврилова, 2004).

Нейропатологический процесс начинается задолго до первых клинических проявлений заболевания. В связи с этим проблема доклинической диагностики принимает все большее значение (Божко и др., 2006).

Данные многочисленных клинических и экспериментальных исследований показывают, что при большинстве нейродегенеративных заболеваний латентная фаза длится в среднем около 6—8 лет, а затем сравнительно быстро развивается манифестация явных клинических проявлений болезни. Именно эти несколько лет составляют наиболее благоприятное «терапевтическое окно», в течение которого необходимо стремиться диагностировать патологию и постараться вмешаться в неблагоприятный «сценарий» — предотвратить или хотя бы отсрочить наступление необратимых изменений.

В настоящее время в лечении различных нейродегенеративных деменций используются лекарственные препараты, направленные на замедление развития болезни:

- блокаторы кальциевых каналов (реализуют свое действие непосредственно через стабилизацию клеточных мембран) — должны повышать устойчивость нейронов к гипоксии и способствовать выживанию популяции нейронов как при сосудистых и метаболических, так и при нейродегенеративных процессах;
- антагонисты NMDA-рецепторов. Представителем этой фармакотерапевтической группы является мемантин. Хроническое введение мемантина

оказывает влияние на увеличение концентрации не только дофамина, но и ацетилхолина. Учитывая, что нарушения памяти при деменции альцгеймеровского типа могут, в частности, быть опосредованы снижением холинергических влияний на кору головного мозга (Яхно, Преображенская, 2004);

- холинергические препараты — в настоящее время являются основной фармакотерапевтической группой, используемой для симптоматического лечения БА. Для преодоления дефицита ацетилхолина используются различные терапевтические стратегии, с одной стороны, направленные на его восстановление, компенсацию холинергической недостаточности, а с другой — на усиление центральной холинергической активности (Гаврилова и др., 2005);
- антагонисты дофаминовых рецепторов — применяются для симптоматической терапии при БП и направлены на повышение синтеза дофамина, прямую стимуляцию дофаминовых рецепторов, стимуляцию высвобождения дофамина из пресинаптического пространства, торможение обратного захвата дофамина пресинаптическими рецепторами (Федорова, Чигирь, 2006);
- препараты, влияющие на амилоидогенез — действуют на образование данного белка и уменьшают его отложение в веществе головного мозга. На настоящий момент предпринимаются попытки разработать лекарственные средства, блокирующие секретазы – ферменты, участвующие в амилоидогенезе. Оценка эффективности этих препаратов находится в стадии экспериментального изучения.

Есть и такие нестандартные методы лечения, как, например, метод темпо-ритмовой коррекции ходьбы, основанный на синхронизации шага с темпом экзогенной звуковой стимуляции при БП (Похабов, 2006).

Среди современных подходов к терапии НДЗ следует выделить использование нейротрофических факторов.

**Нейротрофические факторы как подход к лечению нейродегенеративных заболеваний.** В последнее десятилетие на основании ряда экспериментальных исследований установлено, что фактор роста нервной ткани (NGF), а также некоторые другие нейротрофические ростовые факторы препятствуют развитию нейроапоптоза. При введении NGF в мозг экспериментальных животных деменция предотвращалась. На основании этих и ряда других опытов было признано сохранение дегенерирующих холинергических нейронов с одной стороны, и усиление функции еще сохранившихся нейронов с другой стороны. Однако первый опыт клинического применения такой терапии оказался негативным — экстрацеребральное введение NGF было неэффективно из-за большой величины молекул, не позволяющей проникать через гематоэнцефалический барьер (Гаврилова и др., 2005).

Однако существует препарат с нейротрофическими свойствами церебролизин, олигопептиды которого легко преодолевают гематоэнцефалический барьер и оказывают, таким образом, непосредственное воздействие на нейрональные и синаптические системы головного мозга в условиях периферического введения препарата (Гаврилова, Жариков, 2002).

Вариативность использования нейротрофических факторов для лечения нейродегенеративных заболеваний обусловлена их многообразием. Обратимся к классификации.

**Классификация нейротрофических факторов.** В настоящее время описано более десятка различных нейротрофических факторов. По химической структуре они представляют собой полипептиды длиной до 150 аминокислотных остатков. Реализация активности любого фактора происходит при взаимодействии со строго специфичным для данного лиганда рецептором, расположенным на поверхности клетки (Соколов, 2007).

Ни по химическим свойствам, ни по характеру биологической активности нет четких градаций между ростовыми и нейротрофическими факторами, однако анализ современных экспериментальных данных позволяет провести условное разделение:

1. Нейротрофические факторы — фактор роста нервов (NGF), нейротрофический фактор мозга (BDNF), нейротрофины — 3 и 4/5 (NT-3, — 4/5), глиальный и цилиарный нейротрофические факторы (GDNF и CNTF). Контролируют дифференцировку, рост и сохранение клеток преимущественно центральной и периферической нервной систем. Для них характерен транспорт зрелых молекул по аксону или локальный синтез в прилегающих клетках.

2. Ростовые факторы — эпидермальный ростовой фактор (EGF), инсулиноподобный ростовой фактор (IGF), эндотелиальный фактор роста сосудов (VEGF), тромбоцитарный ростовой фактор (PDGF), трансформирующий ростовой фактор (TGF), фактор некроза опухоли (TNF). Участвуют в регуляции роста, дифференцировки, локомоции и сократимости клеток большинства тканей на периферии, включая клетки крови. По типу запускаемых сигнальных реакций ростовые факторы характеризуются в большинстве случаев как митогены, т. е. промоторы активности ядерного аппарата клетки. Ростовым факторам в большей мере присущ эндокринный принцип влияния на ткани и потому изначальное наименование отдельных факторов может не соответствовать профилю их действия.

Основные группы нейротрофических и ростовых факторов, согласно современной классификации, представлены ниже (Гомазков, 2004).

## Классификация нейротрофических и ростовых факторов

### I. Нейротрофические факторы.

#### 1. Подсемейство нейротрофинов.

##### 1.1. Фактор роста нервов (Nerve Growth Factor, NGF).

- 1.2. Нейротрофический фактор мозга (Brain-derived Neurotrophic Factor, *BDNF*).
- 1.3. Нейротрофин-3 (Neurotrophin-3, *NT-3*).
- 1.4. Нейротрофин-4 (Neurotrophin-4, *NT-4*).
2. Подсемейство глиального фактора.
  - 2.1. Глиальный нейротрофический фактор (Glial Cell-derived Neurotrophic Factor, *GDNF*).
  - 2.2. Нейртурин (Neurturin, *NTR*).
  - 2.3. Артемин (Artemin, *ART*).
  - 2.4. Персефин (Persephin, *PSP*).
3. Подсемейство цилиарного (реснитчатого) фактора.
  - 3.1. Цилиарный нейротрофический фактор (Ciliary Neurotrophic Factor, *CNTF*).
  - 3.2. Ингибирующий фактор лейкемии (Leukemia Inhibitory Factor, *LIF*).
4. Другие нейротрофические факторы. Мидкин (Midkine, *MK*).
- II. Ростовые факторы.
  5. Фактор роста фибробластов (Fibroblast Growth Factor, *FGF*).
  6. Подсемейство эпидермального ростового фактора.
    - 6.1. Эпидермальный ростовой фактор (Epidermal Growth Factor, *EGF*).
    - 6.2. Амфирегулин (Amphiregulin).
    - 6.3. Гепарин-связывающий эпидермальный ростовой фактор (Heparin Binding, *EGF*).
    - 6.4. Бетацеллюлин (Betacellulin).
    - 6.5. Герегулин (Heregulin, *HRG*).
  7. Подсемейство инсулиноподобного ростового фактора (Insulin-like Growth Factors).
    - 7.1. Инсулиноподобный ростовой фактор-I (*IGF-I*).
    - 7.2. Инсулиноподобный ростовой фактор-II (*IGF-II*).
  8. Эндотелиальный фактор роста сосудов (Vascular Endothelial Growth Factor, *VEGF*).
    - 8.1. Плацентарный ростовой фактор (Placenta growth factor, *PlGF*).
  9. Тромбоцитарный ростовой фактор (Platelet-derived Growth Factor, *PDGF*).
  10. Трансформирующие ростовые факторы (Transforming Growth Factor's, *TGF*).
    - 10.1. Трансформирующий ростовой фактор-альфа (Transforming Growth Factor-alpha).
    - 10.2. Трансформирующий ростовой фактор-бета (Transforming Growth Factor-beta).

### 10.3. Активин. Ингибин. (Activin. Inhibin).

## 11. Факторы некроза опухоли (Tumor Necrosis Factor, TNF).

11.1. Фактор некроза опухоли-альфа (Tumor Necrosis Factor-alpha, *TNF-α*).

12. Другие ростовые факторы. Плеотрофин. (Pleiotrophin/Нeparin-binding brain mitogen).

Подобно многим сигнальным молекулам, нейротрофические факторы могут быть разбиты на группы, сформированные по схожести молекулярной структуры (Соколов, 2007).

Нейротрофические факторы обеспечивают выживание и трофическую поддержку нервных клеток, играют ключевую роль в развитии и сохранении структур центральной и периферической нервной системы. Нейротрофические факторы обеспечивают высокое «качество жизни» нейронов. Они регулируют рост нейронов, связанные с этим метаболические функции, такие как синтез белков, возможность нейронов синтезировать нейротрансмиттеры. Таким образом, нейротрофические факторы играют заметную роль в поддержании функции нейронов в течение всей их жизни (Гомазков, 2004; Соколов, 2007). Фармакологическое введение нейротрофических факторов может предотвращать гибель нервных клеток. Экспериментальные исследования на животных моделях показывают, что нейротрофины могут предотвращать дегенерацию допаминовых нейронов, а также способствовать регенерации нигростриарной системы (Rangasamy et al., 2010).

### **Нейротрофический фактор мозга (BDNF) и его функциональная роль.**

Наиболее исследованными и близкими по структуре являются факторы NT-4/5, NT-3, NGF, BDNF, относящиеся к семейству нейротрофинов, которые поддерживают и стимулируют развитие белка.

Согласно современным представлениям, нейтрофины — семейство крупных полипептидов, которые регулируют выживание, развитие и функции нейронов. В общепринятом понимании они рассматриваются как молекулы, секретируемые нейрональными структурами (нейронами, глией), выполняющие сигнальную миссию посредников в большом спектре физиологических процессов. Эта роль нейротрофинов выявляет их значение для организации нейропластичности синапсов и нервной системы в целом, как основного компонента адаптивной функции (Гомазков, 2011). Главным можно считать их участие в контроле процессов физиологического развития нейронов, фенотипической деафферентации и сохранения структурной и функциональной целостности нервных или глиальных клеток (Гомазков, 2004).

Таким образом, нейротрофины являются основными молекулами, которые связывают структуру нервной системы и ее функции: они регулируют выживаемость нейронов, синаптическую пластичность, память и познавательную деятельность (Poo, 2001; Zhu et al., 2008).

Подобно другим нейротрофинам, BDNF, самый распространенный нейротро-

фин в мозге, участвует в развитии и сохранении нейрональных клеток мозга, включая сенсорные нейроны, допаминергические нейроны черной субстанции, холинергические нейроны переднего мозга, гиппокампа, ганглиев сетчатки. В мозге мРНК BDNF и сам полипептид идентифицированы в гиппокампе, таламусе, пирамидных клетках неокортекса, в мозжечке (Гомазков, 2004; Hong et al., 2012).

Пространственная структура молекулы BDNF представлена на рис. 1.

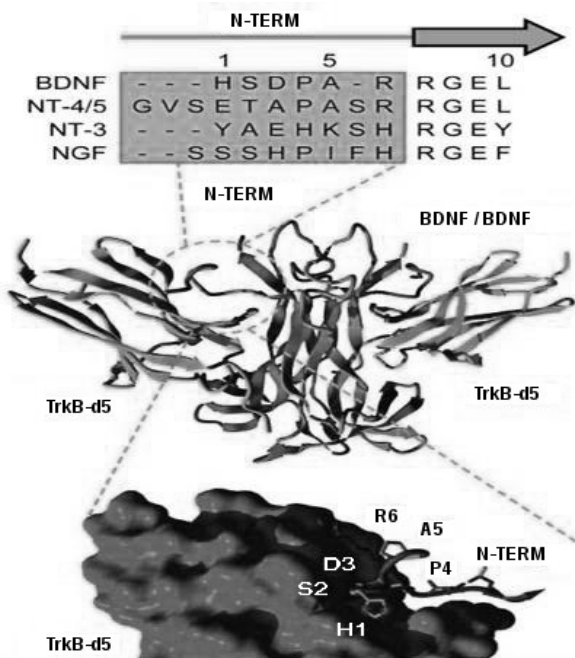


Рис. 1. Пространственная структура молекулы BDNF (по: Гомазков, 2011)

NGF и BDNF контролируют гибель нервных клеток во время развития мозга и играют важную роль в дифференцировке нейронов, их выживании и росте (Varichello, 2013). Влияние BDNF на пластичность нейронов представлено на рис. 2.

Зрелая молекула BDNF человека имеет молекулярную массу 13 кДа и состоит из 119 негликозилированных аминокислотных остатков, при этом первичная структура молекулы одинакова у всех изученных млекопитающих. Зрелая молекула BDNF по аминокислотному составу на 52% идентична фактору роста нервной ткани.

Существуют данные о взаимосвязи уровня BDNF в организме и нарушениями функций мозга (Hong et al., 2011). Содержание BDNF снижено в гиппокампе пациентов с болезнью Альцгеймера. Фактор рассматривается как потенциальный



терапевтический агент патологии мотонейронов и болезни Паркинсона (Гомазков, 2004).

**Возможности использования BDNF в лечении нейродегенеративных заболеваний.** На данный момент не существует ни одного универсального препарата, который был бы одинаково эффективен у всех пациентов и приносил бы максимальную пользу во всех случаях.

За последние несколько десятилетий наблюдается значительный интерес к

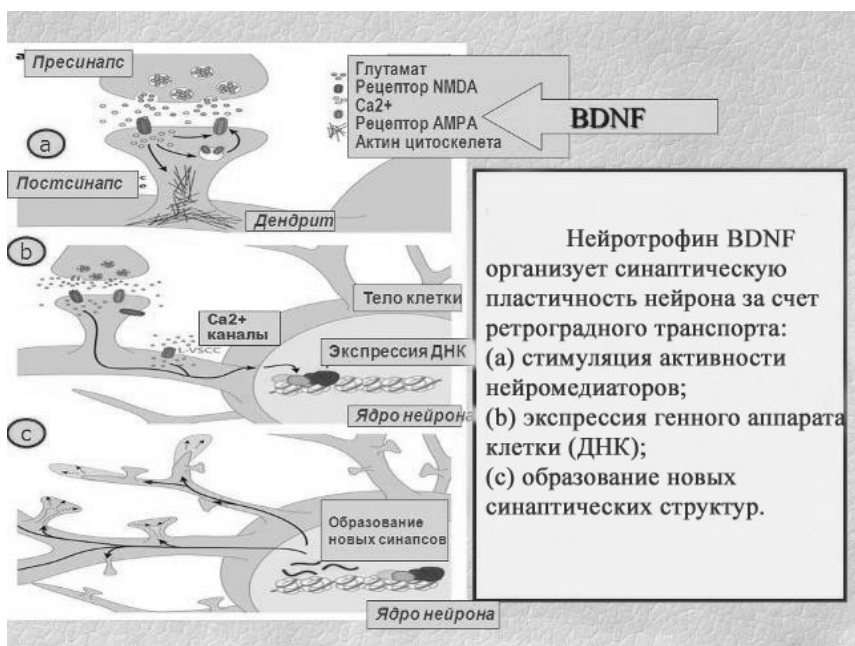


Рис. 2. Влияние BDNF на пластичность нейронов (по: Гомазков, 2011)

нейропротекторным процедурам с использованием нейротрофических факторов, чтобы облегчить симптомы НДЗ (Rangasamy et al., 2010).

Клеточная трансплантация является одним из первых нейропротективных подходов, примененных в клинике, и ее очень интенсивно использовали в качестве экспериментального метода лечения.

Последние данные показывают, что некоторые физиологические или патологические изменения в центральной нервной системе, связанные с возрастом, могут быть компенсированы введением экзогенного BDNF, что может быть перспективной терапией НДЗ (Taria-Arancibia et al., 2008).

Показано увеличение концентрации глиального нейротрофического фактора (GDNF) в ликворе у больных НДЗ и отсутствие изменения концентрации нейротро-

фического фактора головного мозга (BDNF) в ликворе таких больных по сравнению с контрольной группой. Нейротрофические факторы могут быть использованы как терапевтические агенты в лечении болезни мотонейрона. Экспериментальные исследования на грызунах показали, что при инъекции векторов генов GDNF и BDNF происходит достоверное увеличение выживших мотонейронов (Гомазков, 2004; Соколов, 2007).

Ткань нервного происхождения имеет лучшую выживаемость. Стволовые клетки взрослых людей, равно как и стволовые клетки эмбрионов, способны защищать организм от нейродегенеративных заболеваний, однако, трансплантации нервной ткани, такой как клетки «бессмертных» линий (фибробласты, астроциты, клетки-предшественники или стволовые клетки), может приводить к опухолеобразованию, а также к атакам со стороны иммунной системы.

Сочетание нейротрансплантации с действием трофических факторов, антиоксидантов или иммуносуппрессантов приводит к повышению выживания графта и улучшению эффектов, индуцированных графтом.

Применение нейротрофических факторов имеет то ограничение, что они являются большими молекулами, не способными преодолевать гемато-энцефалический барьер. Поэтому доставка их в мозг больных в клинической практике весьма затруднительна.

Поскольку при нейротрансплантации в клинике морфологию мозга у пациентов исследовать невозможно, а восстановление нарушенных в результате травм или патологических состояний мозга функций происходит в разной степени и не всегда успешно, то структурно-функциональную связь между состоянием мозга реципиентов, состоянием трансплантатов, поведенческими и прочими функциями можно установить только в экспериментах на животных (Лосева, 2012). Результаты ряда работ показали, что использование нервной ткани дрозофилы при нейротрансплантации существенно увеличивает эффективность приживаемости графта за счет блокады образования глиального рубца и, таким образом, существенно повышает частоту успешных гомотрансплантаций. Кроме того, клетки дрозофилы при ксенотрансплантациях способны снабжать поврежденные части мозга млекопитающих нейротрофическими факторами, необходимыми для быстрого восстановления.

Используя модель болезни Паркинсона у крыс, исследователи показали, что введение BDNF может предотвратить дегенерацию дофаминергических нейронов (Enciu et al., 2011). Результаты показывают улучшение когнитивных функций и физической активности у мышей. Исключения составляют случаи, если трансплантат разрастается настолько, что начинает сдавливать окружающие ткани мозга реципиента, или отторгается. В случаях отторжения трансплантата в мозге возникает дополнительный очаг некроза ткани, что неизбежно должно приводить к снижению интенсивности компенсаторно-восстановительных процессов: усилению иммунολогических реакций, усугублению дисбаланса медиаторов, развитию вторичных дегенеративных изменений, ухудшению поведения реципиентов. Поэтому чрезвы-

чайно важно не допустить отторжения нейротрансплантатов. Именно блокада образования глиального рубца вокруг трансплантата, по всей вероятности, играет решающую роль в обеспечении лучшей его приживляемости.

Использование нервной ткани трансгенной линии дрозофилы, содержащей человеческие гены, кодирующий нейротрофический фактор BDNF, при нейротрансплантации на крысах, существенно увеличивает ее эффективность за счет блокады образования глиального рубца, а, следовательно, повышают процент успешных гомотрансплантаций. В отсутствие клеток дрозофилы, экспрессирующих нейротрофический фактор, трансплантат окружается плотным глиальным рубцом, что делает невозможным его приживание. Выделяемый нейротрофический фактор положительно влияет на приживаемость котрансплантата, стимулируя образование связей между клетками (Корочкин и др., 2001).

Снабжение нейротрофическими факторами поврежденных участков мозга происходит за счет уникальных возможностей транскрипционного фактора дрозофилы, ответственного за индукцию генов теплового шока, которая происходит при повышении температуры до 370С. Следствием того, что температура тела млекопитающих 370С, является экспрессия любого гена человека, поставленного под контроль промотора теплового шока (Андреева и др., 2006). Это означает, что отпадает необходимость какой-либо иной индукции работы этого гена в мозге млекопитающих.

Развитие методов трансформации с использованием свойств Р-элементов у дрозофилы позволяет внедрение гена человека для любого нейротрофического фактора в геном дрозофилы и последующее использование таких клеток при ксенотрансплантациях (Корочкин и др., 2001).

Ксенотрансплантации были применены в десятках операций и позволили остановить или обратить вспять процесс утраты нейронов. Однако чрезвычайно важны дальнейшие эксперименты в этом направлении, прежде чем этот подход может получить широкое распространение.

## ЛИТЕРАТУРА

Андреева Л. Е., Хайдарова Н. В., Родригес-Бланко А. В., Канайкина Н. Н., Ревущин А. В., Тарантул В. З., Корочкин Л. И., Павлова Г. В., 2006. Экспрессия репортерных генов под контролем регуляторных элементов гена теплового шока дрозофилы в трансгенных эмбрионах выюна *Misgurnus fossilis* L. // КТТИ. № 4 (6). С. 39—44.

Божко О. В., Федорова Я. Б., Гаврилова С. И., 2006. Роль методов нейровизуализации в раннем выявлении болезни Альцгеймера // Психиатрия. № 2 (20). С. 109—114.

Гаврилова С. И., 2004. Фармакотерапия болезни Альцгеймера // Ж. неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова. № 6. С. 55—61.

Гаврилова С. И., Кольхалов И. В., Коровайцева Г. И., Жариков Г. А., Калын Я. Б., Селезнева Н. Д., 2005. АроЕ генотип и эффективность нейротрофической и холинергической терапии при болезни Альцгеймера // Ж. неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова. Т. 4. С. 1—5.

Гаврилова С. И., Жариков Г. А., 2002. Современные представления о болезни Альцгеймера // *Consilium medium*. № 4 (2). С. 155—168.

Гомазков О. А., 2004. Нейротрофические факторы мозга. М.: НИИ Биомедицинской химии РАМН. 311 с.

Гомазков О. А., 2011. Старение мозга и нейротрофическая терапия. М.: ИКАР. 92 с.

Корочкин Л. И., Александрова М. А., Ревущин А. В., Павлова Г. В., Башкиров В. Н., Алексенко О. А., Евгеньев М. Б., 2001. Эффект белка теплового шока HSP70 на формирование глиального рубца при нейротрансплантации // *ДАН*. Т. 383. № 3. С. 113—115.

Лосева Е. В., 2012. Возможности нейротрансплантации для улучшения качества и увеличения продолжительности жизни. М.: Инст-т высш. нервн. деят. и нейрофизиол. РАН. 36 с.

Похабов Д. В., 2006. Восстановление ходьбы методом темпоритмовой коррекции у пациентов с болезнью Паркинсона и сосудистым паркинсонизмом // *Ж. неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова*. Т. 4. с. 1—6.

Селезнева Н. Д., 2003. Терапевтический ответ на препараты с разными механизмами действия при болезни Альцгеймера. *Психиатрия*. № 2. с. 79—89.

Соколов К. В., 2007. Генотерапия БДН // *Медицинский научный и учебно-методический журнал*. № 40. с. 18—49.

Федорова Н. В., Чигирь И. П., 2006. Агонисты дофаминовых рецепторов (миралекс) в лечении болезни Паркинсона // *Ж. неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова*. Т. 6. с. 1—8.

Яхно Н. Н. Преображенская И. С., 2004. Лечение нейродегенеративных деменций // *Consilium medium*. Т. 6. № 12. С. 935—943.

Barichello T., Lemos J. C., Generoso J. S., Carradore M. M., Moreira A. P., Collodel A., Zanatta J. R., Valvassori S. S., Quevedo J., 2013. Animal models for studying cognitive processes and psychiatric disorders evaluation of the brain-derived neurotrophic factor, nerve growth factor and memory in adult rats survivors of the neonatal meningitis by *Streptococcus agalactiae* // *Brain Research Bulletin*. Vol. 92. P. 56—59.

Enciu A. M., Nicolescu M. I., Manole C. G., Muresanu D. F., Popescu L. M., Popescu B. O., 2011. Neuroregeneration in neurodegenerative disorders // *Nat. Rev. Neurosci*. V. 11. P. 47—53.

Hong C.-J., Liou Y.-J., Tsai S.-J., 2011. Effects of *BDNF* polymorphisms on brain function and behavior in health and disease // *Brain Research Bulletin*. Vol. 86. P. 287—297.

Hong C.-J., Liou Y.-J., Tsai S.-J., 2012. The impact of missense mutations on human behavior reprint of: effects of *BDNF* polymorphisms on brain function and behavior in health and disease // *Brain Research Bulletin*. Vol. 88. P. 406—417.

Poo M. M., 2001. Neurotrophins as synaptic modulators // *Nat. Rev. Neurosci*. Vol. 2. № 1. P. 24—32.

Rangasamy S. B., Soderstrom K., Bakay R. A., Kordower J. H., 2010. Neurotrophic factor therapy for Parkinson's disease // *Prog Brain Res*. Vol. 184. P. 237—264.

Tapia-Arancibia L., Aliaga E., Silhol M., Arancibia S., 2008. New insights into brain *BDNF* function in normal aging and Alzheimer disease // *Brain Research Bulletin*. Vol. 59. P. 201—220.

Zhu B., Pennack J. A., McQuilton P., Forero M. G, Mizuguchi K., Sutcliffe B., Gu C.-J., Fenton J. C, Hidalgo A., 2008. *Drosophila* neurotrophins reveal a common mechanism for nervous system formation // *PLoS Biol*. Vol. 6. № 11. p. 284—301.

## NEUROTROPHIC FACTORS: USE PROSPECTS IN THERAPY OF NEURODEGENERATIVE DISEASES

*E. A. Nikitina*

**Keywords:** neurodegenerative diseases; neurotrophic factors; neurotransplantation.

Neurodegenerative diseases, such as Huntington's (HD), Parkinson's (PD) are characterized by a late onset disturbance of memory, synaptic and glial pathology, neurodegeneration of neurons of the substantia nigra and striatum. Strategies to rescue or to protect injured neurons usually involve promoting of neuronal growth and function. A large number of therapeutic approaches have been explored for their potential in the treatment of PD and HD using animal models which mimic these disorders. Neurotrophic factor therapy is a promising approach in that it addresses the basic mechanism underlying neurodegeneration that occurs in PD and HD. Neurotrophic factors are difficult to deliver to the brain in humans in the clinical setting. However, human growth factors such as the glial cell line derived neurotrophic factor (GDNF) and brain-derived neurotrophic factor (BDNF) can be expressed in animal model systems, such as *Drosophila*, to study their effects.

## ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

**Дурнев Юрий Анатольевич** — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: baikalbirds@mail.ru.

**Карамышев Виктор Алексеевич** — студент 4 курса РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: dolomir@ya.ru.

**Корнилова Ольга Анатольевна** — д. б. н., профессор кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: 1kornilova@mail.ru.

**Кузнецова Елена Станиславовна** — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: motacilla@rambler.ru.

**Манджиев Хонгор Батырович** — старший научный сотрудник государственного природного биосферного заповедника «Черные Земли». E-mail: khongormandzhiev@mail.ru.

**Никитина Екатерина Александровна** — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: 21074@mail.ru.

**Озерский Павел Викторович** — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: ozerski@list.ru.

**Скворцов Владимир Валентинович** — д. б. н., профессор кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: vlad\_skvortsov@mail.ru.

**Сонина Марина Витальевна** — к. б. н., доцент института социальных наук Иркутского государственного университета. E-mail: soninamv@mail.ru.

**Чистякова Людмила Валерьевна** — к. б. н., Санкт-Петербургский государственный университет. E-mail: pelomixa@yandex.ru.

## СОДЕРЖАНИЕ

### **Протистология**

- О. А. Корнилова, Л. В. Чистякова. Сравнительно-морфологический анализ представителей рода *Balantidium* Claparède & Lachmann, 1858 из рыб и амфибий..... 5

### **Фауна и экология насекомых**

- П. В. Озерский. Находка обыкновенного пластинокрыла (*Phaneroptera falcata*, Orthoptera, Tettigoniidae) в Новгородской области..... 13

### **Фауна и экология позвоночных**

- Е. С. Кузнецова. Расходы времени пары белых трясугозук на выкармливание птенцов в юго-восточном Приладожье..... 19

- Ю. А. Дурнев, Х. Б. Манджиев, В. А. Карамышев. Материалы по экологии стрепета (*Tetrax tetrax* Linnaeus, 1758) в заповеднике «Черные Земли» (Республика Калмыкия). Сообщение I. Трофика пролетных стай стрепета в осенний период..... 29

- М. В. Сонина. Роль ботанического сада в поддержании биологического разнообразия городской авифауны (на примере города Иркутска)..... 41

### **Общая и прикладная экология**

- П. В. Озерский. К формализации концепции экологической ниши Элтона—Одум. История вопроса..... 55

- В. В. Скворцов. Устойчивость малых озер Большеземельской тундры в условиях воздействия нефтяного загрязнения..... 69

### **Молекулярная биология**

- Е. А. Никитина. Нейротрофические факторы: перспективы использования в терапии нейродегенеративных заболеваний..... 83

- Информация об авторах**..... 94

Научное издание

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ  
И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ**

Научные труды кафедры зоологии  
РГПУ им. А. И. Герцена

**ТОМ 13, № 1**

Научный редактор М. А. Гвоздев  
Технический редактор П. В. Озерский

Лицензия ИД № 01957 от 05.06.2000

Подписано в печать 31.10.13. Формат 60x88 1/16  
Бумага офсетная. Печать оперативная.  
Гарнитура «Liberation Sans Narrow». Усл. печ. л. 5  
Тираж 300 экз. Заказ 109

ООО «ТЕССА»  
190121, Санкт-Петербург, Английский пр., 2