

Значения индекса сапробности, позволяющие оценить уровень загрязнения озера органическими веществами, изменялись от 1,34 до 1,47, в среднем составляли  $1,4 \pm 0,01$ , вода в озере соответствует  $\alpha$ -олигосапробной зоне (чистая вода). Наибольшие значения наблюдались в мае и в конце августа.

Таким образом, в результате исследований, выявлено, что большинство структурных показателей зоопланктона оз. Глубокое соответствует мезотрофным водоемам. Это подтверждается результатами физико-химического анализа воды и продукционно-деструкционными характеристиками фитопланктона. Важную роль в поддержании доста-

точно высокого качества воды в водоеме играют планктонные фильтраторы. В процессе питания зоопланктон изымает в среднем 13% от образующегося органического вещества в озере, что составляет 31,2 т органического вещества за сезон, тем самым сообщество зоопланктона активно участвует в процессах самоочищения и формирования качества воды. Рекреационное использование озера и связанное с этим увеличению поступления биогенных элементов способствует повышению трофического статуса водоема, но благодаря процессам естественного самоочищения качество воды остается достаточно высоким.

### Литература

1. Авакян А.Б., Бойченко В.Б., Салтанкин В.П. Некоторые вопросы рекреационного использования водохранилищ // Водные ресурсы. – 1986. № 3. – С. 77-84.
2. Авакян А.Б., Бойченко В.К., Салтанкин В.П. Вода и рекреация // Человек и природа. – М.: Знание, 1987. – С. 15-70.
3. Андроникова И.Н. Количественная оценка участия зоопланктона в процессах самоочищения // Гидробиологические основы самоочищения вод. – Л., 1976. – С. 30-35.
4. Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. – СПб.: Наука, 1996. – 189 с.
5. Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. – Л.: Наука, 1983. – 150 с.
6. Бульон В.В. Первичная продукция и трофическая классификация водоемов // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. – СПб. Гидрометеоиздат. 1993. – С. 147-157.
7. Деревенская О.Ю. Структура сообществ зоопланктона карстовых озер Большой и Малый Яльчик // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II Междунар. науч. конф. 22-26 сент. 2003 г., Минск-Нарочь. – Минск: БГУ, 2003. – С. 428-431.
8. Иванова М.Б. Изменение трофической структуры мезозоопланктона бессточных озер при воздействии антропогенных факторов // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. – СПб, 1999. – С. 179-195.
9. Ланцова И.В., Григорьева И.Л., Тихомиров О.А. Водоохранилища как объект рекреационного использования. – Тверь: Изд-во Твер. гос. ун-та, 2003. – 160 с.
10. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. – Л., 1982, – 33 с.
11. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М., Наука, 1975. – 240 с.
12. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. – М., 1998. – 318 с.
13. Определение продукции популяций водных сообществ: Уч.-метод. пос. – Новосибирск: Наука, 2000. – 63 с.
14. Экологический паспорт городского водоема. Озеро Глубокое Кировского района г. Казани: Отчет о НИР/ Казанского государственного университета: Научн. руководитель Мингазова Н.М. – Казань, 2002. – 26 с.
15. Carlson R. A trophic state index for lakes // Limnology and Oceanography. – 1977. Vol. 22, N 2. – PP. 361-369.
16. Sladeczek V. System of water quality from biological point of view. Egetnisse der Limnologie. Heft. 7, 1973.

## Структурное разнообразие местообитаний и население птиц (на примере региона ГКПЗ «Свияжский»)

А.П. Галанина

Казанский государственный университет

Поступила в редакцию 21.03.2006 г.

Биологическое разнообразие – главный параметр эволюционного процесса, одновременно его итог и фактор, действующий по принципу обратной связи [5]. Поскольку птицы являются самой крупной группировкой наземных позвоночных, то их вклад в биоразнообразие экосистем весьма значителен. И рассмотрение вопросов о факторах, определяющих их видовое разнообразие весьма актуально. В настоящее время в большом количестве работ отмечена связь видового богатства птиц с

усложненной структурой ландшафта. Однако связи, выявленные предшествующими исследованиями, редко подтверждались статистически. Динамика же этих зависимостей совершенно не рассматривалась. Но следует подчеркнуть, что территориальное размещение и определяющие его закономерности – это, пожалуй, один из наиболее важных экологических аспектов жизни птиц, без анализа временной динамики которого немислимы ни охрана, ни практическое использование птиц, ни

оценка их роли и значимости в экосистеме.

### Материал и методы исследований

Сезонная динамика населения птиц изучались на выбранном ключевом участке в районе Государственного природного комплексного заказника «Свияжский». Общая площадь, охваченная исследованиями, составила около 100 км<sup>2</sup>, а протяженность маршрутных учетов превысила 830 км. Материал собран в период с мая по сентябрь 2004 г. По нему вычислялась плотность населения птиц, и уже на основании этого выделялись сезонные аспекты населения. Исследованы 8 типов местообитаний: открытые ландшафты, как прибрежные, так и удаленные от берега, облесенные берега, мозаичные местообитания, включающие малую реку, старицу или участок р. Свияга в узкой части ее русла и прилегающие ландшафты, междуречья, полезащитные лесополосы, леса, опушки и участки затопленной поймы. Всего обследован 41 территориальный выдел. Маршрутные учеты птиц проводились без ограничения ширины трансекты. За это время в каждом ландшафте регистрировались все птицы, независимо от расстояния до них, с последующим пересчетом полученных данных на площадь по среднегрупповым дальностям обнаружения [3]. Для птиц, отмеченных летящими, вносились поправки на среднюю скорость их перемещения [4].

Учеты птиц проводились 2 раза в месяц на постоянных, но не строго фиксированных, маршрутах (в тексте, в таблице и на рисунках первая и вторая половина месяца обозначены соответственно как I и II).

Для оценки видового разнообразия птиц использован индекс Шеннона-Уиввера:

$$H' = \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i,$$

где  $p_i = n_i/N$ , где  $n_i$  – численность  $i$  – го вида ( $i = 1, 2, \dots, S$ ),  $N$  – суммарная численность всех видов,  $S$  – число видов в сообществе.

Для оценки выравненности структуры доминирования использован соответствующий индекс доминирования Бергера-Паркера:

$$d = N_{\max}/N,$$

где  $N_{\max}$  – численность наиболее часто встречающегося вида, а  $N$  – общая численность всех видов. Степени сходства – различия между вариантами населения птиц разных временных промежутков в одном ландшафте оценивались с помощью индекса разницы разнообразий Мак Артура:

$$H_{diff} = H_1 - \frac{H_1 + H_2}{2},$$

$$H_i = - \sum_{i=1}^S \frac{p_{i1} + p_{i2}}{2} \ln \frac{p_{i1} + p_{i2}}{2},$$

где  $H_1$  – индекс Шеннона-Уиввера в выборке 1, а  $H_2$  – индекс Шеннона-Уиввера в выборке 2; формула для вычисления  $p_i$  приведена выше [1].

Для получения сопоставимых значений нами предложена модификация данного коэффициента.

$$H_{diff} \% = \frac{H_1}{(H_1 + H_2) / 2} \times 100 \% .$$

Средние арифметические значения индексов Мак-Артура, определяющих временные изменения населения птиц каждого ландшафта, являлись показателями постоянства птичьих сообществ во времени ( $P_{H_{diff}\%}$ ).

Индекс Мак-Артура служил и для определения степени сходства-различия разных ландшафтов в один промежуток времени. Показателем, позволяющим охарактеризовать ряд группировок по степени их специфичности в один временной промежуток, может служить сумма коэффициентов по каждому из сравниваемых выделов [6]. Для получения сопоставимых значений вместо суммы использовалась средняя арифметическая величина индекса ( $I_{H_{diff}\%}$  – индекс специфичности от индекса Мак-Артура).

При описании различных ландшафтов использовалась разработанная нами шкала бонитировки. В последнюю были включены следующие признаки: обводненность территории, степень лесистости и закустаренности, количество видов древесной и кустарниковой растительности, наличие холмов и оврагов. После оценки биотопа по шкале вычислялся индекс структурного разнообразия по Брийуэну:

$$H_{str} = -1/M \times \ln \frac{m_{i1}! \times m_{i2}! \times \dots \times m_{is}!}{M!},$$

где  $m$  – численное значение признака  $i$ ,  $M$  – общее численное значение,  $s$  – число признаков [1].

Для оценки характера и степени влияния структурного разнообразия местообитания на структуру птичьего сообщества вычислялся коэффициент корреляции. Достоверность последнего оценивалась  $t$ -критерием Стьюдента [2].

Определялось влияние структурного разнообразия ландшафта ( $H_{str}$ ) на перечисленные выше индексы и коэффициенты. Все приведенные ниже величины коррелированы с уровнем значимости  $\alpha=5\%$  или  $1\%$ , если  $t_{\phi}$  было меньше  $t_{st}$ , то коэффициент корреляции ( $r$ ) приравнялся к нулю.

### Результаты исследований и обсуждение

Как видно из рис. 1, между показателем видового разнообразия (индекс Шеннона) и структурным разнообразием ландшафта (коэффициент Брийуэна) на протяжении всего периода исследований существует средняя (а иногда и высокая) положительная связь.

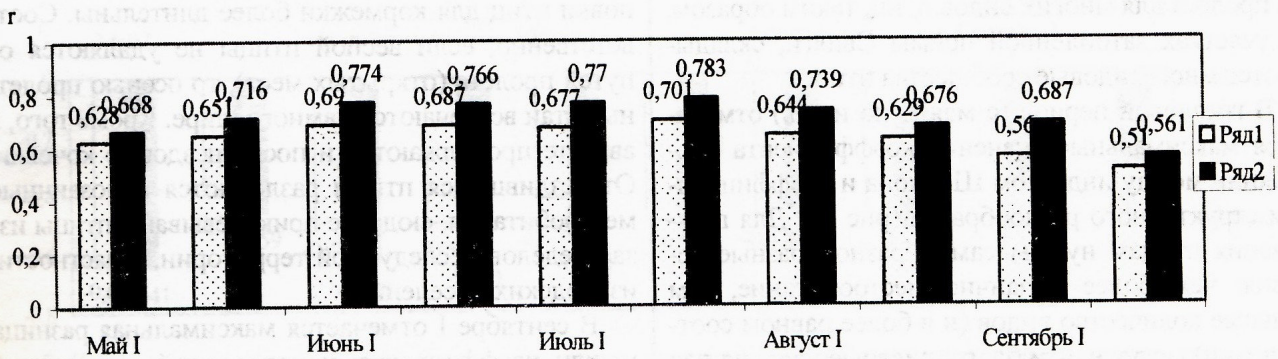


Рис. 1. Коэффициент корреляции (r) между значениями индекса Шеннона и коэффициентом структурного разнообразия с мая по сентябрь 2004 г. (ряд 1 – учитываются все биотопы (n=41), ряд 2 – исключены участки затопленной поймы Свяги (n=38))

В ряду 2 диаграммы приведены значения коэффициента корреляции при условии, что из выборки исключены сообщества птиц, заселяющих участки затопленной поймы р. Свяга. Данные ландшафты отличаются достаточно высоким структурным разнообразием, поскольку здесь много островов, зарастающих древесной растительностью. Однако эти острова, как правило, удалены от берега и, соответственно, от мест сбора корма. Кроме того, даже при незначительном подъеме уровня воды, они затапливаются. Именно поэтому большинство воробьиных птиц (а именно эти виды в силу своей массовости вносят наибольший вклад в видовое разнообразие) избегают мелких островов, расположенных на затопленной

пойме. Рассматривая все вышеизложенное, становится ясно, почему сообщества птиц, заселяющие участки затопленной поймы, никогда не отличаются высоким видовым разнообразием. Птицы просто не могут воспользоваться структурным разнообразием этих ландшафтов.

Из таблицы видно, что аналогичная ситуация складывается и с видовым богатством. Правда, в данном случае отличие коэффициентов корреляций при разных объемах выборок оказывается не столь значительным. Последнее связано с тем, что водные биотопы посещаются достаточно большим количеством видов, но лишь небольшая их часть имеет достаточно большую плотность населения, чтобы внести свой вклад в видовое разнообразие.

Таблица  
Изменения коэффициента корреляции (r) между количеством видов птиц и коэффициентом структурного разнообразия с мая по сентябрь 2004 г. (при n=41 учитываются все биотопы, при n=38 исключены участки затопленной поймы Свяги)

	Май I	Май II	Июнь I	Июнь II	Июль I	Июль II	Август I	Август II	Сент I	Сент II
n=41	0,524	0,641	0,666	0,674	0,683	0,647	0,599	0,57	0,644	0,528
n=38	0,553	0,68	0,699	0,712	0,726	0,684	0,638	0,595	0,69	0,539

Сравнивая значения коэффициентов корреляций по индексу Шеннона и количеству видов, становится ясно, что наибольшее влияние структурное разнообразие ландшафта оказывает на видовое разнообразие птиц. Действительно, если местообитание может предоставить разнообразные условия, то в нем может поселиться большое количество видов, кроме того, сообщество птиц будет выровненным, и никакие виды не смогут занять доминирующие позиции. Именно при таких условиях складывается высокое видовое разнообразие. А в ландшафты с невысоким структурным разнообразием хоть и может залетать достаточно большое количество видов птиц, но лишь некоторые из них имеют здесь настолько высокую плотность населения, чтобы внести ощутимый вклад в видовое разнообразие.

Динамика связи между видовым разнообразием птиц и структурным разнообразием ландшафта определяется сезонными явлениями в жизни птиц:

пролет, гнездование, послегнездовые кочевки и отлет. В мае I отмечается средняя связь между индексом Шеннона и коэффициентом структурного разнообразия (рис. 1). Это связано с тем, что в начале мая через исследуемую территорию идет пролет. Многие виды птиц при этом летят через открытые ландшафты, которые не отличаются высоким структурным разнообразием, хотя все же наиболее привлекательны мозаичные местообитания. Но именно в периоды пролета для сообществ птиц лугов и полей характерны достаточно высокие значения видового разнообразия, порой сравнимые с лесными сообществами. Таким образом, поскольку в ландшафтах с невысоким структурным разнообразием отмечается сравнительно высокое видовое разнообразие птиц, то это, естественно, снижает рассматриваемую связь. Кроме того, и разница между коэффициентами корреляции при разных объемах выборки незначительна. Это объясняется тем, что водные биотопы являются путя-

ми пролета для многих видов птиц, таким образом, на участках затопленной поймы Свяяги, складываются многовидовые сообщества птиц.

В гнездовой период (с мая II по июль) отмечаются максимальные значения коэффициента корреляции между индексом Шеннона и коэффициентом структурного разнообразия (рис. 1). Для гнездования птицам нужны самые разнообразные условия: чем более мозаично местообитание, тем большее количество видов (и в более равном соотношении) могут найти благоприятные условия для размножения. Поэтому в этот период структурное разнообразие ландшафта является лимитирующим фактором, определяющим структуру птичьего сообщества. Также в это время отмечается наибольшая разница между коэффициентами корреляции при разных объемах выборки. На участках затопленной поймы гнездится незначительное количество птиц, хотя все условия для этого есть. Для видов, гнездящихся на деревьях, эти ландшафты чересчур открытые. А гнезда, построенные на земле или на кустарниках, часто затапливаются. Поэтому виды, строящие свои гнезда низко, также избегают островов. В это время здесь появляются в основном виды-посетители, а также летующие особи чаек, крачек и уток. Таким образом, в гнездовой период сообщества птиц затопленной поймы отличаются наименьшим видовым разнообразием, что, соответственно, снижает значения коэффициента корреляции, если рассматривается вся выборка.

В июле II отмечались максимальные значения коэффициента корреляции между индексом Шеннона и коэффициентом Брайуэна (рис. 1). Конец июля – период послегнездовой дисперсии птиц. При этом, согласно нашим наблюдениям, часть птицы покидает регион исследования, другие же особи отлетают недалеко от гнездовых биотопов, отдавая предпочтение опушечным и мозаичным ландшафтам. Таким образом, в районах с максимальным структурным разнообразием отмечались наибольшие значения видового разнообразия, а в биотопах с минимальным (именно из них в первую очередь и откочевывают птицы) – наименьшие.

В августе начинается осенний пролет птиц. При этом связь между видовым разнообразием птиц и структурным разнообразием ландшафта ослабевает (рис. 1). Причины, по которым в период пролета отмечается средняя связь, изложены выше, в описании весеннего пролета. Хотя осенью все же значения коэффициента корреляции больше, поскольку привлекательность мозаичных биотопов и для пролетных видов птиц по-прежнему высока. Этим отличается весенний и осенний пролеты. Если в первом случае птицы летят транзитом, останавливаясь очень ненадолго, то во втором случае оста-

новки птиц для кормежки более длительны. Соответственно, если весной птицы не удаляются от путей пролета (открытых мест), то осенью пролетные стаи встречаются намного шире. Кроме того, в августе продолжают и послегнездовые кочевки. Отгнездившиеся птицы разлетаются в мозаичные местообитания, сюда же прикочевывают птицы из за пределов исследуемой территории, в частности, из людских поселений.

В сентябре I отмечается максимальная разница между коэффициентами корреляций при разных объемах выборки (рис. 1, таблица). Это связано с тем, что пролетные сообщества птиц акватории Свяжского залива отличаются небольшой выравненностью: даже при достаточно большом количестве видов, лишь некоторые из них образуют большие скопления. Именно в это время в водных сообществах появляются абсолютные доминанты – кряквы или озерная чайка. Как уже упоминалось, на затопленной пойме все же отмечается значительное видовое богатство, поэтому при рассмотрении связи между количеством видов и структурным разнообразием разница коэффициентов корреляции невелика (таблица).

Ослабление связи между видовым разнообразием птиц и структурным разнообразием местообитаний в конце сентября (рис. 1) объясняется тем, что пролет в это время идет на спад. При этом уже нигде не отмечается большого количества видов. Другими словами значения индекса Шеннона в сообществах птиц разных территориальных выделов разнятся незначительно. И даже при условии высокого структурного разнообразия ландшафта, в нем не может поселиться большого количества птиц, поскольку многие виды уже улетели.

Поскольку видовое разнообразие отчасти является производной от количества видов, то при рассмотрении динамики связи видового богатства со структурным разнообразием ландшафта складывается ситуация, сходная с изложенной выше.

Как видно из рис. 2, чем выше структурное разнообразие ландшафта, тем более выровненная структура доминирования складывается в заселяющем его сообществе птиц. При этом вновь значительно разнятся коэффициенты корреляции при различных объемах выборки. Как уже упоминалось, в сообществах птиц, заселяющих затопленную пойму Свяяги, часто отмечаются скопления, т.е. какой-то один вид имеет высокую долю участия. Именно поэтому, хотя данные местообитания и отличаются достаточно высоким структурным разнообразием, но значения индекса Бергера-Паркера здесь всегда велики. Поэтому исключение из выборки данных биотопов вызывает увеличение коэффициента корреляции.

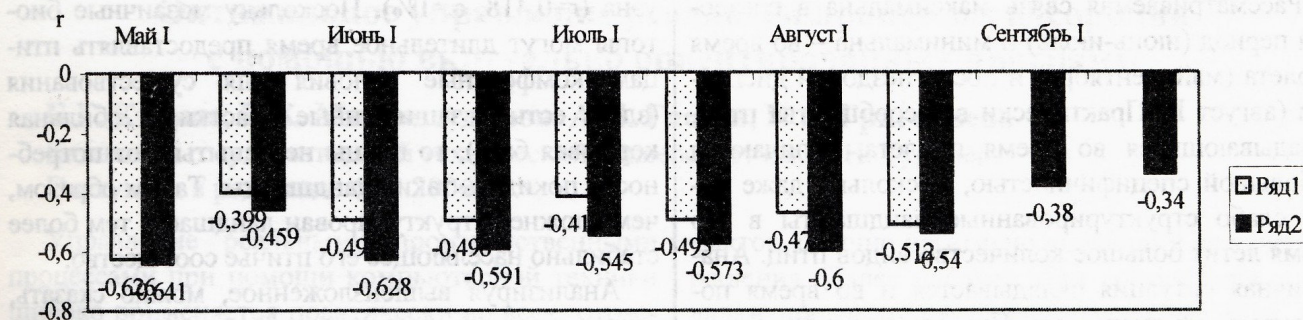


Рис. 2. Коэффициент корреляции ( $r$ ) между значениями индекса Бергера-Паркера и коэффициентом структурного разнообразия с мая по сентябрь 2004 г. (ряд 1 – учитываются все биотопы ( $n=41$ ), ряд 2 – исключены участки затопленной поймы Свияги ( $n=38$ ))

В мае I отмечается максимальная связь между выравненностью структуры доминирования сообществ птиц и структурным разнообразием ландшафта. Как уже упоминалось, в это время заканчивается весенний пролет. При этом наибольшие скопления птиц, и, соответственно, максимальные значения индекса Бергера-Паркера отмечались на путях пролета: в открытых, водных и некоторых околородных местообитаниях, отличающихся невысоким структурным разнообразием. В мозаичных же биотопах, напротив, отмечались выровненные сообщества: здесь практически сложилось гнездовое население. В мае II рассматриваемая связь ослабевает, поскольку ландшафты с низким структурным разнообразием начинают заселять гнездящиеся здесь виды птиц, однако при этом они еще не образуют значительных скоплений. В июне-июле данная связь вновь усиливается. В разных ландшафтах складывается характерное гнездовое население. При этом в открытых биотопах преобладают определенные виды: в полях – полевой жаворонок, в лугах – луговой чекан и обыкновенная овсянка, в прибрежье – варакушка. В мозаичных биотопах структура доминирования отличается высокой выравненностью, так как здесь гнездится большое количество видов птиц. Вплоть до августа значения коэффициента практически не изменяются. Это связано с тем, что в это время в сложно структурированных ландшафтах редко отмечались

значительные скопления птиц, сообщества здесь всегда были многовидовыми и выровненными. В сентябре рассматриваемая связь исчезает, если рассматривать всю выборку, и становится слабой, если рассматривать лишь легко доступные для птиц ландшафты. В этот месяц везде появляются стаи птиц – и в открытых, и в мозаичных местообитаниях. Поэтому рассматриваемая связь практически нивелируется.

Помимо вышеизложенного, отмечена также положительная связь между значениями индекса специфичности и коэффициентом Брайуэна (рис. 3). Это значит, что, чем сложнее структурировано местообитание, тем менее специфично населяющее его птичье население. Мозаичные ландшафты включают в себя разнообразные станции: озера, поляны, рощи. Соответственно, его заселяют птицы различных экологических групп. Поэтому население птиц таких участков оказывается похожим на население всех других биотопов. Напротив, в слабо структурированных ландшафтах способно поселиться небольшое число видов птиц. Следовательно, меньшее число видов будет встречаться всюду. Уменьшение значений коэффициента корреляции при включении в выборку сообществ птиц, заселяющих водные биотопы, объясняется тем, что они всегда отличаются высокой специфичностью в силу специфики условий данных ландшафтов.

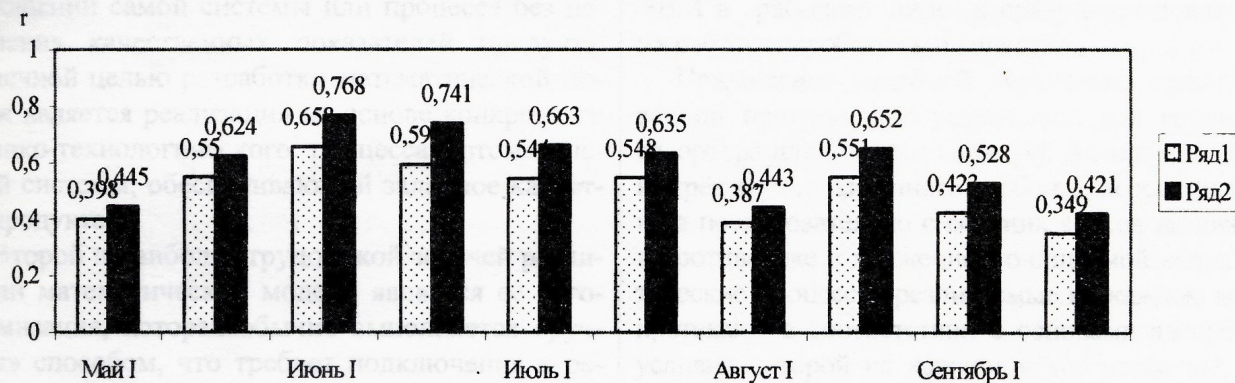


Рис. 3. Коэффициент корреляции ( $r$ ) между значениями индекса специфичности и коэффициентом структурного разнообразия с мая по сентябрь 2004 г. (ряд 1 – учитываются все биотопы ( $n=41$ ), ряд 2 – исключены участки затопленной поймы Свияги ( $n=38$ ))

Рассматриваемая связь максимальна в гнездовой период (июнь-июль) и минимальна – во время пролета (май, сентябрь) и послегнездовой дисперсии (август I). Практически все сообщества птиц, складывающиеся во время пролета, отличаются небольшой специфичностью, поскольку даже через слабо структурированные ландшафты в это время летит большое количество видов птиц. Аналогичная ситуация складывается и во время послегнездовой дисперсии. При этом многие птицы (ранее встречавшиеся, например, только в лесных участках) откочевывают в открытые и околородные ландшафты, за счет чего уменьшается специфичность здешних сообществ птиц. Усиление рассматриваемой связи в августе II объясняется тем, что в начале пролета через различные ландшафты летят разные виды птиц. Собственно, ситуация похожа на таковую в гнездовой период. Разница лишь в том, что птицы выбирают не гнездовые биотопы, а места для остановок во время пролета.

Существует также слабая положительная связь между показателями постоянства птичьих сообществ во времени ( $P_{\text{Hdiff}\%}$ ) и коэффициентом Брай-

уэна ( $r=0,418$ ,  $\alpha=1\%$ ). Поскольку мозаичные биотопы могут длительное время предоставлять птицам комфортные условия для существования (здесь есть и защищенные участки, и обильная кормовая база), то птицы не испытывают потребность покидать такие ландшафты. Таким образом, чем сложнее структурирован ландшафт, тем более стабильно населяющее его птичье сообщество.

Анализируя вышеизложенное, можно сказать, что связь между параметрами населения птиц и структурным разнообразием ландшафтов весьма динамична, однако она всегда присутствует. Кроме того, выявляя данные связи, следует всегда помнить о специфике включаемых в выборку ландшафтов. По возможности следует исключать из нее те местообитания, структурное разнообразие которых в силу тех или иных причин недоступно птицам. С уверенностью можно утверждать, что сохранение структурного разнообразия ландшафтов района Свяжского залива приведет к большому видовому богатству птиц, особенно в гнездовой период, а также к стабильности сообществ птиц во времени.

#### Литература

1. Клаустницер Б. Экология городской фауны. – М., Мир, 1990. – 246 с.
2. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
3. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. – С. 66-75.
4. Равкин Ю.С., Доброхотов Б. П. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М., 1963. – С. 130-136.
5. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. – 1991. Т. 3. Вып. 4. – С. 499-507.
6. Чернов Ю.И. О некоторых индексах, применяемых при анализе структуры животного населения суши // Зоол. журн. – 1971. Т. 50, вып. 7. – С. 1079-1093.