

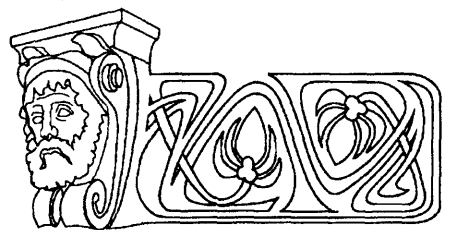
УДК 597/599: 574.5

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НАЗЕМНЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ ЖИВОТНЫМИ ГРАНИЦ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ДОЛИН РЕК

А.В. Беляченко, Г.В. Шляхтин

Саратовский государственный университет,
кафедра морфологии и экологии животных
E-mail: biofac@sgu.ru

Исследованы типы использования позвоночными животными границ биогеоценозов в долинах рек. Граничные экосистемы разделены на окраины и экотоны. Границы биогеоценозов служат репродуктивными и кормовыми местообитаниями 95 видам позвоночных животных, что составляет около 22% региональной фауны. Выделены группы позвоночных животных, связанных с границами только в репродуктивный период, во время сезонных миграций или встречающихся в них в течение всего бесснежного периода.



**Features of the usage by ground vertebrates
of biogeocenosis boundaries of river valleys**

A.V. Belyachenko, G.V. Shlyakhtin

Types of the usage of vertebrates of biogeocenosis boundaries in river valleys were studied. Boundary ecosystems are classified as margins and ecotones. Biogeocenosis boundaries serve as reproduction and fodder localities of 95 vertebrate species, which is about 22% of the whole regional fauna. Vertebrate groups bound with the boundaries within the reproduction season only, during seasonal migrations or living within them during all the snowless season were disclosed.



Биогеоценозы пойм и долин рек являются естественными резерватами сообществ позвоночных животных. Благодаря чередованию на небольшой площади различных геоморфологических структур биогеоценозы обладают повышенной дисперсностью и большой протяженностью биогеоценологических границ различных типов. Через них происходит постоянный обмен веществом и энергией между биогеоценозами, и они могут служить основой для поддержания разнообразия животного населения.

В основу выделения и классификации краевых компонентов биогеоценозов в долинах рек положены особенности их ландшафтной структуры, которые резко отличаются от граничащих с ними континуальных систем. Наиболее значимыми признаками наличия границ различных типов могут быть: геоморфологические особенности долины реки (наличие развитой поймы, прирусловых валов, притеррасных понижений и т.п.), резкие неоднородности мезорельефа, заметная разница гранулометрического состава и структуры грунтов и почв, нарушения непрерывности фитоценологического покрова. Описания границ и их последующая классификация проводились на модельных участках долин рек Медведицы и Большого Узенья (далее Б. Узень), которые охватывали все эколого-генетические зоны (прирусловье, центральную пойму и надпойменные террасы) и имели типичное строение ландшафтов. В долине р. Медведицы площадь модельного участка составила около 15 км², Большого Узенья – 5,6 км². Внутри этих участков по границам фитоценозов различных типов закладывались учетные площадки от 2 до 5,5 га, где проводились описания наземных границ, среди которых выделены окраины и экотоны. В основу классификации окраин и экотонов настоящего исследования положены особенности растительного покрова, мезо- и микрорельефа. Между наземными биоценозами, внутри окраины или экотона, имеются резкие неоднородности строения фитоценозов, которые определяют вертикальные и горизонтальные составляющие структуры краевых систем. Для классификации границ «вода–суша» была применена схема, предложенная ранее М.В. Ермохиным [1].

Исследовались типы использования границ биогеоценозов позвоночными животными различных таксонов. Применялись традиционные методы относительных и абсолютных учетов численности: амфибии и рептилии учитывались маршрутным методом [2]; птицы – маршрутным методом, точечными учетами и картографированием индивидуальных участков [3–5]; млекопитающие разных отрядов – методом ловушко-линий, площадочного мечения, маршрутными учетами следов жизнедеятельности [6, 7].

В долине р. Медведицы среди наземных границ преобладают окраины ивняков и осокор-

ников в 1–2 яруса, дубрав разных типов в 2–3 яруса и разновозрастных посадок сосны в 1–2 яруса. Границы «вода–суша» представлены терригенными и реогенными окраинами, терригенными гемиэкотонами; доля истинных экотонов незначительна (рис. 1).

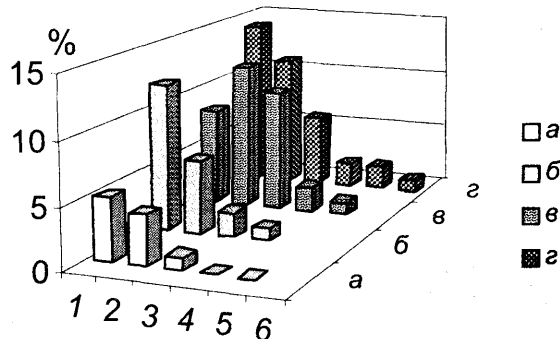


Рис. 1. Соотношение различных типов окраин и экотонов в долине р. Медведицы: а – прирусловодные границы в русле реки: 1 – терригенные окраины; 2 – реогенные окраины; 3 – терригенные гемиэкотоны; 4 – новые (физические) границы; 5 – экотоны; б – прирусловье: 1 – ивняковые и осокоревые окраины с одним ярусом; 2 – осокорево-кленовые окраины с двумя ярусами; 3 – осокорево-вязово-кленовые окраины с тремя ярусами; 4 – экотоны, образованные ивовыми и дроковыми ассоциациями; в – центральная пойма: 1 – дубовые и осокоревые окраины с одним ярусом; 2 – окраины вязовых, осокоревых, липовых дубрав, вязовых и кленовых осокорников с двумя ярусами; 3 – окраины вязово-кленовых, крапивно-ландышевых, ежевично-злаковых дубрав, вязово-кленовых осокорников с тремя ярусами; 4 – экотоны, образованные ивовыми и шиповниковыми ассоциациями; 5 – экотоны, образованные спирейными ассоциациями; г – надпойменные террасы: 1 – окраины сосновых посадок разного возраста, злаково-ландышевых березняков, ежевично-ландышевых дубрав, вейниковых осинников с одним ярусом; 2 – окраины сосновых посадок, вязово-крушиновых, кленово-осиновых дубрав, осиново-вязовых ольшаников с двумя ярусами; 3 – окраины сосновых посадок, вязово-осиновых, вязово-осокоревых дубрав с тремя ярусами; 4 – экотоны, образованные кленовыми и черемуховыми ассоциациями; 5 – экотоны, образованные шиповниковыми и спирейными ассоциациями; 6 – экотоны, образованные сосновыми и осиново-сосновыми ассоциациями

Ландшафтная структура долины р. Б. Узень имеет более простое строение. Пойма на всем протяжении русла отсутствует, берега реки представляют обрывы высотой до 4,5 м, местами поросших вязово-кленовым или вязово-крушиновым лесом. Надпойменные террасы нередко подходят вплотную к руслу реки. Экотоны, образованные кленовыми, крушиновы-

ми, шиповниковыми и спирейными ассоциациями, приурочены к меандрам реки.

Прибрежно-водные границы представлены большей частью экотонами, приуроченными к притеррасным водоемам в долине реки (рис. 2).

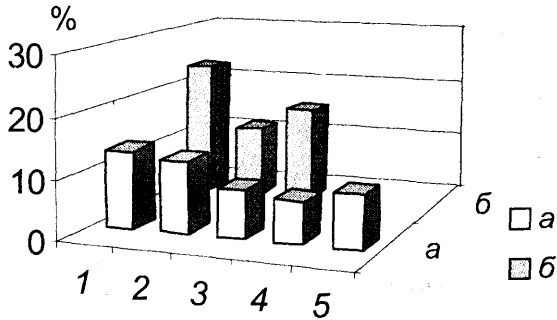


Рис. 2. Соотношение различных типов окраин и экотон в долине р. Б. Узень: а – прибрежно-водные внепойменные границы: 1 – горцово-камышовый экотон; 2 – рогозово-тростниковый экотон; 3 – камышово-рогозовый экотон; 4 – сусакотон; 5 – астагический осоковый экотон; б – наземные границы: 1 – окраины вязовников, кленовников и ивняков с одним ярусом; 2 – окраины кленово-крушиновых, кленово-жимолостевых вязовников и ивняков с двумя ярусами; 3 – кленовые, жимолостевые, жимолостево-шиповниковые, спирейные экотоны

Выявлено несколько типов использования границ наземными позвоночными животными: строительство логова, нор, гнезд или иных убежищ, сбор строительного материала; наличие индивидуального участка, который ольфакторно, визуально или акустически маркируется; наличие кладок или молодых животных; сбор корма взрослыми животными или выкармливание молодых; пересечение границ транзитом или остановка на непродолжительное время в период сезонных миграций. Для одних видов точность определения типа использования границ в полевых условиях сомнений не вызывала, для других (например, некоторых хищных млекопитающих, мигрирующих и уже приступивших к гнездованию птиц одного и того же вида) представляла большие трудности, что снижало достоверность исследований.

Среди амфибий наиболее равномерно заселяет терригенные и реогенные окраины в русле р. Медведица озерная лягушка. Ее наивысшая плотность отмечена в терригенных гемизкотонах и полных экотонах, что связано с лучшими условиями питания и укрытия от хищников. В новых границах, лишенных растительного покрова (например, осыпи обрывистых берегов), плотность вида минимальна. Во внепойменных экотонах р. Б. Узень видовой состав амфибий разнообразнее. Здесь встречаются личинки всех бесхвостых амфибий, обитающих

в регионе: озерной и остромордой лягушек, краснобрюхой жерлянки, обыкновенной чесночницы, зеленой жабы. Во взрослом состоянии в экотонах обитают краснобрюхая жерлянка и озерная лягушка.

Рептилии, постоянно использующие прибрежно-водные русловые границы и внепойменные экотоны, представлены в исследованных речных долинах одним видом: обыкновенным ужом. Краины разных типов часто посещаются гадюкой Никольского и прыткой ящерицей. Обилие последнего вида значительно повышается в период массового выхода из воды личинок стрекоз красотки блестящей, красотки-девушки, дедок обыкновенного и желтоногого.

Особенности сезонного пребывания птиц в окраинах и экотонах выявлены методом анализа главных компонент. Свыше 70% дисперсии исследуемых переменных объясняется действием первых трех независимых факторов (рис. 3). Первый из них (вес фактора 45.1%) интерпретируется как интенсивность использования границ отдельными видами, количественным соотношением различных типов активности птиц на границе. Второй фактор (20.7%) связан со сходством или различием сезонных особенностей связей изучаемых видов с границами. Третий фактор, доля которого в общей дисперсии невелика (13.0%), показывает, использует ли конкретный вид границу или нет.

В координатах первых двух факторов выделяются несколько компактных групп точек, соответствующих видам птиц, с разной интенсивностью использующих границы. В группу А входят, как правило, околородные и кустарниковые птицы. Большой веретенник, степная тиркушка, чибис, белошекая, белокрылая, малая и речная крачки используют астагический экотон, образованный осоковыми ассоциациями на временных внепойменных водоемах долины р. Б. Узень в летний период: эти виды строят здесь гнезда, выкармливают птенцов и кормятся сами. В период весенних и осенних миграций перечисленные виды в пределах экотона не отмечены. В послегнездовой период в экотонах, образованных на основе осоковых, сусакотонных и рогозово-тростниковых ассоциаций растительности, кормятся молодые птицы. Соловьиный сверчок, болотная и дроздовидная камышевки, камышевка-барсучок в летний период встречаются в экотонах, образованных рогозово-тростниковыми и камышово-рогозовыми ассоциациями растительности, где гнездятся и выкармливают птенцов. Камышевки обычны также в этих экотонах на пролете, а взрослые птенцы – и в послегнездовой период. Кустарниковые виды в экотонах, образованных спирейными и жимолостево-шиповниковыми ассоциациями, в двухъя-

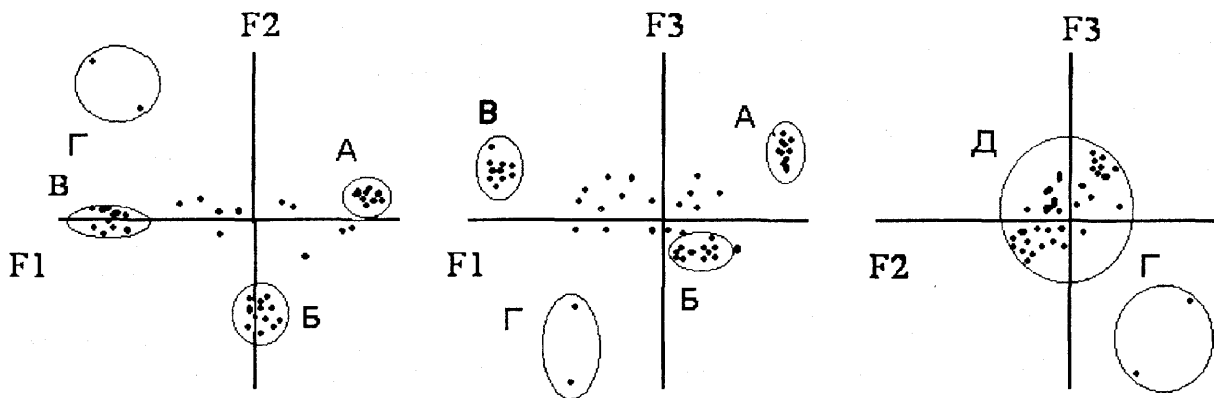


Рис. 3. Видовая структура птиц краевых экосистем в пространстве главных компонент (F_1 , F_2 , F_3): *А* — птицы, использующие краевые экосистемы в гнездовой период; *Б* — птицы, использующие краевые экосистемы в периоды весенних и осенних миграций и в гнездовой период; *В* — птицы, использующие краевые экосистемы в периоды весенних и осенних миграций; *Г* — залетные птицы, кормящиеся и отдыхающие в краевых экосистемах; *Д* — птицы, встречающиеся в краевых экосистемах в периоды весенних и осенних миграций, в гнездовой период и во время послегнездовых кочевок

русных окраинах кленово-жимолостевых вязовников долины р. Б. Узень представлены северной бормотушкой, ястребиной славкой и обыкновенным жуланом. Эти птицы не были отмечены в краевых местообитаниях на пролете, но регулярно здесь гнездятся, токуют и выводят птенцов. Северная бормотушка и ястребиная славка для токования используют обычно кусты жимолости татарской на окраине вязовников, а гнезда располагают в зарослях спиреи или шиповника. Абсолютные учеты при картировании гнездовых участков показали, что 87% пар бормотушки гнездятся в отчетливо выраженных экотонах, а 13% пар располагают гнезда в основании отдельно стоящих в поlynно-злаковой степи кустов шиповника или черныбыльника (отдельные структурные элементы границы, парцеллы). Ястребиные славки, напротив, чаще используют для размещения гнезда нижний ярус в окраинах (76% пар), а 18% пар приурочены к экотонам, образованным шиповниковыми ассоциациями. Немногие славки (6%) используют отдельно стоящие кусты жимолости татарской или сплошные заросли спиреи.

К *группе Б* относятся виды, тесно связанные с окраинами и экотонами не только во время гнездования, но и в периоды весенних и осенних миграций. Эта группа неоднородна по экологическим особенностям составляющих ее птиц. К водоплавающим и околоводным видам, использующим границы вода—суша долины р. Б. Узень, относятся: краквя, серая утка, чирок-трескунок, поручейник, травник, перевозчик, обыкновенный бекас, озерная чайка. Они гнездятся в астатических экотонах, образованных на основе осоковых рогозово-тростниковых, сусаковых, камышово-рогозо-

вых ассоциаций. Плотность гнездования уток напрямую зависит от густоты водной растительности: если в сусаковых ассоциациях она составляет 5.5 пар/га, то в рогозово-тростниковых — 10.3 пар/га. В осоковых ассоциациях гнездования уток не отмечено. Кулики, напротив, особенно многочисленны в осоковых ассоциациях астатического экотона, где не только гнездятся и выкармливают птенцов, но и токуют во время весенних миграций. Виды, гнездящиеся в кустарниках и на земле в границах биогеоценозов в долинах рек Медведицы и Б. Узень, представлены лесным коньком, желтой и белой трясогузками, серой славкой, славкой-завирушкой, обыкновенным соловьем, варакушкой, садовой, обыкновенной, желчной овсянками (последний вид только на р. Б. Узень). К видам, использующим для гнездования в граничных экосистемах кроны деревьев, относятся обыкновенная горлица, вяхирь, ворона, сорока. Наиболее тесно связаны с экотонами, образованными ивовыми, кленовыми, жимолостевыми, шиповниковыми и спирейными ассоциациями, славка серая, лесной конек, обыкновенная, садовая и желчная овсянки. Славка-завирушка, вяхирь, обыкновенная горлица, ворона чаще используют сложные двухъярусные окраины.

Группу В составляют виды, которые регулярно используют пограничные экосистемы только во время пролета: пеночка-весничка, пеночка теньковка, пеночка трещотка, серая мухоловка, мухоловка-пеструшка, обыкновенная горихвостка, деряба, вьюрок, кулик-воробей, чернозобик, белохвостый песочник. Наконец, в *группу Г* включаются залетные виды, которые иногда кормятся в прибрежных экотонах: белая цапля и большой баклан.



В пространстве первого и третьего фактора существенных изменений структуры распределения видов не обнаружено. Второй и третий факторы влияют на распределение всех видов лишь по двум группам: одна из них (группа Д) объединяет с разной степенью близости виды, использующие границы в периоды пролета и гнездящиеся здесь (виды групп А, Б, В в пространстве факторов F1 и F2, F1 и F3), а вторая (группа Г) – залетные виды.

Около 25% всех видов не относятся ни к одной из групп и не образуют компактных сгущений. У каждого из этих видов имеются определенные особенности сезонного использования границ. Например, птицы семейства Синицевые (буроголовая гаичка, лазоревка, большая синица) часто встречаются на границах биогеоценозов долин рек Медведицы и Б. Узенья во время весеннего и осеннего пролета, когда они добывают здесь корм, токуют, остаются в экотонах на ночевки. Летом лазоревки и большие синицы нередко находят в экотонах гнездовой материал, однако гнезд и гнездовых участков в пределах граничных экосистем зарегистрировано не было. При строительстве гнезд они избегают границы и поселяются только в ядре лесного биогеоценоза. Исключение составляет буроголовая гаичка, у которой границы гнездового участка могут совпадать с границей леса или хвойных посадок. Все синицы активно собирают в переходных зонах биогеоценозов корм для себя и птенцов, взрослые птенцы в послегнездовой период во время кочевок постоянно используют границы. Зяблик, щегол и зеленушка отмечались в экотонах центральной поймы и надпойменных террас реки Медведицы. Они обычны здесь в период весеннего пролета, токуют и кормятся. Гнезд этих птиц обнаружено не было, но активно маркируемые гнездовые участки нередко на границах дубрав, осокорников и сосновых посадок.

Млекопитающие, которые связаны с краевыми экосистемами, условно относятся к двум группам. Первая объединяет амфибионтных животных, которые обитают, размножаются и питаются преимущественно в окраинах и экотонах разных типов. В долине р. Медведицы обычными представителями этой группы являются ондатра, бобр, американская норка, а на некоторых участках поймы и европейская норка. Бобры и ондатры роют норы в терригенных окраинах и гемиэкотонах. Экотоны и терригенные окраины используются бобрами для создания запасов корма и его транспортировки. Кормовые столики ондатры нередко расположены в терригенных и реогенных окраинах и в немногочисленных экотонах. Среди граничных экосистем американская норка проявляет наибольшую актив-

ность в терригенных окраинах. Здесь среди поваленных деревьев, в прикорневых пустотах и заламах прибрежно-водной растительности она устраивает временные убежища, охотится, использует границы между биогеоценозами для маркировки своих индивидуальных участков. Европейская норка встречается в терригенных окраинах в глубине поймы: по берегам небольших стариц, ручьев, временных водотоков. В граничных экосистемах долины р. Б. Узень многочисленна ондатра. Ее норы обычны в терригенных окраинах русла реки, на новых границах по обваловкам оросительных каналов. Кормовые столики и жилые хатки ондатры приурочены к рогозово-тростниковым и камышово-рогозовым внепойменным экотонам. Американская норка использует граничные экосистемы во время охоты.

Вторая группа млекопитающих значительно разнообразнее в видовом отношении и экологически более разнокачественная. Результаты мечения на учетных площадках мелких мышевидных грызунов показали, что большинство особей избегают окраин и экотон. На периферию лесных биогеоценозов вытесняются, как правило, молодые животные, имеющие низкий ранг иерархии. Хищные млекопитающие (барсук, лесная и каменная куницы, ласка, горностай, обыкновенная лисица) используют структурные элементы границ во время мечения индивидуальных участков. Копытные животные (кабан, сибирская косуля, лось) чаще всего пересекают границы транзитом и, судя по изучению следов жизнедеятельности, выбирают маршруты таким образом, чтобы время пребывания в открытых ландшафтах было минимальным. Установлено, что лоси в зимнее время питаются в экотонах, образованных молодыми соснами по границам лесопосадок. Кабаны во время кормежки по границам леса и мезофитных лугов нарушают дернину и оставляют порои, которые на следующий год засеваются семенами клена татарского. Это приводит к формированию новых экотон.

Таким образом, границы биогеоценозов в долинах исследованных рек служат репродуктивными и кормовыми местообитаниями 95 видам позвоночных животных, что составляет около 22% региональной фауны. Особенности сезонной динамики использования окраин и экотон разными позвоночными проявляются в структуре их распределения по группам: выделяются виды, связанные с границами только в репродуктивный период, во время сезонных миграций или встречающиеся в них в течение всего бесснежного периода.

Работа выполнена при поддержке федеральной целевой программы «Интеграция» (проект Э3126).



Библиографический список

1. *Ермохин М.В.* Экологическая типология маргинальных структур биоценозов в пограничных зонах водосуха малых рек и водоемов речных долин // Вопросы биоценологии: Сб. науч. тр. Саратов, 1998. С. 71–79.
2. *Шляхтин Г.В., Голикова В.Л.* Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий: Учеб. пособие. Саратов, 1986.
3. *Равкин Ю. С.* К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
4. *Pinowski J., Williamson K.* Introductory informations of the 4th Meet. of the International Bird Census Committee // Acta Ornithol. 1974. V. 14, №6. P. 9–20.
5. *Tomialojc L.* The combined version of the mapping method // Bird census work and nature conservation / Ed. H. Oelke. Gottingen, 1980. P. 92–106.
6. *Теплов В. П.* Количественный учет выдры, соболя, куницы и мелких представителей семейства куньих // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных животных. М., 1952. С. 165–172.
7. *Ларина Н.И., Голикова В.А., Лебедева Л.А.* Учебное пособие по методике полевых исследований экологии наземных позвоночных. Саратов, 1981. С. 60–75.