# СОДЕРЖАНИЕ

**Номер 1, 2021**


Возможности использования данных глобального портала о биоразнообразии GBIF в экологических исследованиях

*Н. В. Иванова, М. П. Шашков* 3

Симбиотическая азотфиксация бобовыми растениями альпийских экосистем: вегетационный эксперимент

*М. И. Макаров, В. Г. Онипченко, Т. И. Малышева, А. Г. Зуев, А. В. Тиунов* 12

Ксерофитизация флоры и растительности северной части Волго-Ахтубинской поймы

*А. В. Чувашов, В. Б. Голуб* 21

Физиолого-биохимические детерминанты адаптивных стратегий галофитов

*О. А. Розенцвет, В. Н. Нестеров, А. А. Кособрюхов, Е. С. Богданова, Г. С. Розенберг* 31

Динамика состава зоопланктона нижнего течения реки Северная Двина и некоторые факторы, определяющие его численность

*Е. Н. Имант, А. П. Новоселов* 40

Популяционные циклы и синдром Читти

*И. А. Кшнясев, Ю. А. Давыдова* 51

Сообщества почвенных беспозвоночных вблизи выхода сероводородных источников Иска-Шор в заказнике “Адак” (Республика Коми)

*А. А. Таскаева, Т. Н. Конакова, А. А. Колесникова, А. А. Кудрин, Г. Л. Накул* 58

Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие

*С. В. Мухачева* 66


## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ


Внесезонная откладка яиц у закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa* (Reptilia: Serpentes: Viperidae) – это спермоадаптация или эмбриоадаптация?

*Т. М. Искендеров* 77

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 3–11

УДК 574.9:004.6

# ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДАННЫХ ГЛОБАЛЬНОГО ПОРТАЛА О БИОРАЗНООБРАЗИИ GBIF В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

**© 2021 г. Н. В. Иванова[a, *], М. П. Шашков[a, b]**

[a] *Институт математических проблем биологии — филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Россия 142290 г. Пущино, ул. проф. Виткевича, 1*

[b] *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – ФИЦ ПНЦБИ РАН, Россия 142290 г. Пущино, ул. Институтская, 2*

**e-mail: Natalya.dryomys@gmail.com*

Поступила в редакцию 14.04.2020 г.
После доработки 23.05.2020 г.
Принята к публикации 04.06.2020 г.

Глобальный портал GBIF является крупнейшим источником открытых научных данных о биоразнообразии России – на май 2020 г. стало доступно >4.3 млн записей о находках видов, среди них наиболее многочисленны сведения о находках сосудистых растений (>1.9 млн) и встречах птиц (>900 тыс.). Репрезентативность данных для остальных таксономических групп и большинства регионов страны пока остается низкой, хотя объем доступной информации продолжает увеличиваться за счет мобилизации данных научных коллекций и личных архивов исследователей, а также систем любительских наблюдений iNaturalist и eBird. Доступные через GBIF сведения представляют большой интерес для экологов, работающих с методами моделирования пространственного распространения видов. Однако существующие пробелы в данных для территории России ограничивают возможности их повторного использования, а для получения корректных результатов необходимо привлечение дополнительных источников информации.

*Ключевые слова:* информатика биоразнообразия, FAIR-данные, GBIF, анализ объединенных данных

**DOI:** 10.31857/S0367059721010066

Развитие информационных технологий привело к появлению нового подхода в проведении научных исследований, в рамках которого решение прикладных и фундаментальных задач основано не на результатах новых наблюдений или экспериментов, а на анализе массивов ранее собранных данных, полученных из разных источников. Это позволяет не только проводить исследования макрорегионального и глобального охвата, но и повышает их эффективность за счет повторного использования данных [1]. В области биологического разнообразия существует множество глобальных и региональных проектов, обобщающих сведения о распространении видов и предоставляющих к ним открытый доступ [2–6]. В России инициативы, направленные на обобщение и/или анализ объединенных данных, пока единичны [7], хотя в последние годы объем открытых данных о биоразнообразии значительно возрос [8], преимущественно в результате оцифровки отечественных научных биологических коллекций [9–11].

В настоящей работе описаны возможности использования данных глобального портала GBIF в экологических исследованиях с учетом представленности информации для территории РФ.

## МИРОВЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ОБЛАСТИ УПРАВЛЕНИЯ ЦИФРОВЫМИ ДАННЫМИ О БИОРАЗНООБРАЗИИ

По мере развития информационных технологий и накопления опыта работы с цифровыми данными о биоразнообразии в научной среде формируется представление о том, что исходные полевые данные сами по себе являются научным продуктом. Будучи собранными один раз, они должны быть многократно использованы для анализа в составе объединенных массивов. В рамках этого подхода широкое развитие получила FAIR-концепция [12], согласно которой массивы данных должны быть легко обнаружимыми через Интернет (Findable), доступными для исследователей (Accessible), совместимыми (Interoperable) друг с другом и используемыми многократно (Reusable). FAIR-концепция предполагает, что данные необходимо хранить в надежных репозиториях, в

**Таблица 1.** Крупнейшие международные ресурсы о биоразнообразии (данные по состоянию на 02.05.2020 г.)

| Информационная система | Общее число записей | Из них для территории России | Экспорт данных в GBIF |
|---|---|---|---|
| GBIF https://www.gbif.org | 1410467770 | 4328442 | |
| iDigBio — портал цифровых научных коллекций https://www.idigbio.org | 121428342 | 171310 | Да |
| eBird — сеть любительских наблюдений за птицами https://ebird.org | 561852542 | 171034 | Да |
| OBIS — информационная система о распространении морских видов https://obis.org | 58920363 | 57344 | Да |
| Сеть любительских наблюдений iNaturalist https://www.inaturalist.org | 36418528 | 623050 | Да |
| VertNet — информационная система о позвоночных животных http://www.vertnet.org | 21580767 | 17989 | Нет |
| Canadensys — информационная система о канадских биологических коллекциях https://community.canadensys.net | 5816085 | 4499 | Да |
| Edaphobase — почвенно-зоологическая информационная система https://portal.edaphobase.org | 373877 | 1383 | Да |

формате, понятном не только компьютеру, но и человеку, однозначно указывать их авторов и правила повторного использования (лицензию).

Разработка стандартов, методов и инструментов для оцифровки, хранения и управления данными о биоразнообразии является динамично развивающейся областью мировой науки [13, 14], получившей название “информатика биоразнообразия” (Biodiversity informatics) [15]. Одна из ключевых задач, решаемых в этом направлении, — мобилизация накопленных данных о биоразнообразии, т.е. обеспечение свободного доступа к ним через сеть Интернет.

Крупнейшим ресурсом, предоставляющим доступ к открытым интегрированным данным о находках биологических видов, сегодня является Глобальный портал о биоразнообразии GBIF.org (Global Biodiversity Information Facility) [3, 14, 16]: в мае 2020 г. было доступно >1.4 млрд. записей о находках >4.5 млн видов, организованных в >52 тыс. наборов данных. GBIF — это распределенная инфраструктура, состоящая из сети взаимосвязанных национальных “узлов” (national nodes) стран-участниц и таких крупных международных сообществ, как Европейское агентство по окружающей среде (European Environment Agency), рабочая группа Сохранение флоры и фауны Арктики (Conservation of Arctic Flora and Fauna, CAFF) и др. Благодаря использованию общих стандартов представления данных, портал GBIF индексирует содержимое многих тематических информационных систем (табл. 1).

Через портал GBIF для повторного использования доступны метаданные (структурированные описания) наборов данных (resource metadata), таксономические списки для определенных территорий или групп организмов (checklist data), данные о находках видов (occurrence data), а также данные описаний, учетов или сборов, выполненных на пробных площадях, маршрутах или трансектах (sampling-event data). Интерес для экологов представляют прежде всего сведения о находках видов, имеющие точные географические координаты, содержащиеся в occurrence и sampling-event наборах данных. Сведения о методах проведения исследований и оценке обилия видов, обнаруженных на учетных площадях (маршрутах, трансектах), доступны только в sampling-event наборах данных, содержащих первичные сведения каждого учета как единого целого, что открывает возможности для последующего сопоставления результатов, полученных одинаковыми методами на разных территориях и/или в разное время. Сегодня sampling-event данные еще мало востребованы для комплексного повторного анализа. Как правило, исследователи используют только сведения о точках находок видов, учтенных в сборах или описаниях. На наш взгляд, это связано с тем, что sampling-event формат представления данных в GBIF появился всего несколько лет назад, и объем опубликованной информации (всего чуть

менее 1.5 тыс. наборов данных, или ~3% от их общего числа) пока не позволяет проводить корректные сопоставления результатов. Например, набор данных о растительности Дании [20] содержит 675000 геоботанических описаний, выполненных с 1868 г. по 2017 г. С момента его публикации в GBIF эти данные использованы в 106 научных статьях, посвященных в основном анализу экологических особенностей отдельных видов.

Открытая публикация первичных данных в GBIF способствует повышению эффективности научных исследований, создавая условия для оптимизации анализа и оценки качества данных, делает возможным проверку и оценку результатов исследований, тем самым противодействуя фальсификациям. Правила использования всех опубликованных данных однозначно описываются лицензиями Creative Commons. Каждому опубликованному в GBIF набору данных присваивается уникальный идентификатор цифрового объекта — DOI (Digital Object Identifier), что позволяет защитить результаты интеллектуальной деятельности авторов.

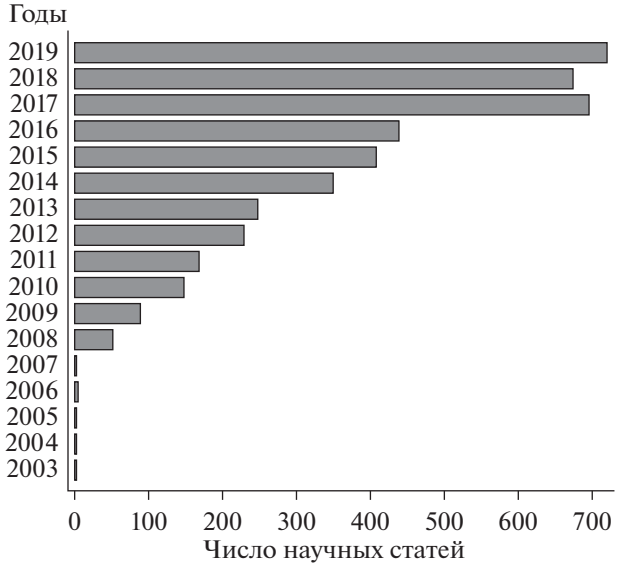



**Рис. 1.** Число научных статей, основанных на анализе данных, полученных через портал GBIF, опубликованных в рецензируемых журналах. По данным [20] и портала GBIF.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ПОРТАЛА GBIF В НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Согласно статистике глобального портала, с 2003 г. в рецензируемых научных журналах вышло 4429 статей, содержащих результаты анализа объединенных данных, полученных через GBIF, и число таких публикаций возрастает с каждым годом (рис. 1). Начиная с 2017 г. каждый день в мире выходит в среднем 2 научные статьи, основанные на анализе данных GBIF. Ежегодно Секретариат GBIF публикует обзоры, в которых представлены наиболее значимые статьи.

Нами проанализированы публикации из обзоров 2017–2019 гг. (всего более 240 статей) [18–20]. Обнаружено, что в работах экологической тематики данные GBIF чаще всего используются для моделирования пространственного распространения отдельных видов или групп видов. Современные модели позволяют учитывать не только абиотические факторы, но и конкуренцию между видами, а также комплекс других биотических взаимодействий, что делает их мощным инструментом анализа экологических данных [21 и цитируемые работы]. Сведения портала GBIF позволяют проводить такие исследования не только на региональном, но и глобальном уровнях благодаря большому объему доступных данных о точках находок видов. Например, D. Righetti et al. [22] построены глобальные модели видового разнообразия сообществ фитопланктона, учитывающие влияние температуры и некоторых других абиотических факторов. Основой исследования стали 1056363 записи о находках 1298 видов, полученных из открытых источников, в т.ч. портала GBIF и информационной системы OBIS [2].

Построение моделей распространения видов на основе данных GBIF позволяет решать актуальные задачи в различных областях экологической науки. Важным направлением является оценка влияния глобальных изменений климата на распространение видов. Так, M.K. Dyderski et al. [23] с использованием более 1.8 млн записей GBIF построены модели распространения 12 европейских видов деревьев при разных сценариях изменения климата и выделены виды, ареалы которых могут значительно сократиться. B.R. Ribeiro et al. [24] разработали стратегию сохранения млекопитающих в бассейне р. Амазонка с учетом изменений климата. На основе данных GBIF ими построены модели экологических ниш 256 видов и выявлены территории с высоким и низким рисками исчезновения целевых видов.

GBIF является важным источником данных для модельного изучения факторов, способствующих расселению инвазивных видов. Например, C.S. Jarnevich et al. [25] исследованы факторы, влияющие на распространение инвазивного злака *Cenchrus ciliaris* L. в глобальном масштабе и в региональном — в национальном парке Сагуаро (Аризона, США). Выяснено, что глобальное распространение в большей степени лимитируется зимними температурами, в то время как на локальном уровне более важен фактор крутизны склона. L. Cardador и T.M. Blackburn [26] по данным GBIF построены модели распространения 776 чужеродных видов птиц и показано, что бли-

зость населенных пунктов является важным стимулом расширения их ареалов.

Особенно актуальна сегодня практическая задача в области экологии человека, которую позволяют решить данные GBIF, — это оценка рисков распространения опасных заболеваний на основе модельных прогнозов ареалов их переносчиков. Например, C.L. Moyes et al. [27] показано, что риски заражения малярией в Малайзии выше в районах с интенсивным лесопользованием. D.M. Pigott et al. [28] на основе модельной оценки распространения переносчиков лихорадки Эбола в Западной Африке выделили страны, наиболее подверженные риску заражения.

Очевидно, что все эти исследования были бы невозможны без использования объединенных данных портала GBIF. В то же время надежность полученных результатов зависит от объема доступных сведений о находках видов, а репрезентативность данных GBIF значительно различается для разных регионов [16]. Поэтому на следующем этапе нами проанализирована представленность информации, доступной через глобальный портал для территории России.

## ДАННЫЕ О БИОРАЗНООБРАЗИИ РОССИИ, ДОСТУПНЫЕ ЧЕРЕЗ GBIF

На 2 мая 2020 г. в GBIF для территории России доступны сведения о 4328442 находках видов, из которых 2523014 записей (58.3%) опубликованы отечественными исследователями, 3677733 записи (84.9%) имеют географические координаты. Значительный объем данных происходит из США (606412 записи), Великобритании (229330), Эстонии (177865) и Нидерландов (111889).

Число записей о находках растений (Plantae) несколько выше, чем животных (Animalia), — 49.4 и 41.7% соответственно (см. табл. 1). Сведения о сосудистых растениях (Tracheophyta) составляют 93.1% от всех данных о Plantae, 1593964 записи имеют географические координаты. Из 10 крупнейших наборов данных о сосудистых растениях России 8 опубликованы отечественными исследователями. Более половины находок сосудистых растений (55.0%) происходят из четырех наборов данных: 1) “Цифровой гербарий МГУ им. М.В. Ломоносова” — 376127 геопривязанных записей [29]; 2) “Наблюдения “исследовательского” уровня системы iNaturalist” [6] — 247108 геопривязанных записей [30]; 3) “Находки видов из “Флоры Сибири” (1987–1997 гг.)” — 169854 геопривязанные записи [31]; 4) “Сеточное картографирование сосудистых растений Владимирской области” — 123054 геопривязанные записи [32].

Данные о растениях в формате sampling-event для территории России весьма ограничены. Отечественными исследователями опубликованы всего 4 набора данных этого типа, 3 из которых представляют собой геоботанические описания. В то же время в Европейском архиве данных о растительности EVA [33] хранится >46000 геоботанических описаний российских исследователей. Доступ к ним возможен только с разрешения авторов данных. Публикация этих описаний в открытом репозитории GBIF могла бы способствовать их более интенсивному повторному анализу и значительно повысить репрезентативность информации в масштабах страны.

Анализ пространственного распределения данных о находках сосудистых растений показал, что более высокая плотность записей отмечается в центре Европейской России: в Москве (24.6 записи/км$^2$), Владимирской (5.3) и Московской (2.7) обл. (рис. 2а). По мере удаления от Москвы плотность записей уменьшается, но затем несколько увеличивается в южных субъектах РФ. Так, в Республике Адыгея она составляет 1.3 записи/км$^2$, в Республике Крым — 1.2, в г. Севастополе — 14.5. В азиатской части страны плотность записей низкая: в Республике Алтай отмечено 0.4 записи/км$^2$, в Бурятии — 0.3, в Приморском крае — 0.2, еще меньше в других субъектах Урала, Сибири и Дальнего Востока. В целом в 76 из 85 субъектов РФ плотность записей о находках сосудистых растений на 1 км$^2$ составляет <1. При этом важно отметить, что по абсолютному числу записей объем информации для азиатской части России весьма значителен и составляет 563638 (34.3% от всех имеющихся).

Чуть более половины (51.9%) данных о находках животных на территории России, доступных через GBIF, происходит из зарубежных источников (табл. 2). Среди них наиболее представлены данные о встречах птиц (Aves), 71.6% которых опубликованы российскими исследователями. Крупнейший набор данных — “Онлайн дневники наблюдений птиц” Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова [34], содержащий 331393 записи с географическими координатами находок птиц в России. Значительный объем данных происходит из международных сетей любительских наблюдений eBird [6, 33] и iNaturalist [28], а также “Атласа гнездящихся птиц Европы” [35]. Таким образом, доступные через GBIF данные о встречах птиц в России собраны в основном любителями, а не профессиональными орнитологами. В то же время российскими учеными накоплен большой объем данных учетов птиц. В большинстве своем эти сведения остаются неоцифрованными и хранятся в личных архивах. В GBIF российскими исследователями опубликовано только 3 набора первичных данных учетов птиц.

Анализ пространственного распределения доступных сведений о встречах птиц показал, что находки в основном приурочены к крупным городам и густонаселенным регионам, что объясня-

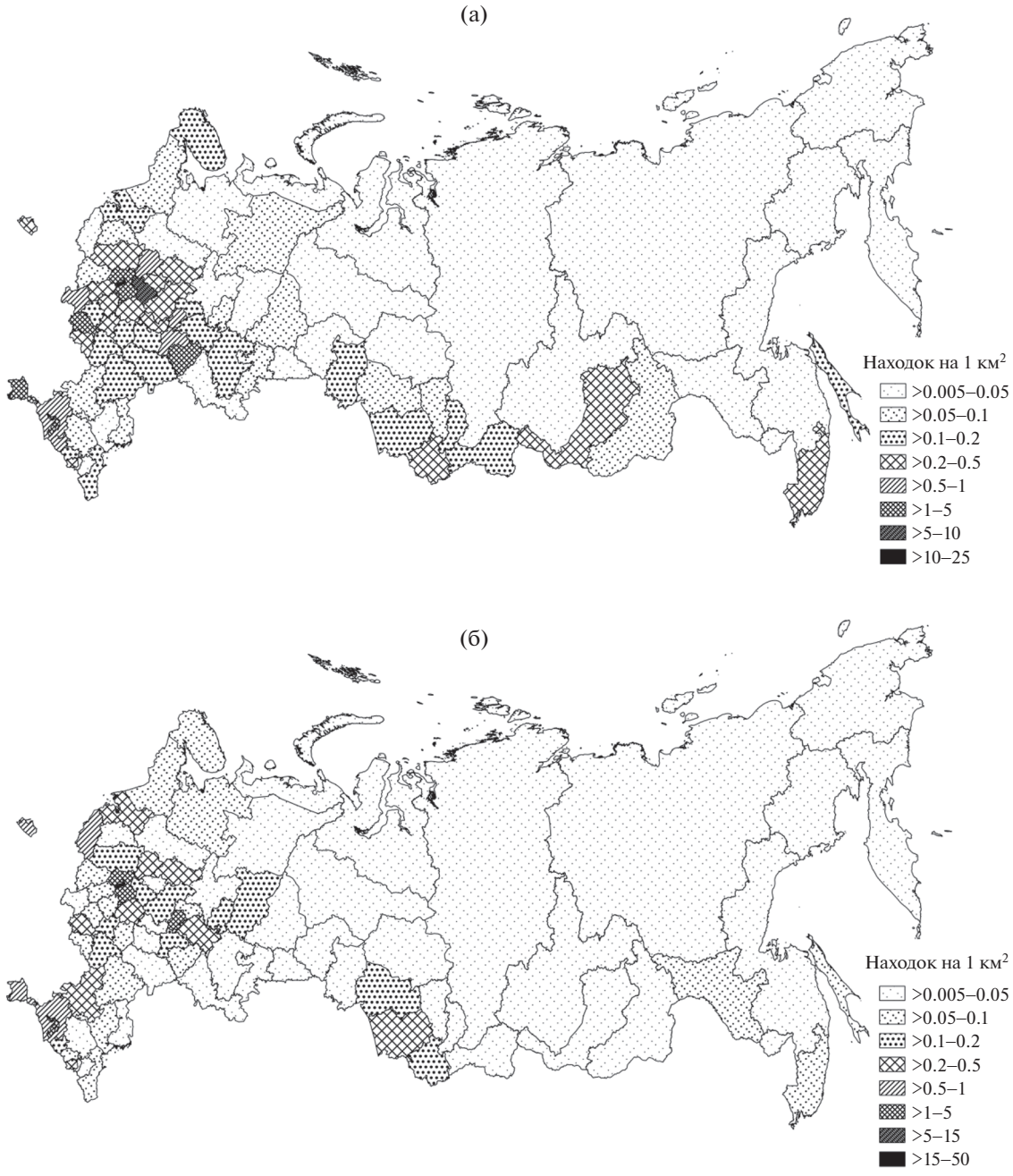



**Рис. 2.** Плотность записей о находках сосудистых растений (а) и птиц (б), доступных через глобальный портал о биоразнообразии GBIF для территории России.

ется большой долей любительских наблюдений (рис. 2б). Наибольшая плотность записей отмечена в Москве (45.7 встреч/км$^2$) и Санкт-Петербурге (12.8), а также в Московской обл. (3.1). В остальных субъектах РФ, за исключением Республик Адыгея (1.7) и Чувашия (1.5), плотность записей <1 на 1 км$^2$. По абсолютному числу записей, помимо Московской обл. (135686 записи) и Москвы (117064), выделяются также Алтайский (54163) и Краснодарский (40320) края.

Второй по представленности данных группой позвоночных животных в GBIF для России являются земноводные (Amphibia) – 82.5% записей происходят из набора данных “Земноводные бывшего СССР” [37], опубликованного Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (32561 геопривязанная запись). Доступные в GBIF сведения о находках других групп позвоночных животных для территории России весьма ограничены.

**Таблица 2.** Таксономический охват данных, доступных через портал GBIF.org, для территории России по состоянию на 02.05.2020 г.

| Таксономическая группа | Число записей, доступных через GBIF.org | | |
|---|---|---|---|
| | всего | из них для территории России | из них опубликовано российскими организациями |
| Animalia | 1065586600 | 1805263 | 867334 |
| В том числе: | | | |
| Chordata: | 915116993 | 1302217 | 774446 |
| Aves | 853035930 | 985441 | 705349 |
| Actinopterygii | 30525833 | 58399 | 23403 |
| Mammalia | 16762112 | 207254 | 7934 |
| Reptilia | 6380942 | 6031 | 1151 |
| Amphibia | 5747325 | 39456 | 36469 |
| Arthropoda: | 123798598 | 370576 | 76883 |
| Insecta | 109844295 | 206603 | 15414 |
| Malacostraca | 4778105 | 20508 | 1227 |
| Arachnida | 3977520 | 26991 | 16885 |
| Collembola | 487139 | 44233 | 42870 |
| Sarcoptiformes | 225474 | 10585 | 9066 |
| Plantae | 287758965 | 2138776 | 1574686 |
| В том числе: | | | |
| Tracheophyta | 271832949 | 1992528 | 1461647 |
| Bryophyta | 9628695 | 102868 | 83818 |
| Marchantiophyta | 2309973 | 34144 | 28449 |
| Fungi | 19389961 | 178073 | 63490 |
| Bacteria | 14533384 | 34318 | 2531 |
| Chromista | 12577963 | 103565 | 265 |
| Protozoa | 1142534 | 29569 | 12499 |
| Archaea | 266318 | 328 | 0 |
| Viruses | 43869 | 407 | 0 |
| incertae sedis | 9168176 | 38144 | 2209 |

Примечание. Названия таксономических групп приводятся в соответствии с таксономическим справочником GBIF — GBIF Backbone [39], порядок — по убыванию общего числа записей.

Число записей о беспозвоночных невелико (см. табл. 2). Обращает на себя внимание крайне низкое число записей о находках насекомых (Insecta). Основная часть доступных сведений происходит из системы iNaturalist (22.8% записей) и зарубежных коллекций. Данные отечественных исследователей составляют лишь 7.5% записей и представлены в основном материалами Летописей природы российских заповедников, оцифрованными в рамках международного проекта “Летопись природы Евразии” [7].

Большой интерес для повторного анализа представляют опубликованные российскими исследователями первичные данные о сборах почвенных беспозвоночных — ногохвосток (Collembola), панцирных клещей (Oribatida), дождевых червей (Lumbricidae) и моллюсков (Gastropoda).

Доступные в GBIF данные о находках видов остальных крупных таксономических групп на территории России в основном происходят из зарубежных источников (см. табл. 2).

В целом, несмотря на значительный объем доступных через GBIF данных, репрезентативность сведений для большинства таксономических групп и регионов РФ остается низкой. На карте глобального биоразнообразия плотность находок видов в России составляет 0.24 записи/км$^2$, в то время как в странах с высоким уровнем оцифровки данных о биоразнообразии она значительно выше. Например, в Швеции на 1 км$^2$ карты GBIF приходится 144.4 записи, в Германии — 105.8, в

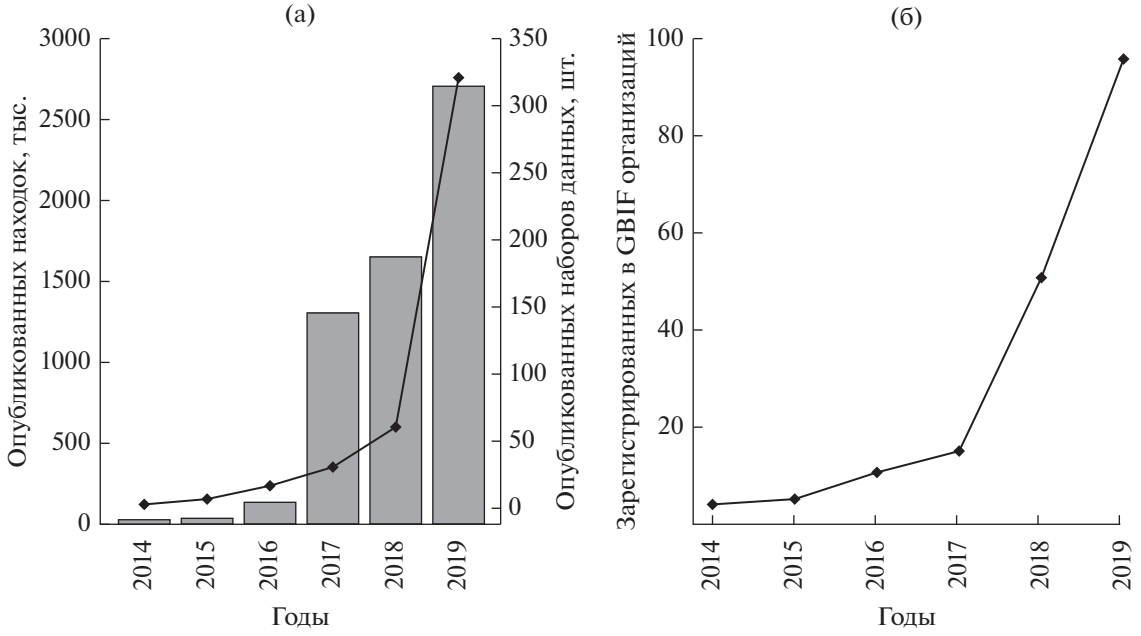



**Рис. 3.** Мобилизация данных о биоразнообразии через глобальный портал GBIF российскими исследователями: а — публикационная активность, б — динамика роста числа российских участников (publishers) сети GBIF.

Канаде, сопоставимой с Россией по территории и с меньшей плотностью населения, — 7.1. Недостаток данных затрудняет их повторный анализ и может привести к неверной интерпретации получаемых результатов.

В то же время с 2014 г. наблюдается непрерывный рост числа зарегистрированных в GBIF российских организаций и опубликованных ими наборов данных (рис. 3), поэтому стоит ожидать дальнейшего увеличения объема доступной информации. На май 2020 г. российскими исследователями опубликовано 344 набора данных (3016696 записей): 28 таксономических списков, 272 набора данных о находках видов и 39 samling-event наборов данных, охватывающих 190 стран и территорий.

Безусловно, при отсутствии национальной информационной системы портал GBIF сегодня является крупнейшим, хотя и не исчерпывающим источником данных о биоразнообразии России. Заполнению существующих пробелов может способствовать оцифровка отечественных научных биологических коллекций. По нашей оценке [38], в российских гербарных коллекциях хранится не менее 15 млн листов (из них ~6 млн в фондах БИН РАН и ~1 млн в МГУ им. М.В. Ломоносова), а в зоологических — более 65 млн образцов. К настоящему времени оцифровано и доступно только чуть более 1% от всех имеющихся образцов. Мобилизация еще не оцифрованных данных не только позволит сохранить научное наследие, накопленное многими поколениями отечественных ученых, но и повысит востребованность коллекций (в т.ч. региональных).

Большой вклад в пополнение данных GBIF вносят проекты по сбору любительских наблюдений (iNaturalist, eBird и др.). Возможности и ограничения использования таких данных в научных исследованиях неоднократно обсуждались в литературе [6]. По нашему опыту надежность этого источника информации определяется квалификацией экспертов, подтвердивших определение видов.

Таким образом, открытые данные портала GBIF, безусловно, необходимо использовать в анализе объединенных массивов. Тем не менее для корректной интерпретации результатов важно учитывать их неполноту для многих таксономических групп и регионов России.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Объединенные данные о распространении видов становятся сегодня важным (а иногда основным) источником информации в исследованиях биоразнообразия. Они позволяют проводить на макрорегиональном уровне исследования ключевых функций экосистем с использованием современных методов статистического и пространственного анализа. Несмотря на то, что объем данных, доступных через глобальный портал GBIF для территории России, весьма значителен и составляет >4.3 млн записей, репрезентативность информации для большинства таксономи-

ческих групп и регионов страны остается низкой. Это затрудняет повторное использование данных в научных исследованиях и может привести к неверной интерпретации получаемых результатов. Для заполнения существующих пробелов в данных необходимо дальнейшее развитие проектов, направленных на оцифровку и мобилизацию научных биологических коллекций и личных архивов исследователей.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. *Newman M.E.J.* Coauthorship networks and patterns of scientific collaboration // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2004. V. 101. P. 5200–5205. https://doi.org/10.1073/pnas.0307545100
2. *Grassle J.F., Stocks K.I.* A Global Ocean Biogeographic Information System (OBIS) for the Census of Marine Life // Oceanography. 1999. V. 12(3). P. 12–14. https://doi.org/10.5670/oceanog.1999.03
3. *Wheeler Q.D.* What if GBIF? // Bioscience. 2004. V. 54. P. 717. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0718:WIG]2.0.CO;2
4. *Constable H., Guralnick R., Wieczorek J.* et al. VertNet: A New Model for Biodiversity Data Sharing // Plos ONE. 2010. V. 8. № 2. P. E1000309. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000309
5. *Burkhardt U., Russell D.J., Decker P.* et al. The Edaphobase project of GBIF-Germany — A new online soil-zoological data warehouse // Applied Soil Ecology. 2014. V. 83. P. 3–12. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.03.021
6. *Chandler M., See L., Copas K.* et al. Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring // Biological Conservation. 2017. V. 213. P. 280–294. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.004
7. *Ovaskainen O., Meyke E., Lo K.* et al. Chronicles of nature calendar, a long-term and large-scale multitaxon database on phenology // Scientific Data. 2020. V. 7(47). https://doi.org/10.1038/s41597-020-0376-z
8. *Филиппова Н.В., Филиппов И.В., Щигель Д.С.* и др. Информатика биоразнообразия: мировые тенденции, состояние дел в России и развитие направления в Ханты-Мансийском автономном округе // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2017. Т. 8. №. 2. С. 46–56. https://doi.org/10.17816/edgcc8246-56
9. *Серегин А.П.* Цифровой гербарий МГУ — крупнейшая российская база данных по биоразнообразию // Изв. РАН. Серия биол. 2017. № 6. С. 30–36. https://doi.org/10.7868/S0002332917060042
10. *Калякин М.В.* Итоги и перспективы развития коллекционного дела в МГУ имени М.В. Ломоносова: зоологические коллекции // Зоологические исследования. 2018. № 20. С. 52–29.
11. *Kovtonyuk N.K., Han I.V., Gatilova E.A.* Digitization of vascular plant herbarium collections at the Central Siberian Botanical Garden, Novosibirsk, Russia // Skvortsovia. 2018. V. 4(3). P. 100–111.
12. *Wilkinson M.D., Dumontier M., Aalbersberg I.J.* et al. The FAIR Guiding Principles for scientific data management and stewardship // Scientific Data. 2016. V. 3. https://doi.org/10.1038/sdata.2016.18
13. *Pennisi E.* Boom in digital collections makes a muddle of management // Science. 2005. V. 308. P. 187–189. https://doi.org/10.1126/science.308.5719.187
14. *Edwards J.L.* Research and societal benefits of the Global Biodiversity Information Facility // Bioscience. 2004. V. 54. P. 485–486. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0486:RASBOT]2.0.CO;2
15. *Bisby F.A.* The quiet revolution: Biodiversity informatics and the Internet // Science. 2000. V. 289. P. 2309–2312. https://doi.org/10.1126/science.289.5488.2309
16. *Yesson C., Brewer P.W., Sutton T.* et al. How global is the Global Biodiversity Information Facility? // PLOS ONE. 2007. V. 2(11). P. e1124. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001124
17. *Hennekens S.* Dutch Vegetation Database. Alterra, Wageningen UR. Sampling event dataset. 2018. https://doi.org/10.15468/ksqxep (22.03.2020).
18. GBIF Science Review 2017. Copenhagen: GBIF Secretariat, 2017. 55 p. https://doi.org/10.15468/EAH0-3E08
19. GBIF Science Review 2018. Copenhagen: GBIF Secretariat, 2018. 47 p. https://doi.org/10.15468/VA9B-3048
20. GBIF Science Review 2019. Copenhagen: GBIF Secretariat, 2019. 39 p. https://doi.org/10.15468/QXXG-7K93
21. *Санданов Д.В.* Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2019. № 46. https://doi.org/10.17223/19988591/46/5
22. *Righetti D., Vogt M., Gruber N.* et al. Global pattern of phytoplankton diversity driven by temperature and environmental variability // Science Advances. 2019. V. 5. № 5. eaau6253. https://doi.org/10.1126/sciadv.aau6253
23. *Dyderski M.K., Paź S., Frelich L.E.* et al. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? // Global Change Biology. 2018. V. 24. I. 3. P. 1150–1163. https://doi.org/10.1111/gcb.13925
24. *Ribeiro B.R., Sales L.P., Loyola R.* Strategies for mammal conservation under climate change in the Amazon // Biodiversity Conservation. 2018. V. 27. P. 1943–1959. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1518-x
25. *Jarnevich C.S., Young N.E., Talbert M.* et al. Forecasting an invasive species' distribution with global distribution data, local data, and physiological information // Ecosphere. 2018. V. 9. I. 5. e02279. https://doi.org/10.1002/ecs2.2279
26. *Cardador L., Blackburn T.M.* Human-habitat associations in the native distributions of alien bird species // Journal of Applied Ecology. 2019. V. 56. P. 1189–1199. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13351

27. *Moyes C.L., Shearer F.M., Huang Z.* et al. Predicting the geographical distributions of the macaque hosts and mosquito vectors of *Plasmodium knowlesi* malaria in forested and non-forested areas // Parasites & Vectors. 2016. V. 9.
https://doi.org/10.1186/s13071-016-1527-0
28. *Pigott D.M., Millear A.I., Earl L.* et al. Updates to the zoonotic niche map of Ebola virus disease in Africa // eLife. 2016. V. 5. e16412.
https://doi.org/10.7554/eLife.16412
29. *Seregin A.* Moscow University Herbarium (MW). Occurrence dataset. Version 1.124. Lomonosov Moscow State University, 2020.
https://doi.org/10.15468/cpnhcc (22.03.2020).
30. iNaturalist Research-grade Observations. Occurrence dataset. iNaturalist.org, 2020.
https://doi.org/10.15468/ab3s5x (22.03.2020).
31. *Artemov I., Egorova A.* Locations of plants on dot distribution maps in the Flora of Siberia (Flora Sibiraea, 1987–1997). Occurrence dataset. Central Siberian Botanical Garden SB RAS, 2020.
https://doi.org/10.15468/jb84wg (22.03.2020).
32. *Seregin A.P.* A grid-based database on vascular plant distribution in the Meshchera National Park, Vladimir Oblast, Russia. Occurrence dataset. Lomonosov Moscow State University, 2014.
https://doi.org/10.15468/ahunho (22.01.2019).
33. *Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B.* et al. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots // Applied Vegetation Science. 2016. V. 19. P. 173–180.
https://doi.org/10.1111/avsc.12191
34. *Ukolov I., Kalyakin M., Voltzit O.* RU-BIRDS.RU, Birds observations database from Russia and neighboring regions. Occurrence dataset. Zoological Museum of M.V. Lomonosov Moscow State University. Version 1.4. Lomonosov Moscow State University, 2019.
https://doi.org/10.15468/5cjx70 (22.03.2020).
35. *Levatich T., Padilla F.* EOD — eBird Observation Dataset. Cornell Lab of Ornithology. Occurrence dataset. 2019.
https://doi.org/10.15468/aomfnb (22.03.2020).
36. *Hagemeyer W., Blair M., Loos W.* EBCC Atlas of European Breeding Birds. Occurrence dataset. Version 1.3. European Bird Census Council (EBCC), 2016.
https://doi.org/10.15468/adtfvf (22.03.2020)
37. *Petrosyan V., Kuzmin S.* Amphibians of the Former USSR. Occurrence dataset. Version 1.11. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, 2017.
https://doi.org/10.15468/wxz3yj (22.03.2020).
38. *Ivanova N., Shashkov M., Buyvolov Y.* How much data do Russian biological collections contain? // Abstracts of the conference “Information Technologies in the Research of Biodiversity”. Irkutsk: ISDCT SB RAS, 2018. P. 75–76.
39. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. GBIF Secretariat, 2019.
https://doi.org/10.15468/39omei (22.03.2020).

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 12–20

УДК 631.46:631.421.2:574.4

# СИМБИОТИЧЕСКАЯ АЗОТФИКСАЦИЯ БОБОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ АЛЬПИЙСКИХ ЭКОСИСТЕМ: ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

© 2021 г. М. И. Макаров[a, *], В. Г. Онипченко[a], Т. И. Малышева[a], А. Г. Зуев[b], А. В. Тиунов[b]

[a] Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия 119991 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

[b] Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

*e-mail: mmakarov@soil.msu.ru

Поступила в редакцию 06.04.2020 г.
После доработки 30.04.2020 г.
Принята к публикации 19.05.2020 г.

Анализ естественного изотопного состава азота бобовых растений не всегда позволяет рассчитать интенсивность симбиотической фиксации ими атмосферного азота и требует совершенствования. Пять типичных для альпийского пояса Тебердинского заповедника видов бобовых растений (*Anthyllis vulneraria*, *Astragalus levieri*, *Hedysarum caucasicum*, *Oxytropis kubanensis*, *Trifolium polyphyllum*) выращивали из семян в условиях лабораторного вегетационного эксперимента. Показано, что формирование клубеньков на корнях происходит на ранних стадиях их развития; *Trifolium polyphyllum*, не образующий клубеньки в условиях высокогорий, не формирует их и при вегетации в лаборатории. Естественная концентрация $^{15}N$ в листьях бобовых растений альпийских экосистем позволяет рассчитать вклад атмосферного $N_2$ в азотное питание уже в первый год их развития, тогда как изотопный состав азота в корнях не дает такой возможности. При расчете интенсивности фиксации атмосферного азота следует принимать во внимание фракционирование изотопов между симбиотическими бактериями (клубеньками) и растением-хозяином, без учета которого доля фиксированного азота в питании растений может быть занижена.

*Ключевые слова:* азотное питание растений, бобовые растения, фиксированный $N_2$ атмосферы, естественная концентрация $^{15}N$

**DOI:** 10.31857/S0367059721010091

Симбиотическая азотфиксация имеет важное значение в функционировании экосистем. Оценки глобального поступления фиксированного из атмосферы $N_2$ в естественные наземные экосистемы, хотя и различаются в несколько раз в зависимости от использованных методов расчета (от 195 Тг N в год [1] до 128 Тг N в год [2] или даже 44 Тг N в год [3]), свидетельствуют о связывании большого количества атмосферного азота и вовлечении его в биологический круговорот. В частности, в высокогорьях растения, обладающие симбиотической азотфиксацией, доминируют на первых стадиях сукцессий при таянии ледников, обеспечивая аккумуляцию азота в почве и повышая его доступность для растений, поселяющихся позднее [4].

Количественная оценка симбиотической азотфиксации на основе анализа естественного изотопного состава азота растений начала широко применяться в 1970–1980-х гг. Метод основан на том, что концентрация изотопа $^{15}N$ в почвенных азотсодержащих соединениях обычно отличается от его концентрации в атмосферном $N_2$. В результате изотопный состав N азотфиксирующих видов, получающих его из почвы и атмосферы, как правило, отличается от изотопного состава N у видов, использующих только его почвенные источники. Это дает возможность рассчитать вклад азотфиксации в азотное питание растений с использованием принципа смешивания изотопов и изотопного масс-баланса [5]. В полевых исследованиях и вегетационных экспериментах были охарактеризованы достоинства и ограничения этого метода оценки доли фиксированного азота в питании растений и его вклада в общий азотный пул почвы в условиях разных экосистем [5, 6].

Для высокогорий, характеризующихся в целом низкой доступностью азота для растений, показано [4, 7–12], что процесс симбиотической азотфиксации активно протекает в условиях низких температур, кислых почв, низкой доступности фосфора и обеспечивает значительную долю азотного питания бобовых (30–100%). Вклад бобовых в приток азота в экосистемы (74–810 мг/м$^2$

в год) определяется главным образом их участием в биомассе фитоценоза [7, 8, 13]. Активно фиксирующие атмосферный азот бобовые растения повышают его доступность в почве и таким образом влияют на другие растения в составе альпийского фитоценоза [14].

Несмотря на возрастающее внимание к совершенствованию количественной оценки азота, поступающего в почвы естественных экосистем в результате симбиотической азотфиксации [15], ряд вопросов все еще требует уточнения. В идеале при расчете следует использовать средневзвешенное для всего растения значение $\delta^{15}N$, что при изучении многолетних бобовых растений, формирующих в условиях естественных экосистем мощные глубокие корневые системы, часто оказывается затруднительным. Кроме того, для высокогорных экосистем данные по изотопному составу азота в разных частях бобовых растений (листья, корни, клубеньки) до сих пор чрезвычайно редки, и при оценке доли фиксированного азота часто используется величина $\delta^{15}N$ в надземной части растений [7, 12]. Не известно также, насколько быстро формируются клубеньки на корнях многолетних альпийских бобовых растений и в какой степени учет изотопного состава азота в корнях и клубеньках может повлиять на оценку вклада азотфиксации в их питание. Для решения этих вопросов мы провели лабораторный вегетационный эксперимент по выращиванию бобовых растений альпийского пояса Северо-Западного Кавказа из семян и применили метод естественной концентрации $^{15}N$ для оценки активности симбиотической фиксации атмосферного азота.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Выращивали пять видов бобовых растений, типичных для наиболее бедных (лишайниковые пустоши) и наиболее богатых (гераниево-копеечниковые луга) элементами минерального питания местообитаний в альпийском поясе Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ). К первым относятся *Trifolium polyphyllum, Anthyllis vulneraria, Astragalus levieri* и *Oxytropis kubanensis,* ко второму – *Hedysarum caucasicum*. В качестве субстрата для выращивания использовали смесь из 50% (по массе) кварцевого песка и 50% гумусового горизонта почвы альпийской лишайниковой пустоши, свойства которой подробно описаны ранее [16]. Семена высаживали в начале мая в 10 вегетационных сосудов объемом 0.8 л для каждого вида. В июле (в возрасте 2.5 мес.) и августе (4 мес.) отбирали образцы растений для анализа (из 5 сосудов в каждый срок). Извлеченные из субстрата растения разделяли на надземную и подземную части, корни тщательно отмывали дистиллированной водой и высушивали. Высушенные образцы взвешивали, измельчали на вибрационной мельнице Retsch MM 200 и анализировали на содержание и изотопный состав азота на элементном анализаторе Thermo Flash 1112 и изотопном масс-спектрометре Thermo Delta V Plus в центре коллективного пользования при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

У двух видов, сформировавших достаточное для проведения анализа количество клубеньков (*Anthyllis vulneraria* и *Hedysarum caucasicum*), клубеньки отделяли от корней, взвешивали и анализировали на содержание и изотопный состав азота как описано выше.

Расчет вклада азотфиксации ($N_{биол}$, %) в состав азота растений осуществляли по формуле

$$N_{биол} = \frac{\delta^{15}N_{контр} - \delta^{15}N_{фикс}}{\delta^{15}N_{контр} - \delta^{15}N_0} \times 100,$$

где $\delta^{15}N_{контр}$ – изотопный состав N у контрольного вида растения, не обладающего симбиотической фиксацией атмосферного $N_2$; $\delta^{15}N_{фикс}$ – изотопный состав N азотфиксирующего вида; $\delta^{15}N_0$ – изотопный состав N азотфиксирующего вида, выращенного на безазотистой среде (учитывает фракционирование изотопов в процессе азотфиксации).

Альпийские экосистемы Тебердинского заповедника являются уникальным примером, когда в качестве контрольного вида предоставляется возможность использовать бобовое растение (*T. polyphyllum*), которое не образует симбиоза с азотфиксирующими бактериями, но таксономически и функционально максимально сходно с азотфиксирующими бобовыми [12]. Это позволяет избежать неопределенности допущений, связанных с выбором контрольного вида [5].

Величина $\delta^{15}N_0$ в большинстве исследований экспериментально не определяется, и авторы ориентируются на ранее установленные значения от 0 до –1‰, представленные в литературе [4, 10, 12]. Последние исследования подтверждают, что для бобовых растений эта величина, хотя и может несколько отличаться для надземной и подземной частей растений, в целом близка к указанному диапазону [15]. Мы использовали при расчете $N_{биол}$ величину $\delta^{15}N_0 = -0.6$‰, которая дала наилучшее соответствие результатов, полученных для бобовых растений альпийской лишайниковой пустоши в полевых условиях, при использовании методов естественной концентрации $^{15}N$ и разбавления изотопной метки $^{15}N$ [12].

Для всех результатов рассчитаны средние значения и оценена значимость их различий по *t*-критерию.

**Таблица 1.** Масса бобовых растений разного возраста (средние значения ± стандартное отклонение, $n = 5$) и формирование ими клубеньков

| Вид | Часть растения | Масса одного растения, мг | | Количество клубеньков на растение, шт. | Масса одного клубенька, мг |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 2.5 мес. | 4 мес. | | |
| *Anthyllis vulneraria* | Надземная | 89.0 ± 26.0 | 103.5 ± 24.9 | 15–25 | 0.1 |
| | Подземная | 19.0 ± 8.7 | 20.5 ± 6.4 | | |
| *Astragalus levieri* | Надземная | 14.2 ± 7.1 | 22.4 ± 4.1* | 1–4 | 0.2 |
| | Подземная | 3.2 ± 0.8 | 6.1 ± 0.9* | | |
| *Hedysarum caucasicum* | Надземная | 34.6 ± 7.1 | 50.9 ± 6.1* | 3–8 | 0.3 |
| | Подземная | 27.9 ± 4.4 | 49.4 ± 10.1* | | |
| *Oxitropis kubanensis* | Надземная | 14.6 ± 1.3 | 13.7 ± 1.7 | 1–3 | 0.2 |
| | Подземная | 4.0 ± 1.0 | 4.5 ± 1.3 | | |
| *Trifolium polyphyllum* | Надземная | 36.1 ± 5.1 | 75.6 ± 17.7* | 0 | 0 |
| | Подземная | 7.8 ± 2.1 | 19.4 ± 6.4* | | |

* Биомасса растений разного возраста значимо различается при $P < 0.05$.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### *Формирование биомассы растений и клубеньков*

Разные виды формировали разную биомассу (рис. 1, табл. 1). Наиболее активно рос *A. vulneraria*, сформировав через 2.5 мес. растения со средней биомассой около 90 мг в надземной части и около 20 мг – в подземной. В 2.5 раза меньшую надземную биомассу формировали *H. caucasicum* и *T. polyphyllum*. У последнего вида подземная биомасса, как и у *A. vulneraria*, была примерно в 4.5 раза меньше надземной, тогда как у *H. caucasicum* надземная и подземная биомассы почти не различались. Наименьшую биомассу сформировали два вида, наиболее активно фиксирующие атмосферный азот в полевых условиях [12], – *A. levieri* и *O. kubanensis*. Надземная часть этих растений весила около 14 мг, а подземная – всего 3–4 мг.

В возрасте 4 мес. биомасса растений одних видов увеличилась, тогда как других – нет (см. табл. 1). К последним относятся как активно росший в первые 2.5 мес. *A. vulneraria*, так и *O. kubanensis*, показавший низкий рост. Другие виды увеличили свою биомассу в 1.5–2 раза как в надземной части, так и в подземной. Таким образом, молодые бобовые растения первого года отличаются от многолетних растений малой аккумуляцией подземной биомассы (по результатам раскопок корневой системы *H. caucasicum* в полевых условиях соотношение надземной и подземной биомассы составило в среднем 1 : 5).

На корнях молодых растений наблюдалось образование клубеньков, но разной численности и разных размеров (см. рис. 1, табл. 1). Исключение составил *T. polyphyllum*, на корнях которого клубеньки не образовывались. Ранее мы показали, что *T. polyphyllum* не образует клубеньки и не обладает симбиотической азотфиксацией в условиях альпийской лишайниковой пустоши [12], а также не начинает проявлять эти признаки при повышении доступности фосфора и уменьшении кислотности почвы [17]. Теперь мы получили свидетельство того, что клубеньки не образуются и при более высокой температуре вегетации в сравнении с полевыми условиями. Таким образом, подтверждается уникальное для травянистых внетропических бобовых явление – *T. polyphyllum* можно считать единственным известным нам исключением из общепринятого представления, что все они являются облигатными симбиотрофами-азотфиксаторами [18]. В частности, все близкие родственники *T. polyphyllum* в высокогорьях других горных систем интенсивно фиксируют азот (*T. alpinum* в Швейцарских Альпах [19]; *T. dasyphyllum* в Скалистых горах Колорадо [7, 20]).

Ни число, ни размер клубеньков, сформировавшихся на растениях в возрасте 2.5 мес., через 1.5 мес. не изменились. Наибольшее их количество сформировалось на корнях *A. vulneraria* (15–25 на растение), меньше их было у *H. caucasicum* (3–8) и еще меньше – у *A. levieri* и *O. kubanensis* (1–4) (см. табл. 1). Обильные шаровидные клубеньки на корнях *A. vulneraria* были мелкими (средний диаметр 1 мм и масса 0.1 мг), тогда как редкие эллипсоидные клубеньки на корнях других видов растений были заметно крупнее, достигая в длину 3–5 мм при средней массе 0.2–0.3 мг. Наиболее крупными были клубеньки у *H. caucasicum* (рис. 2, табл. 1). В полевых условиях показана 10-кратная разница в массе мелких клубеньков у *A. vulneraria* и крупных у *O. kubanensis* [12].

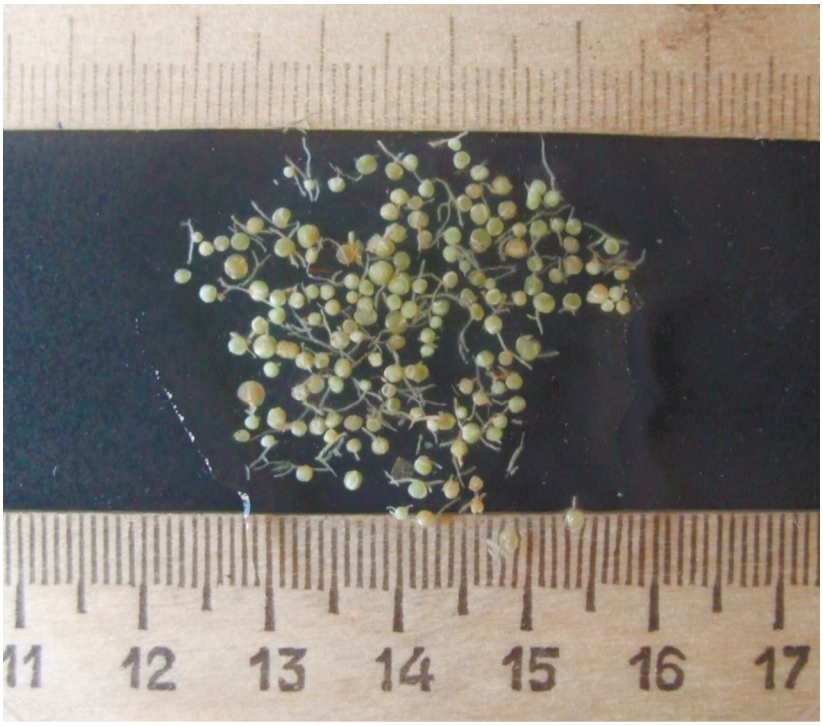
(а)

(б)

(в)

**Рис. 1.** Бобовые растения, выращенные из семян в лабораторном вегетационном эксперименте: а – *Trifolium polyphyllum*, б – *Anthyllis vulneraria*, в – *Hedysarum caucasicum*.

(а)




(б)

**Рис. 2.** Клубеньки *Anthyllis vulneraria* (а) и *Hedysarum caucasicum* (б).

**Таблица 2.** Концентрация и изотопный состав азота бобовых растений (средние значения ± стандартное отклонение, $n = 5$)

| Вид | Часть растения | N, % | | $\delta^{15}N$, ‰ | | Распределение N по частям растения, % | | | $N_{биол}$, % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2.5 мес. | 4 мес. | 2.5 мес. | 4 мес. | надземная | корни | клубеньки | |
| *Anthyllis vulneraria* | Надземная | $2.96 \pm 0.12^{а}$ | $2.33 \pm 0.21^{аг*}$ | $-0.52 \pm 1.45^{а}$ | $-1.19 \pm 0.54^{а}$ | 81 | 16 | 3 | –/51** |
| | Корни | $2.67 \pm 0.11^{б}$ | $2.33 \pm 0.05^{а*}$ | $4.95 \pm 1.21^{б}$ | $3.21 \pm 0.28^{б*}$ | | | | |
| | Клубеньки | – | $4.94 \pm 0.04^{б}$ | – | $8.45 \pm 0.44^{в}$ | | | | |
| *Astragalus levieri* | Надземная | $4.24 \pm 0.12^{в}$ | $3.45 \pm 0.32^{в*}$ | $0.32 \pm 0.31^{а}$ | $-0.21 \pm 0.24^{г}$ | 86 | 14 | Не опр. | 55/39 |
| | Корни | $3.83 \pm 0.40^{ве}$ | $3.41 \pm 0.13^{в}$ | $-0.08 \pm 0.40^{а}$ | $-0.88 \pm 0.58^{аг}$ | | | | |
| *Hedysarum caucasicum* | Надземная | $3.21 \pm 0.12^{гж}$ | $2.80 \pm 0.28^{г}$ | $-0.45 \pm 0.52^{а}$ | $-0.93 \pm 0.31^{а}$ | 65 | 29 | 6 | 15/32 |
| | Корни | $1.76 \pm 0.06^{д}$ | $1.81 \pm 0.10^{д}$ | $-0.04 \pm 0.42^{а}$ | $-0.77 \pm 0.41^{аг}$ | | | | |
| | Клубеньки | – | $4.59 \pm 0.09^{е}$ | – | $4.70 \pm 0.37^{д}$ | | | | |
| *Oxitropis kubanensis* | Надземная | $3.73 \pm 0.12^{е}$ | $3.30 \pm 0.25^{в}$ | $0.37 \pm 0.32^{а}$ | $-0.58 \pm 0.39^{аг*}$ | 83 | 17 | Не опр. | 34/18 |
| | Корни | $3.30 \pm 0.20^{ж}$ | $3.62 \pm 0.27^{в}$ | $0.21 \pm 0.24^{а}$ | $-0.97 \pm 0.77^{аг*}$ | | | | |
| *Trifolium polyphyllum* | Надземная | $2.89 \pm 0.21^{аб}$ | $1.96 \pm 0.14^{д*}$ | $-0.08 \pm 0.39^{а}$ | $-1.20 \pm 0.15^{а*}$ | 83 | 17 | – | – |
| | Корни | $2.94 \pm 0.13^{а}$ | $2.23 \pm 0.06^{а*}$ | $0.03 \pm 0.40^{а}$ | $-0.17 \pm 0.46^{г}$ | | | | |

Примечание. Одинаковые буквенные индексы в пределах столбца показывают отсутствие значимых различий при $P < 0.05$; * – показатели у растений разного возраста значимо различаются при $P < 0.05$; ** – рассчитано по изотопному составу азота надземной части (над чертой) и всего растения (под чертой) .

*Концентрация и изотопный состав азота*

Концентрация азота в надземной части 2.5-месячных растений составила от 2.89% у *T. polyphyllum* до 2.96–4.24% у других видов (табл. 2). Эти значения оказались выше, чем у растений, произрастающих в естественных условиях (2.05 и 2.64–3.30% соответственно [12]). В отличие от надземной части концентрация азота в корнях *T. polyphyllum* (2.94%) не была минимальной. У двух фиксирующих азот видов она была меньше (*H. caucasicum* – 1.76%, *A. vulneraria* – 2.76%), а у двух других больше (*O. kubanensis* – 3.30%, *A. levieri* – 3.83%), чем у *T. polyphyllum*. Как и для надземной части, концентрация азота в многолетних корнях бобовых растений в условиях альпийских экосистем, согласно нашим неопубликованным данным, была заметно меньше: минимальная концентрация в корнях *T. polyphyllum* – 0.93% и 1.92–2.03% – в корнях других бобовых.

Клубеньки *A. vulneraria* и *H. caucasicum* характеризовались наибольшими концентрациями азота – 4.94 и 4.59% соответственно.

В возрасте 4 мес. концентрация азота в надземной части всех видов растений уменьшилась, и она стала хорошо соответствовать растениям, произрастающим в естественных условиях. Минимальным значением по-прежнему характеризовался *T. polyphyllum* (1.92%), а у других видов концентрация N составила 2.10–3.48%. В корнях концентрация азота изменилась в меньшей степени – значимо уменьшилась только у *T. polyphyllum* (до 2.23%) и *A. vulneraria* (до 2.33%). У трех других видов она осталась на прежнем уровне, а в корнях *H. caucasicum* также по-прежнему была наименьшей (1.81%).

Изотопный состав азота в надземных и подземных органах всех видов бобовых (за исключением корней *A. vulneraria*) в возрасте 2.5 мес. значимо не различался и был близок к изотопному составу азота атмосферы: величины $\delta^{15}N$ находились в пределах от –0.52 до 0.37‰. У *T. polyphyllum* величина $\delta^{15}N$ оказалась максимально приближенной к атмосферному значению (–0.08‰ для надземной части и 0.03 ‰ для корней). В корнях *A. vulneraria* величина $\delta^{15}N$ составила 4.95‰.

С возрастом растений в изотопном составе азота произошли некоторые изменения. В целом они характеризовались тенденцией к уменьшению величины $\delta^{15}N$ (примерно на 1‰), но статистически значимое снижение отмечено только для *O. kubanensis*, корней *A. vulneraria* и надземной части *T. polyphyllum*. В корнях *A. vulneraria* попрежнему была выраженная положительная величина $\delta^{15}N$ (3.21‰). В сравнении с другими частями растений клубеньки заметно обогащены тяжелым изотопом азота (величина $\delta^{15}N$ составила 8.45‰ у *A. vulneraria* и 4.70‰ у *H. caucasicum*). Ранее было показано, что азот клубеньков часто,

хотя и не всегда, обогащен изотопом $^{15}N$ ($\delta^{15}N$ может превышать 10‰), и его накопление в клубеньках ассоциировано с бактериальными клетками [5]. Такая аккумуляция соответствует общей закономерности обогащения азота микроорганизмов тяжелым изотопом $^{15}N$, показанной на примере общей микробной биомассы почв [21–23], мицелия и плодовых тел эктомикоризных грибов [24, 25].

Механизм, ответственный за аккумуляцию $^{15}N$ в микробных клетках, заключается в повышенной дискриминации тяжелого изотопа в процессе диссимиляции азота микроорганизмами в сравнении с его ассимиляцией. Эффективность такого механизма определяется соотношением доступности углерода и азота при питании микроорганизмов, которое контролирует активность процесса диссимиляции азота [22, 23]. При симбиотической азотфиксации, подобно микоризному симбиозу, микробная диссимиляция азота проявляется в преимущественной передаче изотопа $^{14}N$ растению-хозяину и аккумуляции $^{15}N$ в биомассе микроорганизмов. В этом случае фракционирование изотопов между симбионтами снижается при уменьшении эффективности симбиоза, что подтверждается на примерах как микоризного [24, 26], так и азотфиксирующего [5] симбиозов.

*Эффективность симбиотической азотфиксации*

Отклонения величины $\delta^{15}N$ бобовых растений от 0‰ рассматриваются как следствие вклада в азотное питание почвенных источников, отличающихся по изотопному составу от атмосферного азота. Наличие таких различий позволяет рассчитать долю азота, получаемого растением в результате азотфиксации (биологический азот) [5].

Однако результаты определения изотопного состава азота в растениях 2.5-месячного возраста не позволили нам рассчитать вклад биологического азота в азотный пул молодых бобовых растений. Причиной послужило то, что контрольный вид (*T. polyphyllum*), не образующий симбиоз с азотфиксирующими бактериями, характеризовался значениями $\delta^{15}N$, наиболее близкими к изотопному составу азота атмосферы как в надземной (–0.08‰), так и в подземной (0.03‰) частях растения.

Для растений 4-месячного возраста изотопные данные уже дают такую возможность. При использовании для расчета показателей изотопного состава азота в надземной части растения вклад фиксированного из атмосферы азота в питание составил 55% для *A. levieri*, 34% – для *O. kubanensis* и 15% – для *H. caucasicum* (см. табл. 2). В полевых условиях для двух первых видов при использовании для расчета величины $\delta^{15}N$ надземной части растений ранее были получены более высокие показатели (около 70% – по результатам определения естественной концентрации $^{15}N$ и свыше 90% – в эксперименте с разбавлением изотопной метки [12]).

Исключение представляет *A. vulneraria*, для которого величина $\delta^{15}N$ в надземной части растения такая же (–1.19‰), как и у *T. polyphyllum*, что не позволяет оценить вклад азотфиксации в его питание. В полевых условиях для *A. vulneraria* была показана заметно меньшая роль азотфиксации в обеспечении растения азотом, несмотря на активное формирование клубеньков [12].

В отличие от надземной части изотопный состав азота в корнях не позволяет рассчитать вклад азотфиксации в азотное питание многолетних бобовых растений альпийского пояса в первый год их роста, так как корни *T. polyphyllum* характеризовались наиболее близким к атмосферному значением $\delta^{15}N$ не только в возрасте 2.5 мес., но и в 4 мес.

Оценка вклада азотфиксации в азотное питание растений оказалась неожиданной. Она свидетельствует о том, что виды, наиболее активно формирующие клубеньки (*A. vulneraria* и *H. caucasicum*), в меньшей степени использует биологический азот для своего питания. Такой факт не может не вызвать вопроса, тем более что клубеньки *A. vulneraria* и *H. caucasicum* заметно обогащены изотопом $^{15}N$, и известна прямая связь между такой обогащенностью и эффективностью азотфиксации [5].

Ранее [12], обсуждая относительно небольшое участие атмосферного азота в питании *A. vulneraria*, мы обращали внимание на принципиально меньшую глубину корневой системы у этого растения, что могло повлиять на результат проведенной оценки. Поскольку в условиях вегетационного эксперимента этот фактор нивелируется, то мы рассматриваем другую причину, которая может привести к снижению оценки участия азотфиксации в азотном питании растений, активно формирующих клубеньки, – фракционирование изотопов между симбионтами.

Обычно считается, что поскольку на долю клубеньков приходится менее 10% от общего азота в растении (3 и 6% для *A. vulneraria* и *H. caucasicum*), то их обогащение изотопом $^{15}N$ не приводит к заметному обеднению тяжелым изотопом пула элемента в растении. Величина $\delta^{15}N$ бобового растения оказывается приближенной к атмосферному азоту [27, 28], и эффект фракционирования можно не учитывать при расчете вклада азотфиксации в его питание [5].

Однако совершенно очевидно, что при накоплении тяжелого изотопа азота в клубеньках небольшие отрицательные значения $\delta^{15}N$ в других частях бобовых растений связаны с фракциони-

рованием изотопов между клубеньковыми бактериями и растением-хозяином. Если, например, принять пул азота бактерий за 5% от общего количества азота в растении, а величину $\delta^{15}N$ этого пула за 6.0‰, то при фракционировании изотопов обеспечивается снижение величины $\delta^{15}N$ растения на 0.3‰ относительно азота атмосферы. При большом различии величин $\delta^{15}N$ между бобовым и контрольным видами (3–5‰) такой эффект действительно не окажет существенного влияния на расчетный показатель. Однако при небольшом различии (1–2‰), часто наблюдаемом для растений в альпийских и субальпийских экосистемах [7, 10, 12], игнорирование фракционирования может привести к заметной (10–20%) недооценке вклада азотфиксации в питание бобовых. Очевидно, что в таких случаях следует принимать во внимание поправку на фракционирование изотопов между симбионтами.

Кроме того, *A. vulneraria* представляет особый случай, когда не только клубеньки, но и корни в целом характеризуются тяжелым изотопным составом азота. Обычно более тяжелый изотопный состав азота в корнях связывают с фракционированием изотопов между микоризными грибами (часть мицелия которых находится в корнях) и растением-хозяином [26, 28]. Конкретная причина аккумуляции $^{15}N$ в корнях *A. vulneraria* не известна, но совершенно очевидно, что фракционирование изотопов между частями этого растения приводит к формированию наиболее легкого (среди всех изученных нами азотфиксирующих видов бобовых) изотопного состава азота в его надземной части. При расчете эффективности азотфиксации по величине $\delta^{15}N$ в надземной части растения фактор фракционирования изотопов не позволяет идентифицировать ее наличие у *A. vulneraria* в условиях вегетационного эксперимента и, очевидно, дает заниженный показатель при анализе растения в полевых условиях [12]. На долю «тяжелых» корней у *A. vulneraria* приходится 16% общего пула азота, что дает уменьшение $\delta^{15}N$ в надземной части растения на 0.5‰.

Для наиболее точного расчета доли симбиотической азотфиксации в питании бобовых растений следует использовать средневзвешенное для всего растения значение $\delta^{15}N$. Это легко осуществить в условиях вегетационного эксперимента, сложнее – при анализе сельскохозяйственных культур и гораздо более проблематично – при изучении естественных экосистем. Проведенные нами расчеты по средневзвешенному показателю $\delta^{15}N$ внесли существенную корректировку в значение $N_{биол}$, увеличив его с 0 до 51% для *A. vulneraria* и с 15 до 32% для *H. caucasicum* (см. табл. 2). В обоих случаях увеличение показателя заслуживает доверия, поскольку связано с использованием в расчете статистически значимо больших значений $\delta^{15}N$ в корнях (*A. vulneraria*) и клубеньках (*A. vulneraria* и *H. caucasicum*) растений. Уменьшение $N_{биол}$ для двух других видов бобовых не столь очевидно, поскольку определяется меньшими (но статистически незначимо) значениями $\delta^{15}N$ в корнях и отсутствием данных по клубенькам.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние бобовые растения альпийского пояса Северо-Западного Кавказа обладают симбиотической азотфиксацией, которая проявляется в первый год их развития. Фракционирование изотопов между симбионтами может приводить к формированию “легкого” изотопного состава азота в надземной части растения и стать причиной получения заниженных показателей при расчете доли симбиотически фиксированного азота. Для наиболее корректной ее оценки по изотопным данным следует ориентироваться на средневзвешенное для всего растения (включая клубеньки) значение $\delta^{15}N$. Поскольку в полевых условиях (особенно в естественных экосистемах) это представляет существенную методическую проблему, то для расчета вклада симбиотической азотфиксации в азотное питание растения следует определять изотопный состав азота в листьях, корнях и клубеньках и при необходимости (в случае наличия существенных пулов азота с большой разницей изотопного состава) вводить поправки на фракционирование изотопов.

Работа выполнена при поддержке РНФ (проект № 16-14-10208).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Cleveland C.C., Townsend A.R., Schimel D.S.* et al. Global patterns of terrestrial biological nitrogen ($N_2$) fixation in natural ecosystems // Glob. Biogeochem. Cycle. 1999. V. 13. P. 623–645.
2. *Galloway J.N., Dentener F.J., Capone D.G.* et al. Nitrogen cycles: past, present, and future // Biogeochemistry. 2004. V. 70. P. 153–226.
3. *Vitousek P.M., Menge D.N.L., Reed S.C., Cleveland C.C.* Biological nitrogen fixation: rates, patterns and ecological controls in terrestrial ecosystems // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2013. V. 368. Art. 20130119.
4. *Wang J., He Q., Wu Y.* et al. Effects of pioneer $N_2$-fixing plants on the resource status and establishment of neighboring non-$N_2$-fixing plants in a newly formed glacier floodplain, eastern Tibetan Plateau // Plant Soil. 2020.
5. *Shearer G., Kohl D.H.* $N_2$-fixation in field settings: Estimation based on natural $^{15}N$ abundance // Aust. J. Plant Physiol. 1986. V. 13. P. 699–756.
6. *Andrews M., James E.K., Sprent J.I.* et al. Nitrogen fixation in legumes and actinorhizal plants in natural ecosystems: values obtained using $^{15}N$ natural abundance // Plant Ecology Diversity. 2011. V. 4. P. 131–140.

7. *Bowman W.D., Schardt J.C., Schmidt S.K.* Symbiotic $N_2$-fixation in alpine tundra: ecosystem input and variation in fixation rates among communities // Oecologia. 1996. V. 108. P. 345–350.
8. *Arnone III J.A.* Symbiotic $N_2$ fixation in a high Alpine grassland: effects of four growing seasons of elevated $CO_2$ // Functional Ecology. 1999. V. 13. P. 383–387.
9. *Holzmann H.-P., Haselwandter K.* Contribution of nitrogen fixation to nitrogen nutrition in an alpine sedge community (*Caricetum currulae*) // Oecologia. 1988. V. 76. P. 298–302.
10. *Jacot K.A., Lüscher A., Nösberger J., Hartwig U.A.* Symbiotic $N_2$ fixation of various legume species along an altitudinal gradient in the Swiss Alps // Soil Biol. Biochem. 2000. V. 32. P. 1043–1052.
11. *Макаров М.И., Малышева Т.И., Ермак А.А.* и др. Симбиотическая азотфиксация в сообществе альпийской лишайниковой пустоши Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник) // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1504–1512.
12. *Makarov M.I., Onipchenko V.G., Malysheva T.I.* et al., Determinants of $^{15}N$ natural abundance in leaves of co-occurring plant species and types within an alpine lichen heath in the Northern Caucasus // Arctic, Antarctic, Alpine Research. 2014. V. 46. P. 581–590.
13. *Jacot K.A., Lüscher A., Nösberger J., Hartwig U.A.* The relative contribution of symbiotic $N_2$ fixation and other nitrogen sources to grassland ecosystems along an altitudinal gradient in the Alps // Plant Soil. 2000. V. 225. P. 201–211.
14. *Soudzilovskaia N.A., Aksenova A.A., Makarov M.I.* et al. Legumes affect alpine tundra community composition via multiple biotic interactions // Ecosphere. 2012. V. 3. Article Number UNSP 33.
15. *Gentili F.G., Huss-Danell K.* The $\delta^{15}N$ value of $N_2$ fixing actinorhizal plants and legumes grown with $N_2$ as the only nitrogen source // Symbiosis. 2019. V. 79. P. 213–219.
16. *Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин В.А.* Изменения свойств горно-луговых альпийских почв Северо-Западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 4. С. 5–12.
17. *Макаров М.И., Лавренов Н.Г., Онипченко В.Г.* и др. Азотное питание растений альпийской лишайниковой пустоши в условиях обогащения почвы элементами минерального питания // Экология. 2020. № 2. С. 83–89. [*Makarov M.I., Lavrenov N.G., Onipchenko V.G* et al. Nitrogen nutrition of plants in an alpine lichen heath under the conditions of soil enrichment with biogenic elements // Rus. J. of Ecology. 2020. V. 51. № 2. P. 99–106.]
18. *Sprent J.I.* Biological nitrogen fixation associated with angiosperms in terrestrial ecosystems // Nutrient acquisition by plants. Ecological Studies (Analysis and synthesis). Berlin, Heidelberg: Springer, 2005. V. 181. P. 89–115.
19. *Gigon A.* Positive interaktionen in einem alpinen Blumenpolster // Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 1999. V. 11. P. 321–330.
20. *Thomas B.D., Bowman W.D.* Influence of $N_2$-fixing *Trifolium* on plant species composition and biomass production in alpine tundra // Oecologia. 1998. V. 115. P. 26–31.
21. *Dijkstra P., Ishizu A., Doucett R.R.* et al. $^{13}C$ and $^{15}N$ natural abundance of the soil microbial biomass // Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 3257–3266.
22. *Dijkstra P., LaViolette C.M., Coyle S.C.* et al. $^{15}N$ enrichment as an integrator of the effects of C and N cycling on microbial metabolism and ecosystem function // Plant Soil. 2008. V. 115. P. 189–198.
23. *Coyle J.S., Dijkstra P., Doucett R.R.* et al. Relationships between C and N availability, substrate age, and natural abundance $^{13}C$ and $^{15}N$ signatures of soil microbial biomass in a semiarid climate // Soil Biol. Biochem. 2009. V. 41. P. 1605–1611.
24. *Hobbie E.A., Jumpponen A., Trappe J.* Foliar and fungal $^{15}N : {}^{14}N$ ratios reflect development of mycorrhizae and nitrogen supply during primary succession: testing analytical models // Oecologia. 2005. V. 146. P. 258–268.
25. *Hobbie E.A., Hobbie J.E.* Natural abundance of $^{15}N$ in nitrogen-limited forests and tundra can estimate nitrogen cycling through mycorrhizal fungi: a review // Ecosystems. 2008. V. 11. P. 815–830.
26. *Макаров М.И., Бузин И.С., Тиунов А.В.* и др. Изотопный состав азота в почвах и растениях горно-тундровых экосистем Хибин // Почвоведение. 2019. № 10. С. 1185–1197.
27. *Handley L.L.* Diazotrophy and $\delta^{15}N$ biology and environment // Proc. Royal Ir. Acad. 2002. V. 102. P. 49–51.
28. *Hobbie E.A., Macko S.A., Williams M.* Correlations between foliar $\delta^{15}N$ and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions // Oecologia. 2000. V. 122. P. 273–283.

*ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 21–30*

*УДК 631.671*

# КСЕРОФИТИЗАЦИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ВОЛГО-АХТУБИНСКОЙ ПОЙМЫ

**© 2021 г. А. В. Чувашов[a], В. Б. Голуб[a, *]**

[a]*Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия 445003 Тольятти, ул. Комзина, 10*

**e-mail: vbgolub2000@gmail.com*

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.
После доработки 09.06.2020 г.
Принята к публикации 15.06.2020 г.

Приведены данные о результатах геоботанических исследований на стационарной трансекте длиной 27.7 км, пересекающей северную часть Волго-Ахтубинской поймы, на которой расположено 88 геоботанических пробных площадок. Трансекта заложена в 1955 г. до создания на Волге крупнейших гидроузлов. В результате их работы среднегодовой объем водного стока в Волго-Ахтубинской пойме во время половодий с 1959 г. по настоящее время уменьшился на 10–15%, составляя 40–45% от общегодового водного стока. Сброс воды с большой высоты из Волгоградского водохранилища придает ей большую кинетическую энергию, что приводит к углублению русла Волги в северной части поймы. Поэтому одни и те же объемы попусков из водохранилища во время половодий обеспечивают все меньший уровень подъема воды и, как следствие, сокращение площади затопления поймы. В результате обследований в 1982, 2008 и 2019 гг. было установлено, что в районе поймы, пересекаемой трансектой, в течение 64 лет идет ксерофитизация растительного покрова. Кроме изменений растительности, вызванных ухудшением увлажнения поймы, наблюдаются смены фитоценозов из-за инвазии новых видов, среди них наиболее значительное влияние на естественный растительный покров оказывает североамериканский *Fraxinus pennsylvanica*.

*Ключевые слова:* экосистемы речных пойм, долина Нижней Волги, регулирование водного стока, антропогенная динамика растительности

**DOI:** 10.31857/S0367059721010030

Большие реки и их поймы занимают центральное место в развитии цивилизации. Вдоль таких рек сейчас проживает около 2.7 млрд человек. Речные долины характеризуются одним из самых высоких мест биоразнообразия на Земле и относятся к наиболее продуктивным ландшафтам. Тем не менее ряд антропогенных факторов, в том числе сооружение дамб, трансформация гидрологии, загрязнение, интродукция растений, вызывают опасения в их целостности в будущем. Скорость и масштабы изменений природных условий в поймах настолько велики, что огромные и потенциально непоправимые их преобразования могут произойти в течение ближайших десятилетий. При этом возможен коллапс экосистем на некоторых крупных реках, в связи с чем приоритизация судьбы великих речных коридоров мира весьма актуальна [1, 2].

Наиболее разрушительным для пойменных экосистем является перегораживание рек плотинами. Выше плотины создаются водохранилища, где фактически полностью уничтожаются сложившиеся за тысячелетия природные комплексы [3]. Подсчитано [4], что первоначальная площадь пойм во всем мире за счет постройки водохранилищ сократилась примерно на 90%. В последнее столетие сооружение плотин на больших реках связано с созданием гидроэлектростанций. За счет водохранилищ регулируют водный сток реки, русло которой находится ниже плотины (в нижем бьефе). Это регулирование водного стока проводится в интересах энергетики. Изменение режима водного стока нарушает функционирование природных экосистем в сохранившихся участках пойм рек [5].

В результате гидростроительства к началу 1970-х годов на самой крупной реке Европы – Волге и в ее бассейне сохранился лишь один большой регион с естественной пойменной растительностью. Это долина Нижней Волги, которая включает в себя Волго-Ахтубинскую пойму и дельту Волги. Существование в долине Нижней Волги, пересекающей аридную зону, сообществ с луговой, болотной и лесной растительностью обусловлено регулярными специальными попусками воды в нижний бьеф Волгоградского гидро-

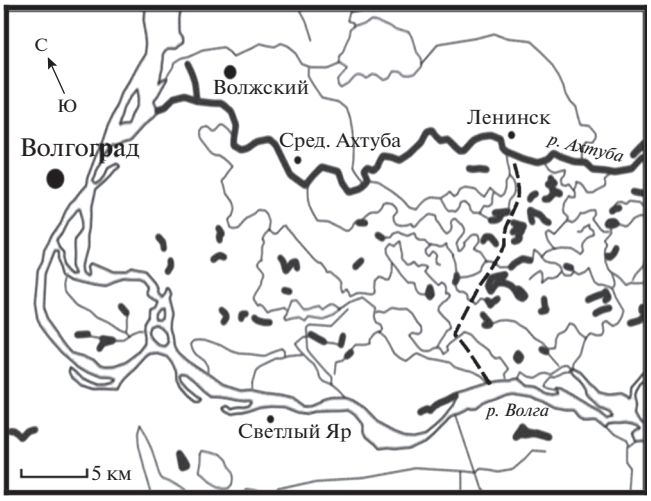



**Рис 1.** Схематическая карта северной части Волго-Ахтубинской поймы: пунктиром обозначена геоботаническая трансекта.

узла. С 1959 г. они заменили естественные половодья, которые отличались большей продолжительностью и более высоким уровнем подъема воды.

Мы предполагали, что к 2019 г. на севере Волго-Ахтубы уже произошла адаптация растительного покрова к новому гидрологическому режиму, поэтому основной целью нашей работы была проверка этой гипотезы. Следовало ответить на вопрос: “Имеют ли до сих пор место направленные изменения флоры и состава растительных сообществ в северной части Волго-Ахтубинской поймы, вызванные сокращением объемов половодий, или они приостановились?”.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в северной части Волго-Ахтубинской поймы (рис. 1). Данные о гидрологии получены в органах гидрометеослужбы. За объем половодий условно принимали сток воды в створе Волгоградской ГЭС в течение второго квартала. В этот период проводятся специальные попуски воды в нижний бьеф гидроузла [6]. Доля водного стока во время половодий после его зарегулирования уменьшилась и стабильно составляет 40–45% от его годового стока в последние десятилетия (табл. 1). Тем не менее средний уровень максимального подъема воды во время половодий по рейке водомерного поста в г. Волгограде почти монотонно снижался с 1960 г. по 2019 г. Это связано с тем, что на отрезке около 100 км от плотины углубляется русло реки [7].

Уменьшение мощности половодий, отстаивание воды в Волгоградском водохранилище перед сбросом ее в нижний бьеф плотины привели к сокращению аллювиальных наносов. Так, по наблюдениям в дельте Волги сток взвешенных наносов уменьшился почти в 2 раза в сравнении с существовавшим до создания Волгоградского водохранилища [8].

Кроме гидрологических факторов, на растительный покров Волго-Ахтубинской поймы большое влияние оказывает сельскохозяйственная эксплуатация этой территории. К третьему учету (2008 г.) в районе расположения трансекты резко сократилось поголовье скота [9]. Однако при уменьшении количества сельскохозяйственных животных из-за небольшого размера фермерских хозяйств и принадлежащих им лугов возросли пастбищные нагрузки вблизи мест содержания скота в пойме. В то же время труднодоступные и удаленные от ферм луга оказались заброшены, травостой на них не скашивают по несколько лет и не используют под выпас. Не выкашиваются также и участки с грубым травостоем низкого кормового достоинства, например с доминированием *Carex acuta* и *Glycyrrhiza glabra*.

Изменения гидрологических, климатических факторов и особенностей хозяйственного исполь-

**Таблица 1.** Гидрологические характеристики половодий

| Годы | Среднегодовой сток, км$^3$ | Средний сток за второй квартал | | Максимальный уровень подъема воды по рейке водомерного поста в г. Волгограде, см |
|---|---|---|---|---|
| | | км$^3$ | в % к годовому стоку | |
| 1940–1949 | 253 | 148 | 58 | 813 |
| 1950–1959 | 252 | 130 | 52 | 790 |
| 1960–1969 | 229 | 102 | 45 | 798 |
| 1970–1979 | 229 | 96 | 42 | 783 |
| 1980–1989 | 254 | 99 | 39 | 789 |
| 1990–1999 | 278 | 124 | 44 | 770 |
| 2000–2009 | 258 | 117 | 45 | 741 |
| 2010–2019 | 239 | 97 | 41 | 710 |

зования угодий в районе Волго-Ахтубинской поймы привело к перестройке ее фауны, в частности состава пролетающих и гнездящихся птиц [10].

**Геоботанические исследования.** Существуют различные подходы для оценки долговременной динамики растительности. Более надежные выводы об изменениях в растительном покрове дают учеты на постоянных площадках [11–15]. Мы использовали именно этот метод – сравнение геоботанических описаний, сделанных на одних и тех же учетных площадках.

В 1955 г. Прикаспийской экспедицией Московского госуниверситета в районе г. Ленинска в Волгоградской области была заложена геоботаническая трансекта. Она была проложена до введения в строй в 1957 г. Куйбышевского гидроузла, работа которого в наибольшей степени влияет на гидрологический режим низовий Волги [16]. Общая длина трансекты – 27.7 км, ее линия была нанесена на аэрофотоснимки. Расположение учетных площадок отмечено наколками на аэрофотоснимках, на обратной стороне которых указаны их номера. Сохранились полевые дневники участников Прикаспийской экспедиции, в которых имеется подробная характеристика мест расположения пробных площадок и геоботанические описания, сделанные на них. Описания включают список видов растений с указанием их обилия в процентах проективного покрытия. После 1955 г. авторы настоящей статьи посещали трансекту в 1982, 2008 и 2019 гг. Геоботанические описания проводили в тех же местах, что и в 1955 г. В 2008 г. географические координаты пробных площадок были зафиксированы с помощью GPS-приемника, поэтому эти площадки в 2019 г. практически полностью совпадали с их местоположением в 2008 г.

Для анализа мы использовали только описания площадок, которые посещали все четыре года исследований, – всего 88. Полевые исследования в 1955 и 2008 гг. проводили в августе, в 1982 и 2019 гг. – в июле.

Обилие растений, выраженное в процентах проективного покрытия, при обработке было переведено в баллы: менее 1% – +; 1–5% – 1; 6–15% – 2; 16–25% – 3; 26–50% – 4; более 50% – 5.

**Обработка данных.** Основную обработку описаний проводили с помощью пакета программ JUICE [17]. Экологические условия (увлажнение, богатство и засоленность почвы, пастбищная дигрессия) определяли по шкалам Л.Г. Раменского [18]. По данным шкалы увлажнения мы решали также вопрос, к какой экологической группе относить те или иные виды по их отношению к влаге. Для такой оценки использовали середину интервала диапазона, при котором вид указывается в шкалах при наибольшем обилии: имеющие средние значения менее 69-й ступени условно относили к ксерофитам, 70–88-й – к мезофитам, 89–99-й – к гелофитам, более 98-й – к гигрофитам.

Дополнительно к шкалам Раменского для выявления направления изменений растительности применили DCA-ординацию геоботанических описаний с помощью встроенного в пакет программ JUICE модуля “Ordinations”.

Названия сосудистых растений даны по “Flora Europaea” [19]. Некоторые виды растений, которые плохо различались между собой, были объединены в агрегации (agr.), а также понимались в широком смысле (s.l.) или как сумма таксонов: *Alisma lanceolatum* + *A. plantago-aquatica, Atriplex* agr. = *A. aucheri* + *A. micrantha* + *A. nitens* + *A. oblongifolia* + *A. patens* + *A. patula* + *A. prostrata, Bidens frondosa* + *B. tripartita, Carex acutiformis* + *C. melanostachya, Equisetum* × *moorei* + *E. ramosissimum, Linaria* agr. = *L. biebersteinii* + *L. x kocianovicii* + *L. vulgaris, Lythrum salicaria* + *L. virgatum, Plantago major* s.l.= *P. major* + *P. major* ssp. *intermedia, Rorippa palustris* + *R. brachycarpa, Scirpus maritimus* s.l. = *S. m.* ssp. *maritimus* + *Bolboschoenus glaucus, Vicia cracca* + + *V. tenuifolia*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Флористический состав.** Поскольку прежде всего нас интересовал вопрос: “Имеют ли место направленные изменения флоры?”, то для ответа на него мы составили табл. 2. В верхнюю ее часть поместили виды, которые направленно увеличивали встречаемость от первого к последнему учету, а в нижнюю – направленно ее уменьшали. В таблице список видов ограничен только теми, встречаемость которых в геоботанических описаниях хотя бы в каком-либо году наблюдений превышала 10%. При таких принятых условиях 8 видов растений и их агрегаций направленно увеличивали встречаемость, 11 – уменьшали.

**Растительные сообщества.** Наибольшее значение для оценки динамики растительных сообществ на трансекте представляет рассмотрение тех из них, которые расположены вблизи крайних точек градиента увлажнения в Волго-Ахтубинской пойме. Яркими маркерами таких местообитаний здесь являются сообщества с доминированием *Carex acuta* и *Quercus robur.* Фитоценозы с доминированием первого вида располагаются по краям временных водотоков, по периферии озер и на днищах межгривных понижений, второго – на высоких гривах.

На трансекте площадок с доминированием *Carex acuta*, на которых проективное покрытие вида превышало 50%, в 1955 г. было 5 (табл. 3). К сообществам с доминированием *Quercus robur* мы отнесли те из них, в которых сомкнутость крон деревьев превышала 25%. Пробных площадок с такими фитоценозами в 1955 г. было 6 (табл. 4).

**Таблица 2.** Таксоны, встречаемость которых направленно изменилась

| Таксон | Год | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1955 | 1982 | 2008 | 2019 |
| Встречаемость увеличивали | | | | |
| *Carex acutiformis* + *C. melanostachya* | $31^2$ | $35^1$ | $45^1$ | $66^2$ |
| *Calamagrostis epigejos* | $25^1$ | $35^+$ | $35^+$ | $44^+$ |
| *Quercus robur* | $9^4$ | $10^4$ | $11^4$ | $12^4$ |
| *Potentilla reptans* | $7^+$ | $10^+$ | $11^+$ | $15^1$ |
| *Fraxinus pennsylvanica* | $3^1$ | $10^+$ | $22^+$ | $24^1$ |
| *Equisetum* × *moorei* + *E. ramosissimum* | $2^+$ | $6^+$ | $10^+$ | $11^+$ |
| *Artemisia pontica* | $1^+$ | $14^+$ | $12^+$ | $16^+$ |
| *Glycyrrhiza glabra* | $1^1$ | $7^+$ | $9^4$ | $12^2$ |
| Встречаемость уменьшали | | | | |
| *Bromus inermis* | $55^2$ | $52^1$ | $43^+$ | $39^1$ |
| *Stachys palustris* | $45^+$ | $41^+$ | $24^+$ | $9^+$ |
| *Butomus umbellatus* | $43^1$ | $25^+$ | $11^+$ | $6^+$ |
| *Achillea cartilaginea* | $35^1$ | $27^+$ | $11^+$ | $1^+$ |
| *Carex acuta* | $32^2$ | $19^2$ | $14^2$ | $8^1$ |
| *Artemisia abrotanum* | $27^1$ | $26^+$ | $24^+$ | $16^+$ |
| *Mentha arvensis* | $26^+$ | $23^+$ | $8^2$ | $5^+$ |
| *Sagittaria sagittifolia* | $23^1$ | $11^1$ | $1^+$ | . |
| *Lysimachia vulgaris* | $22^+$ | $19^+$ | $15^+$ | $8^+$ |
| *Veronica longifolia* | $17^+$ | $15^+$ | $5^+$ | $1^+$ |
| *Rumex ucranicus* | $15^+$ | $2^+$ | . | . |

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 надстрочными индексами показаны в баллах медианы обилия растений.

**Показатели шкал Л.Г. Раменского.** Для каждого геоботанического описания, сделанного на трансекте, были рассчитаны показатели шкал Раменского. Средние их значения свидетельствуют о происходящем иссушении поймы в районе трансекты (табл. 5). Возможно, что к 2019 г. увеличилось содержание солей в почве, о чем говорит рост показателя богатства и засоленности почвы.

**DCA-ординация.** Как первая, так и вторая оси DCA-ординации являются комплексными, отражающими одновременно увлажнение почвы и пастбищную дигрессию (рис. 2, табл. 6). При движении вдоль первой оси увлажнение увеличивается, а пастбищная дигрессия уменьшается. Вдоль второй оси знаки коэффициентов корреляции имеют противоположные значения: вверх по оси увлажнение увеличивается, а пастбищная дигрессия уменьшается. Показатели шкалы богатства и засоленности почвы оказались не связанными ни с первой, ни со второй осью DCA-ординации.

"Облака" геоботанических описаний в осях DCA-ординации от 1955 г. к 2019 г. смещались влево и вниз, что свидетельствует об уменьшении увлажнения и росте пастбищной дигрессии местообитаний, на которых сделаны описания. Это подтверждается последовательным снижением средних значений проекций геоботанических описаний на осях 1 и 2 DCA-ординации (табл. 7). Видна также тенденция к расширению "облаков" геоботанических описаний, особенно вдоль второй оси DCA-ординации, что отражается в однонаправленном увеличении дисперсий.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Из видов растений, встречаемость которых увеличилась, четыре (*Calamagrostis epigejos, Equisetum* × *moorei* + *E. ramosissimum, Artemisia pontica*, *Glycyrrhiza glabra*) – ксерофиты, причем последний относится к видам, плохо переносящим регулярное сенокошение. Можно также заметить, что агрегация видов *Equisetum* × *moorei* + *E. ramosissi-*

**Таблица 3.** Характерные группы таксонов на пробных площадках, на которых в 1955 г. были представлены сообщества с доминированием *Carex acuta*

| Таксон | Год | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1955 | 1982 | 2008 | 2019 |
| *Carex acuta* | $100^{5}$ | $80^{4}$ | $80^{+}$ | $40^{+}$ |
| *Stachys palustris* | $100^{1}$ | $60^{+}$ | $60^{+}$ | $20^{+}$ |
| *Eleocharis palustris* + *E. uniglumis* | $60^{1}$ | $80^{+}$ | $60^{+}$ | $60^{3}$ |
| *Lythrum salicaria* + *L. virgatum* | $60^{1}$ | $40^{+}$ | $60^{1}$ | $40^{+}$ |
| *Cirsium arvense* | $40^{1}$ | $40^{+}$ | $60^{1}$ | $40^{+}$ |
| *Achillea cartilaginea* | $40^{1}$ | $100^{+}$ | $40^{+}$ | . |
| *Butomus umbellatus* | $80^{1}$ | $80^{+}$ | $40^{+}$ | $20^{+}$ |
| *Lysimachia vulgaris* | $60^{1}$ | $80^{+}$ | . | $20^{1}$ |
| *Sagittaria sagittifolia* | $60^{1}$ | $40^{1}$ | . | . |
| *Polygonum amphibium* | $40^{1}$ | $40^{1}$ | $20^{+}$ | . |
| *Alisma lanceolatum* + *A. plantago-aquatica* | $20^{1}$ | $60^{+}$ | $80^{+}$ | $20^{+}$ |
| *Beckmannia eruciformis* | . | $40^{+}$ | $60^{+}$ | $20^{+}$ |
| *Scirpus lacustris* | $20^{1}$ | $40^{+}$ | $60^{+}$ | $20^{4}$ |
| *Mentha arvensis* | $20^{+}$ | $40^{+}$ | $40^{1}$ | . |
| *Rorippa palustris* + *R. brachycarpa* | $20^{+}$ | $40^{+}$ | $40^{+}$ | . |
| *Rubia tatarica* | $20^{+}$ | . | $60^{+}$ | $60^{2}$ |
| *Vicia cracca* + *V. tenuifolia* | $20^{+}$ | . | $60^{2}$ | $60^{1}$ |
| *Convolvulus arvensis* | $20^{1}$ | . | $40^{+}$ | $80^{+}$ |
| *Gratiola officinalis* | . | $20^{+}$ | $60^{+}$ | $40^{1}$ |
| *Phragmites australis* | $20^{+}$ | . | $40^{1}$ | $40^{2}$ |
| *Calystegia sepium* | . | $20^{1}$ | $40^{+}$ | $40^{+}$ |
| *Bidens frondosa* + *B. tripartita* | $20^{1}$ | . | $60^{+}$ | $20^{+}$ |
| *Sonchus arvensis* | . | . | $60^{+}$ | . |
| *Plantago major* s.l. | . | $20^{+}$ | $40^{+}$ | . |
| *Scirpus maritimus* s.l. | . | $20^{+}$ | $40^{+}$ | $20^{3}$ |
| *Inula britannica* | $20^{1}$ | $20^{1}$ | $40^{+}$ | $20^{+}$ |
| *Lycopus exaltatus* | . | . | $40^{+}$ | . |
| *Polygonum minus* | . | . | $40^{+}$ | . |
| *Rumex stenophyllus* | . | . | $40^{+}$ | . |
| *Carex acutiformis* + *C. melanostachya* | . | $20^{4}$ | $20^{4}$ | $80^{3}$ |
| *Xanthium strumarium* s.l. | . | . | $20^{+}$ | $80^{1}$ |
| *Galium rubioides* | $20^{2}$ | . | $20^{+}$ | $40^{1}$ |
| *Bromus inermis* | . | $20^{+}$ | $20^{+}$ | $40^{+}$ |
| *Calamagrostis epigejos* | . | . | . | $40^{1}$ |
| *Poa angustifolia* | . | . | . | $40^{+}$ |

Примечание. Здесь и в табл. 4 полужирными линиями обведены характерные группы таксонов.

**Таблица 4.** Характерные группы видов на пробных площадках в сообществах с доминированием *Quercus robur*

| Таксон | Год | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1955 | 1982 | 2008 | 2019 |
| *Quercus robur* | $100^5$ | $100^4$ | $100^4$ | $100^4$ |
| *Carex acutiformis* + *C. melanostachya* | $100^2$ | $100^1$ | $83^2$ | $100^2$ |
| *Bromus inermis* | $100^1$ | $33^+$ | $33^+$ | $33^1$ |
| *Elymus repens* | $83^1$ | $100^1$ | $50^2$ | $100^1$ |
| *Asparagus officinalis* | $67^+$ | $100^+$ | $50^+$ | $100^+$ |
| *Convolvulus arvensis* | $67^+$ | $100^+$ | $33^+$ | $33^+$ |
| *Ulmus laevis* | $50^+$ | $33^+$ | $50^+$ | $83^1$ |
| *Cirsium arvense* | $33^1$ | $83^+$ | $67^+$ | $33^+$ |
| *Xanthium strumarium* s.l. | $67^+$ | . | . | . |
| *Inula britannica* | $67^+$ | $17^+$ | . | . |
| *Lactuca serriola* | . | $100^+$ | $83^+$ | $83^+$ |
| *Poa angustifolia* | . | $100^1$ | $33^+$ | $50^2$ |
| *Linaria* agr. | . | $67^+$ | $50^+$ | $67^+$ |
| *Carex praecox* | . | $67^1$ | $100^+$ | $83^2$ |
| *Cannabis sativa* var. *spontanea* | . | $50^+$ | $83^1$ | $100^+$ |
| *Atriplex* agr. | . | $33^+$ | $83^+$ | $67^+$ |
| *Agrimonia eupatoria* | . | $50^+$ | $67^+$ | $67^+$ |
| *Artemisia austriaca* | . | $50^+$ | $67^+$ | $67^+$ |
| *Fallopia convolvulus* | . | $50^+$ | $67^+$ | $33^+$ |
| *Fraxinus pennsylvanica* | . | $50^+$ | $67^+$ | $67^1$ |
| *Prunus spinosa* | . | . | $67^+$ | $50^+$ |
| *Chenopodium album* | . | $17^+$ | $50^+$ | $67^+$ |

**Таблица 5.** Средние значения ступеней шкал Раменского

| Шкала | Год | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1955 | 1982 | 2008 | 2019 |
| Увлажнения | 78 ± 12 | 76 ± 12 | 71 ± 11 | 70 ± 10 |
| Пастбищной дигрессии | 3 ± 0.5 | 4 ± 0.8 | 4 ± 0.8 | 4 ± 0.9 |
| Богатства и засоленности почвы | 14 ± 1.4 | 14 ± 1.3 | 14 ± 1.3 | 15 ± 1.6 |

*mum* часто приурочена к нарушенным местообитаниям [20]. Более чем вдвое увеличилась встречаемость агрегации мезофитно-гигрофитного комплекса *Carex acutiformis* + *C. melanostachya,* который замещает более гигрофитный вид *Carex acuta*. Возросшую встречаемость мезофитного растения *Potentilla reptans* можно объяснить его жизненной стратегией, которая близка к эксплерентам [21, 22].

С 1955 г. непрерывно нарастает встречаемость *Fraxinus pennsylvanica*. Это растение стали выращивать в долине Нижней Волги, начиная с 1918 г. В 1930-х годах его культивировали по всей долине вплоть до взморья Каспия [23, 24]. Теперь этот

вид распространяется самостоятельно и нередко вытесняет из естественных сообществ *Salix alba*, а иногда и *S. triandra*. При отсутствии регулярного сенокошения *F. pennsylvanica* может внедряться в травяные фитоценозы, превращая их в лесные.

Среди уменьшивших встречаемость видов – гигрофиты *Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus,* гелофиты *Carex acuta, Stachys palustris, Lysimachia vulgaris, Mentha arvensis, Artemisia abrotanum* и мезофиты *Achillea cartilaginea, Bromus inermis, Veronica longifolia*. Полностью выпал из состава флоры на трансекте еще в 2008 г. *Rumex ucranicus* – индикатор свежих песчаных наносов. Исчезновение этого растения было отмечено в 2010 г. и на другой трансекте Прикаспийской экспедиции в южной части Волго-Ахтубинской поймы [25]. Это явление можно связать с уменьшением аллювиальных наносов, которое произошло после зарегулирования водного стока Волги.

Из числа доминировавших на трансекте растений выбыл злак *Bromus inermis*, значительно утратил свою роль как доминант *Carex acuta*, зато чаще как доминант стал встречаться ксерофит *Glycyrrhiza glabra*.

На 5 площадках, где в 1955 г. доминировал *Carex acuta*, постепенно происходила ксерофитизация сообществ. Вначале из их состава выпали гидрофиты (*Sagittaria sagittifolia)* и гелофиты (*Lysimachia vulgaris*, *Polygonum amphibium*), на смену которым пришли мезофиты (*Beckmannia eruciformis*, *Rubia tatarica*, *Vicia cracca* + *V. tenuifolia, Convolvulus arvensis*, *Gratiola officinalis*, *Bromus inermis*). В 2019 г. на этих площадках появились еще и виды ксерофитного характера (*Calamagrostis epigejos* и *Poa angustifolia*). Начал выпадать из флористического состава сообществ и утратил роль доминанта *C. acuta*. Преобладать по обилию на учетных площадках стали агрегации видов *Eleocharis palustris* + *E. uniglumis* и *Carex acutiformis* + *C. melanostachya*.

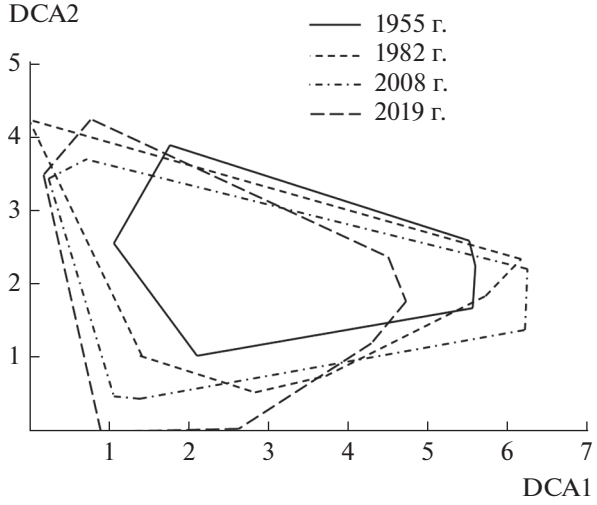



**Рис. 2.** Диаграмма DCA-ординации геоботанических описаний учетных площадок: линиями показаны внешние границы “облаков” описаний, сделанных в разные годы. Собственное значение осей, характеризующее долю общей информации: ось 1 = 0.54, ось 2 = 0.19.

Следует заметить, что явления деградации сообществ с доминированием *C. acuta* в северной части Волго-Ахтубинской поймы после зарегулирования водного стока было замечено ранее на основе анализа другого материала [26].

В отличие от рассмотренных выше сообществ с *Carex acuta*, где вид выпадал из числа доминантов, на всех 6 площадках *Quercus robur* сохранял до 2019 г. свою позицию в этой роли, однако флористический состав растительных сообществ на них заметно изменился, причем в основном между 1955 г. и 1982 г. Травяной ярус дубовых лесов был гораздо более мезофитным в 1955 г. Высокая представленность в этом ярусе *Xanthium strumarium* s.l. в 1955 г. свидетельствует о том, что дубравы затапливались во время половодья, поскольку

**Таблица 6.** Коэффициенты корреляции между значениями проекций координат геоботанических описаний на оси DCA-ординации и показателями шкал Раменского

| Шкала | Год | | | | Все годы учетов |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1955 | 1982 | 2008 | 2019 | |
| | Ось DCA1 | | | | |
| Увлажнения | 0.88* | 0.90* | 0.87* | 0.79* | 0.86* |
| Богатства и засоленности почвы | –0.12 | –0.22 | 0.03 | –0.17 | –0.12* |
| Пастбищной дигрессии | –0.61* | –0.82* | –0.77* | –0.39* | –0.68* |
| | Ось DCA2 | | | | |
| Увлажнения | –0.43* | –0.44* | –0.38* | –0.56* | –0.37* |
| Богатства и засоленности почвы | 0.10 | 0.17 | 0.10 | 0.09 | 0.10 |
| Пастбищной дигрессии | 0.59* | 0.39* | 0.48* | 0.31* | 0.33* |

Примечание. Звездочкой помечены значимые ($P < 0.05$) коэффициенты корреляции.

**Таблица 7.** Средние значения проекций точек геоботанических описаний на оси 1 и 2 DCA-ординации ($x_{ср}$) и величины дисперсий этих проекций ($\sigma^2$)

| Статистический параметр | Год, ось | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1955 | | 1982 | | 2008 | | 2019 | |
| | DCA1 | DCA2 | DCA1 | DCA2 | DCA1 | DCA2 | DCA1 | DCA2 |
| $x_{ср}$ | 3.49 | 2.01 | 3.01 | 1.89 | 2.56 | 1.75 | 2.27 | 1.66 |
| $\sigma^2$ | 0.94 | 0.20 | 1.71 | 0.24 | 1.45 | 0.26 | 1.02 | 0.40 |

плоды этого обычного для Волго-Ахтубы растения преимущественно распространяются водой.

К 1980-м годам в травяной ярус внедрились рудеральные виды и их агрегации (*Lactuca serriola*, *Cannabis sativa* var. *spontanea*, *Fallopia convolvulus*, *Atriplex* agr.), а также ксерофитные виды (*Artemisia austriaca, Poa angustifolia*). Обычным растением в дубравах стал адвентивный вид *Fraxinus pennsylvanica*. В 2000-х годах под пологом дуба начал произрастать степной кустарник *Prunus spinosa*.

Современные деревья дуба в лесах Волго-Ахтубинской поймы представлены многократно порослевым поколением. Причем раз в несколько лет дуб в пойме плодоносит и изредка можно найти 1–2-летние экземпляры семенного происхождения. Молодые экземпляры дуба уничтожают пасущиеся в лесах сельскохозяйственные животные, а если желуди прорастают на лугу, то всходы этого дерева гибнут не только в результате выпаса скота, но и сенокошения. Небольшое увеличение встречаемости *Q. robur* в 2008 и 2019 гг. за счет всходов от опавших желудей мы приписываем резкому снижению пастбищной нагрузки, произошедшей после перехода экономики на рыночные отношения и появлению участков, которые регулярно не выкашиваются. Росту встречаемости всходов дуба может способствовать и сойка (*Garrulus glandarius* L.), распространившаяся в лесах Волго-Ахтубы в последние десятилетия [10]. Отмечено также, что корневая поросль *Q. robur* стала спускаться с высоких грив вниз по их склонам на более увлажненные места.

Что касается демонстрации DCA-диаграммой роста пастбищной дигрессии, то мы считаем, что во многом это является артефактом, вызванным наличием в шкалах Раменского отрицательной корреляции между показателями увлажнения почвы и пастбищной дигрессии, в чем мы неоднократно убеждались. Так, коэффициент корреляции с отрицательным знаком между показателями увлажнения почвы и пастбищной дигрессии, рассчитанный для геоботанических описаний всех лет учетов на стационарной трансекте, равен 0.67.

Расширение “облаков” геоботанических описаний вдоль осей DCA-ординации с экологической точки зрения можно объяснить тем, что в настоящее время, как и в прошлом, в пойме сохранились водоемы с водной и гидрофитной растительностью. В то же время теперь на трансекте появились более сухие местообитания, которые отсутствовали здесь ранее.

В районах Волго-Ахтубинской поймы, расположенных южнее от рассмотренной нами трансекты, ксерофитизация растительности менее выражена. В последние два десятилетия здесь уменьшилась степень пастбищной дигрессии растительности и исчезли некоторые виды растений, диагностирующие засоление почвы [27–30]. Еще южнее, в дельте Волги, с уменьшением интенсивности хозяйственной эксплуатации территории в эти же годы произошли гидрофитизация и гликофитизация растительного покрова [31–33], т.е. в долине Нижней Волги происходят различные изменения растительного покрова, подчас имеющие противоположную направленность.

Что касается нашей гипотезы, сформулированной во “Введении”, о том, что растительный покров в северной части поймы должен был бы прийти к равновесию с новым гидрологическим режимом, то она не подтвердилась. Результаты повторных учетов на трансекте в северной части Волго-Ахтубинской поймы свидетельствуют о том, что здесь после 1955 г. вплоть до 2019 г. в течение 64 лет идет направленная ксерофитизация растительного покрова. Основную причину того, что растительность в этом районе не пришла в равновесие с режимом попусков воды из водохранилища, мы видим в том, что русло Волги на приплотинном участке ГЭС углубляется. Поэтому одни и те же объемы воды, сброшенной из Волгоградского водохранилища во время половодий, год от года обеспечивают все меньший уровень ее подъема и, как следствие, сокращение площади затопления поймы. Фактически гидрологический режим обводнения северной части поймы меняется, несмотря на более или менее стабильный объем попусков воды в нижний бьеф гидроузла, что и приводит к ксерофитизации растительного покрова северной части поймы.

В районе расположения трансекты, кроме динамики растительности, связанной с ухудшением увлажнения, наблюдаются смены фитоценозов, причины которых заключаются в заносе новых видов на данную территорию. Наиболее значи-

тельное из этого рода явлений – распространение лесных сообществ с доминированием *Fraxinus pennsylvanica*.

Авторы благодарят В.А. Сагалаева за помощь в определении растений и М.В. Мальцева за организацию полевых исследований в 2019 г. Мы также выражаем благодарность анонимному рецензенту за ценные советы, направленные на улучшение статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Grizzetti B., Pistocchi A., Liquete C.* et al. Human pressures and ecological status of European rivers // Sci. Rep. 2017. V. 7. № 205. P. 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-017-00324-3
2. *Best J.* Anthropogenic stresses on the world's big rivers // Nature Geosci. 2019. V. 12. № 1. P. 7–21. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0262-x
3. *Schmutz S., Sendzimir J.* (eds.). Riverine Ecosystem Management. Cham: Springer, 2019. 571 p. https://doi.org/10.1007/978-3-319-73250-3
4. *Suchara I.* The impact of floods on the structure and functional processes of floodplain ecosystems // J. Soil Plant Biol. 2019. № 1. P. 44–60. https://doi.org/10.33513/JSPB/1801-03
5. *Hayes D., Brändle J.M., Seliger C.* et al. Advancing towards functional environmental flows for temperate floodplain rivers // Science of the Total Environment. 2018. V. 633. P. 1089–1104. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.221
6. *Грин Г.Б.* Попуски в нижние бьефы. М.: "Энергия", 1971. 95 с.
7. *Коротаев В.Н., Бабич Д.Б., Чалов Р.С.* Атлас русловой морфодинамики Нижней Волги М.: Изд-во МГУ, 2009. 232 с.
8. *Михайлов В.Н., Магрицкий Д.В., Кравцова В.И.* и др. Воздействие изменений уровня Каспийского моря и водохозяйственных мероприятий на гидрологический режим и морфологию устьев рек // Вестник МГУ. Сер. 5. География. 2011. № 2. С. 85–95.
9. *Старичкова К.А., Бармин А.Н., Иолин М.М.* и др. Оценка динамики растительности на трансекте в северной части Волго-Ахтубинской поймы // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15. № 4 (40). С. 36–48.
10. *Белик В.П.* Воздействие Волжской ГЭС на фауну и население птиц Волго-Ахтубинской поймы на примере КОТР "Ахтубинское Поозерье" // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России / Под ред. Букреева С.А. Махачкала: Союз охраны птиц России, 2016. Вып. 7. С. 53–64.
11. *Giarrizzo E., Burrascano S., Chiti T.* et al. Re-visiting historical semi-natural grasslands in the Apennines to assess patterns of changes in species composition and functional traits // Appl. Veg. Sci. 2017. V. 20. № 2. P. 247–258. https://doi.org/10.1111/avsc.12288
12. *Kapfer J., Hédl R., Jurasinski G.* et al. Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges // Appl. Veg. Sci. 2017. V. 20. № 2. P. 164–171. https://doi.org/10.1111/avsc.12269
13. *Wood C.M., Smart S.M., Bunce R.G.H.* et al. Long-term vegetation monitoring in Great Britain – the Countryside Survey 1978–2007 and beyond // Earth Syst. Sci. Data. 2017. V. 9. P. 445–459. https://doi.org/10.5194/essd-9-445-2017
14. *Hédl R., Bernhardt-Römermann M., Grytnes J.-A.* et al. Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities // Appl. Veg. Sci. 2017. V. 20. № 2. P. 161–163. https://doi.org/10.1111/avsc.12307
15. *Chytrý M., Chiarucci A., Pärtel M.* et al. Progress in vegetation science: Trends over the past three decades and new horizons // J. Veg. Sci. 2019. V. 30. № 1. P. 1–4. https://doi.org/10.1111/jvs.12697
16. *Авакян А.Б., Шарапов В.А.* Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М.: "Энергия", 1977. 400 с.
17. *Tichý L.* JUICE, software for vegetation classification // J. Veg. Sci. 2002. V. 13. № 3. P. 451–453. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x
18. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
19. *Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A.* et al. Flora Europaea on CD-ROM. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
20. *Lubienski M., Jäger W., Bennert H.W. Equisetum* × *ascendens* Lubienski & Bennert (Subg. Hippochaete, Equisetaceae), eine neue Schachtelhalm-Sippe für die Flora Nordrhein-Westfalens // Jahrb. Bochumer Bot. Ver. 2012. Bd 3. № 1. S. 7–20.
21. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
22. *Мотырина Т.Н.* Лапчатка (род *Potentilla* L., Rosaceae) флоры Приамурья и Приморья // Региональные проблемы. 2017. Т. 20. № 1. С. 11–18.
23. *Годнев Е.Д.* Лесоразведение по берегам и в поймах рек // Лесное хозяйство. 1949. № 7. С. 18–21.
24. *Аккерман А.С., Новиков И.А.* Из опыта создания лесных культур на Волго-Ахтубинской пойме // Лесное хозяйство. 1957. № 1. С. 56–60.
25. *Голуб В.Б., Бармин А.Н., Иолин М.М.* и др. Оценка динамики растительности южной части Волго-Ахтубинской поймы на трансекте в районе села Хошеутово // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2011. Т. 13. № 5. С. 107–113.
26. *Sorokin A.N., Bondareva V.V., Starichkova K.A.* et al. Dynamics of floristic composition of communities dominated by *Carex acuta* in the northern Volga-Akhtuba floodplain // Rus. J. Ecol. 2012. V. 43. № 3. P. 191–195. https://doi.org/10.1134/S1067413612020142
27. *Голуб В.Б., Чувашов А.В., Бондарева В.В.* и др. Итоги многолетних наблюдений на стационарных трансектах в Волго-Ахтубинской пойме // Поволжский экологич. журн. 2019. № 2. С. 189–205. https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-189-205
28. *Чувашов А.В., Николайчук Л.Ф., Голуб В.Б.* Итоги многолетних наблюдений в Волго-Ахтубинской

пойме на стационарных площадках Аэрогеологического треста // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28. № 4. С. 76–90.
https://doi.org/10.24411/2073-1035-2019-10276

29. *Чувашов А.В., Мальцев М.В., Николайчук Л.Ф., Голуб В.Б.* Долговременные наблюдения на стационарных площадках в северной части Волго-Ахтубинской поймы (1973–2019 гг.) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2020. Т. 29. № 1. С. 115–123.
https://doi.org/10.24411/2073-1035-2020-10307

30. *Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V.* et al. Changes in the flora composition of the Volga -Akhtuba floodplain after regulation of the flow of Volga river // Arid Ecosystems. 2020. V. 10. № 1. P. 44–51.
https://doi.org/10.1134/S2079096120010047

31. *Golub V.B., Starichkova K.A., Barmin A.N.* et al. Estimate of vegetation dynamics in the Volga delta // Arid Ecosystems. 2013. V. 3. № 3. P. 156–164.
https://doi.org/10.1134/S2079096113030037

32. *Golub V.B., Bondareva V.V., Shitikov V.K.* et al. Additional data on the dynamic of soil salinization and vegetation in the Volga river delta // Arid Ecosystems. 2015. № 3. 2015. P. 154–160.
https://doi.org/10.1134/S2079096115030051

33. *Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V., Nikolaichuk L.F.* Plant communities of the lower reaches of the Volga river on soils with strongly seasonal dynamics of salinization // Arid Ecosystems. 2017. V. 7. № 1. P. 23–30.
https://doi.org/10.1134/S207909611701005X

*ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 31–39*

*УДК 581.524:581.17*

# ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ДЕТЕРМИНАНТЫ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ГАЛОФИТОВ

**© 2021 г. О. А. Розенцвет[a], В. Н. Нестеров[a, *], А. А. Кособрюхов[b], Е. С. Богданова[a], Г. С. Розенберг[a]**

[a]*Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия 445003 Тольятти, ул. Комзина, 10*

[b]*Институт фундаментальных проблем биологии РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН, Россия 142290 Пущино, ул. Институтская, 2*

**e-mail: nesvik1@mail.ru*

Поступила в редакцию 20.02.2020 г.
После доработки 15.05.2020 г.
Принята к публикации 25.05.2020 г.

Исследована взаимосвязь физиолого-биохимических характеристик разных экологических групп галофитов и их адаптивных стратегий (отношение к засолению почвы, тип фотосинтеза, жизненная форма). Установлено, что ключевыми параметрами, определяющими формирование различных стратегий адаптации галофитов, являются скорость $CO_2$ газообмена, содержание хлорофиллов $a + b$, проницаемость клеточных мембран. В то же время разные стратегии адаптации галофитов существенно различаются по характеру и диапазону изменений физиолого-биохимических признаков, что свидетельствует о разном проявлении механизмов адаптации и более глубокой экологической дифференциации отдельных видов и групп галофитов.

*Ключевые слова:* стратегии адаптации, тип фотосинтеза, жизненная форма, соленакопление, галофиты, физиолого-биохимические параметры

**DOI:** 10.31857/S0367059721010121

Понятия “типы поведения”, “типы стратегий жизни” характеризуют взаимоотношения организма и среды. Применительно к растениям под стратегией вида Т.А. Работновым [1] было предложено понимать “совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное место в соответствующем биогеоценозе”. Позже появились понятия “эколого-ценотические стратегии” и “функциональный тип растения”, отражающие как аутэкологические особенности вида (популяции), так и его положение в сообществе [2, 3]. Виды, сходно реагирующие на действие какого-либо ведущего фактора среды, объединяют в экологические группы [4]. Так, растения, приспособившиеся к жизни на засоленных почвах, называют галофитами. Главным преимуществом галофитов по сравнению с гликофитами является более эффективное противостояние негативному действию солей. Галофиты способны регулировать поглощение или выделение ионов $Na^+$ и $Cl^-$, усиливая их внутриклеточное депонирование или направляя в определенные части побега (например, клетки сердцевины или старые листья), секретировать соли на поверхность листьев или не допускать их проникновение в метаболически активные части [5]. Следовательно, приспособление галофитов к засолению достигается различными типами поведения или разными стратегиями [6].

Механизмы, с помощью которых реализуются эти стратегии, у разных групп галофитов различны. У гликогалофитов защита от действия солей связана с низкой проницаемостью мембран в клетках корня. Соленакапливающие (эугалофиты) и солевыделяющие (криногалофиты) виды способны защищать метаболически активные компартменты клетки путем удаления ионов $Na^+$ и $Cl^-$ из цитозоля в апопласт, компартментацией в вакуоли с помощью мембранных ионных насосов или выделением соли на поверхность листьев с помощью специальных выделительных систем. У эугалофитов осморегуляторную роль выполняют ионы $Na^+$, а у крино- и гликогалофитов такие низкомолекулярные осмолиты , как пролин, бетаин, сахара и др. [7]. В эугалофитах менее интенсивно происходят процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) по сравнению с гликогалофитами [8].

Однако галофиты различаются не только поведением по отношению к фактору засоления почвы. Как среди эугалофитов есть представители разных типов жизненных форм – однолетние травы (*Salicornia perennans*), полукустарнички (*Halocnemum strobilaceum*), так и среди крино- и гликогалофитов есть травянистые (*Limonium gmelinii*, *Artemisia dracunculus*) и древесные жизненные формы (*Tamarix ramosissima*). Кроме того, среди галофитов нередки виды, реализующие разные стратегии фотосинтетического метаболизма $CO_2$ , – это $C_3$- (*Suaeda salsa*) и $C_4$- (*Suaeda acuminata*) виды, что показывает, с одной стороны, морфологическую и физиологическую неоднородность видов солеустойчивых растений, а с другой – их общую экологическую специализацию, связанную с жизнедеятельностью на почвах с разным уровнем засоления. Во многих случаях $C_4$-синдром рассматривается как возникший в результате адаптации растений к засолению в аридных условиях и как механизм приспособления [9]. Таким образом, экологическая и фенотипическая полиморфность галофитов отражает разнообразие механизмов адаптации к специфическим почвенно-климатическим условиям и определяет их экологические стратегии [5].

Согласно современным представлениям, существует ряд ключевых функциональных признаков, характеризующих видовые особенности растений и их способность реагировать на изменения окружающей среды, особенно при изменении климата, атмосферной химии, режима землепользования и прочих нарушениях [10, 11]. Эти признаки характеризуют как анатомо-морфологические особенности растений, так и функциональные. Основные физиологические процессы, связанные с фотосинтезом, ростовыми процессами, метаболической активностью и окислительно-восстановительным гомеостазом, могут быть охарактеризованы такими показателями, как содержание сухого вещества, интенсивность фотосинтеза и процессов ПОЛ, состояние устьичного аппарата и клеточных мембран. Физиологические процессы зависят от количества фотосинтетических пигментов, белков, липидов и других клеточных компонентов [12].

Известно, что для каждого типа стратегии характерен свой комплекс (синдром) адаптивных признаков [13–15]. В наших предыдущих исследованиях на примере растений, произрастающих на территориях, прилегающих к ряду соленых озер северной части Прикаспийской низменности, установлена взаимосвязь физиологических и биохимических параметров и стратегии приспособления к условиям засоления без учета жизненных форм и путей фотосинтеза [16–18]. В настоящей работе мы выдвигаем гипотезу, что разные стратегии адаптации галофитов как по отношению к засолению, так и к типу фотосинтеза и жизненной форме могут существенно различаться по характеру и диапазону изменений физиолого-биохимических признаков. Выявление приоритетных признаков и их комбинаций, характерных для каждого вида адаптивной стратегии, позволяет выделять функциональные группы растений и прогнозировать их реакцию на глобальные и локальные изменения окружающей среды [11].

Цель работы – выявить физиолого-биохимические детерминанты адаптивных стратегий галофитов, различающихся по отношению к засолению почвы, типу фотосинтеза, жизненной форме.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были представители галофитной флоры района Приэльтонья (координаты 49°07′ с. ш., 46°50′ в. д.). В соответствии с климатическими условиями растения в данном регионе, кроме засоления, испытывают действие высокой инсоляции и температуры [16–18].

**Отбор проб**. В период 2012–2015 гг. растительный материал отбирали на площадках размером 20 × 20 м в середине дня в последней декаде июня. Для биохимических анализов использовали закончившие рост листья среднего яруса (в случае *Salicornia perennans* и *Halocnemum strobilaceum* – средняя часть побега) из 15–20 растений одного и того же вида, произрастающих в пределах одного биотопа. Из объединенной биомассы растений для биохимических анализов составляли три независимые биологические пробы и замораживали их в жидком азоте. Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 15–20 см для определения минерального остатка почвы в расчете на сухую массу (сух. м.) [19].

**Регистрация физиолого-биохимических признаков.** Скорость $CO_2$ газообмена листьев исследовали в полевых условиях, используя портативный инфракрасный газоанализатор “LCPro+” (“ADC BioScientific Ltd.”, Великобритания). Число устьиц подсчитывали с помощью светового биологического микроскопа на средней части листьев, предварительно зафиксированных в этаноле. Оводненность тканей рассчитывали после высушивания сырой массы (сыр. м.) до постоянного веса и выражали в % от сыр. м. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически в ацетоновом экстракте (90%) при $\lambda = 662$, 645 и 470 нм. Расчет концентрации хлорофиллов (Хл) *a*, *b* и каротиноидов (Кар) проводили в соответствии с рекомендациями H.K. Lichtenthaler [20]. Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях растений определяли по накоплению малонового диальдегида и его реакции с тиобарбитуровой кислотой [8]. Липиды трижды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соот-

**Таблица 1.** Таксономическая и экофизиологическая характеристика галофитов

| Таксон | Жизненная форма | Тип фотосинтеза | Отношение к фактору засоления | Засоление почвы, мг/г сух. м. |
|---|---|---|---|---|
| *Artemisia dracunculus* | МТ | $C_3$ | Гг | 2.4 |
| *A. marschalliana* | МТ | $C_3$ | Гг | 2.0 |
| *A. santonica* | ПК | $C_3$ | Гг | 10.2 |
| *Atriplex cana* | ПК | $C_3$ | Кр | 19.1 |
| *Halimione verrucifera* | ПК | $C_3$ | Кр | 7.9 |
| *Climacoptera crassa* | ОТ | $C_4$ | Эу | 5.0 |
| *Kochia prostrata* | ОТ | $C_4$ | Гг | 1.4 |
| *Sedobassia sedoides* | ОТ | $C_4$ | Эу | 2.0 |
| *Halocnemum strobilaceum* | ПК | $C_3$ | Эу | 42.0 |
| *Salicornia perennans* | ОТ | $C_3$ | Эу | 32.0 |
| *Suaeda eltonica* | ОТ | $C_4$ | Эу | 14.5 |
| *S. linifolia* | ОТ | $C_3$ | Эу | 26.5 |
| *S. salsa* | ОТ | $C_3$ | Эу | 20.0 |
| *Limonium gmelinii* | МТ | $C_3$ | Кр | 16.0 |

Примечание. ОТ – однолетняя трава, МТ – многолетник травянистый, ПК – полукустарничек; $C_{3,4}$ – виды; Эу – эугалофит, Кр – криногалофит, Гг – гликогалофит.

ношении 1 : 2 (по объему). Суммарные липиды (СЛ) определяли гравиметрически после удаления растворителя и высушивания образцов до постоянного веса. Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода (утечки) электролитов из 6–10 высечек листьев [21]. Электропроводность растворов измеряли с помощью кондуктометра PWT (HI 98308) “HANNA Instruments” (Германия). Размер мембранной утечки оценивали как процент от суммы внутриклеточных электролитов, вышедших из клеток после удаления внеклеточного содержимого и экстрагированных кипячением. Количество водорастворимого белка (ВБ) определяли по методу Лоури [22].

**Статистический анализ.** Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой биологической пробе. На рисунках результаты представлены в виде средних значений параметра для группы растений, их стандартных ошибок, максимальных и минимальных значений. Дополнительно проведены дисперсионный и дискриминантный анализы для установления различий между вычлененными группами растений, в которых использовали весь массив данных (42 пробы), соответствующие 14 видам, на каждую физиолого-биохимическую характеристику. Расчеты выполняли, используя программы Statistica 6.0 for Windows, Microsoft Excel 2007, Past 3 и Statgraphics Centurion XVI.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследовали галофиты разных таксонов и экологических групп. Растения представляют 8 родов и 14 видов [23], разные жизненнее формы (полукустарнички, травянистые одно- и многолетники) [24], группы, выделенные по отношению к фактору засоления почвы (эугалофиты, криногалофиты и гликогалофиты) [6], а также разные пути фотосинтеза ($C_3$- и $C_4$-виды) [25] (табл. 1). Большинство видов являются облигатными галофитами, которые встречаются исключительно в засоленных местах обитания. Виды рода *Artemisia* могут расти как в присутствии, так и отсутствии засоления, т.е. являются факультативными галофитами [18]. Отметим, что эугалофиты в основной массе произрастали на наиболее минерализованных почвах, достигающих уровня засоления 42 мг/г сух. м. почвы, за ними следовали криногалофиты (8–19 мг/г сух. м.) и гликогалофиты (2–10 мг/г сух. м.). Виды *Climacoptera crassa*, *Sedobassia sedoides* и *Kohia prostrata* произрастали при засолении 1–5 мг/г сух. м. почвы (см. табл. 1).

Все измеряемые параметры были разделены на три группы. В первую из них были включены взаимосвязанные параметры – скорость $CO_2$ газообмена, количество устьиц, оводненность тканей и проницаемость мембран. Скорость $CO_2$ газообмена у $C_4$-видов была в среднем в 1.5 раза выше по сравнению с $C_3$-растениями ($F = 9.3$, $p = 0.02$) (рис. 1а). Наибольшая фотосинтетическая активность среди $C_4$-видов отмечена у *C. crassa*, а среди $C_3$-видов – у *S. perennans* (28 и 20 мкмоль $CO_2/(м^2 с)$ соответственно). У растений разных жизненных форм достоверных различий в скорости $CO_2$ газообмена не обнаружено, в то время как разница между облигатными эу- и криногалофитами и факультативными гликогалофитами была двукратной ($F = 5.4$, $p = 0.04$) (рис. 1б, в).

По числу устьиц на единицу площади листа выявлены отчетливые различия между $C_4$- и $C_3$-видами. Так, листья $C_4$-видов, имеющие дифференцированную хлоренхиму на клетки мезофилла и обкладки, содержат вдвое меньшую плотность устьиц по сравнению с $C_3$-видами ($F = 6.2$, $p = 0.03$) (рис. 1г). Считается, что $C_4$-растения более устойчивы к стрессу [26], прежде всего благодаря наличию $CO_2$-концентрирующего механизма, который значительно снижает негативный эффект устьичного лимитирования фотосинтеза. Это отразилось на меньшем количестве устьиц у растений с $C_4$-типом фотосинтеза. В одно- и многолетних травах обнаружено одинаковое число устьиц, но меньшее в сравнении с полукустарничками. В среднем у факультативных галофитов отмечено самое низкое число устьиц – 4400 шт/см$^2$ листа, в сравнении с облигатными эу- и криногалофитами – 5700 и 8600 соответственно (рис. 1е).

Содержание воды в листьях всех исследованных растений варьировало от 62 до 91% от сыр. м. Растения, реализующие разный тип фотосинтетического метаболизма, не различались по данному показателю (рис. 1ж). В листьях однолетних трав содержание воды было на 15% выше по сравнению с многолетниками и полукустарниками ($F = 21.5$, $p = 0.01$) (рис. 1з). Для эугалофитов в целом было характерно более высокое содержание воды в растительных тканях по сравнению с гликo- и криногалофитами ($F = 10.6$, $p = 0.01$): в группе эугалофитов содержание воды в среднем составило 88% от сыр. м., в группе криногалофитов и гликогалофитов – 79 и 73% соответственно (рис. 1и).

Важным фактором в адаптации галофитов к засолению среды является состояние систем мембранного переноса веществ. Характеристикой, показывающей пропускную способность мембран для ионов и молекул, является их проницаемость. У $C_4$-растений утечка электролитов – показатель проницаемости мембран, составляла в среднем 14% от общего выхода, что вдвое выше, чем у $C_3$-растений ($F = 10.4$, $p = 0.01$) (рис. 1к). Мембраны однолетников обладают большей проницаемостью по сравнению с многолетними травами и полукустарничками, а мембраны эугалофитов – по сравнению с крино- и гликогалофитами (рис. 1л, м).

Во вторую группу измеряемых параметров вошли фотосинтетические пигменты – Хл и Кар, ответственные за поглощение света и фотохимические реакции, осуществляемые в хлоропластах [27, 28]. Массовая доля Хл в исследованных видах галофитов варьировала от 3 до 7 мг/г сух. м. Для $C_4$-растений характерно более низкое содержание зеленых пигментов (на ~20%) по сравнению с $C_3$-растениями (рис. 2а). Большее количество Хл в ранжировании растений по типу жизненной формы содержали многолетние травы (рис. 2б). Для $C_4$-видов отмечена большая доля Хл *a* по сравнению с $C_3$-видами. Отношение Хл *a*/*b* для многолетних трав в среднем составило величину 2.1, тогда как для однолетних трав и полукустарников – 2.5 (рис. 2г, д). Однако для растений, различающихся по стратегии соленакопления, в отношении показателя Хл *a*/*b* существенных отличий не обнаружено (рис. 2е). В свою очередь по содержанию другого типа пигментов – Кар, выполняющих как светособирающую, так и светозащитную функции, выявлены различия у растений разных жизненных форм и соленакопления: большее их количество обнаружено у многолетних трав и гликогалофитов (рис. 2з, и). Отношение Хл/Кар было показательным при разделении растений по стратегии соленакопления: у эу- и криногалофитов (облигатные галофиты) оно было на 40% выше, чем у гликогалофитов (факультативные галофиты) ($F = 6.8$, $p = 0.02$) (рис. 2м).

Параметры третьей группы характеризуют уровень стресса и наличие структурных блоков клеточных мембран. Накопление продуктов ПОЛ является одной из первых реакций растений на неблагоприятные воздействия. Группы гликогалофитов и многолетних трав обладали самым высоким уровнем процессов ПОЛ (рис. 3б, в). В этих же группах растений обнаружена наибольшая концентрация липидов (рис. 3д, е). Растения, осуществляющие разный тип фотосинтеза, практически не различались по накоплению продуктов ПОЛ и сумме липидов (рис. 3а, г), однако $C_4$-растения содержали в 2.5 раза больше ВБ по сравнению с $C_3$-растениями ($F = 5.5$, $p = 0.04$) (рис. 3ж). Двукратное превышение содержания ВБ было отмечено у факультативных гликогалофитов над облигатными эугалофитами ($F = 5.3$, $p = 0.05$) (рис. 3и). Все три типа измеряемых параметров, представленных на рис. 3, физиологически взаимосвязаны: физиологической функцией ПОЛ является регуляция распада и обновления липидов, ответственных за проницаемость мембран [29, 30]; ВБ содержат компоненты, защищающие клетки, включая мембраны, от окислительного стресса [31]. Особенно четко эта взаимосвязь прослеживается в стратегии галофитов по отношению к соли. Например, у гликогалофитов в сравнении с эу- и криногалофитами выявлено наибольшее содержание липидов, но при этом отмечен и более высокий уровень ПОЛ и ВБ (рис. 3в, е, и).

Таким образом, разные стратегии адаптации галофитов как по отношению к засолению, так и типу фотосинтеза и жизненной форме основываются на количественных вариациях физиолого-биохимических признаков, что свидетельствует о разном проявлении механизмов адаптации.

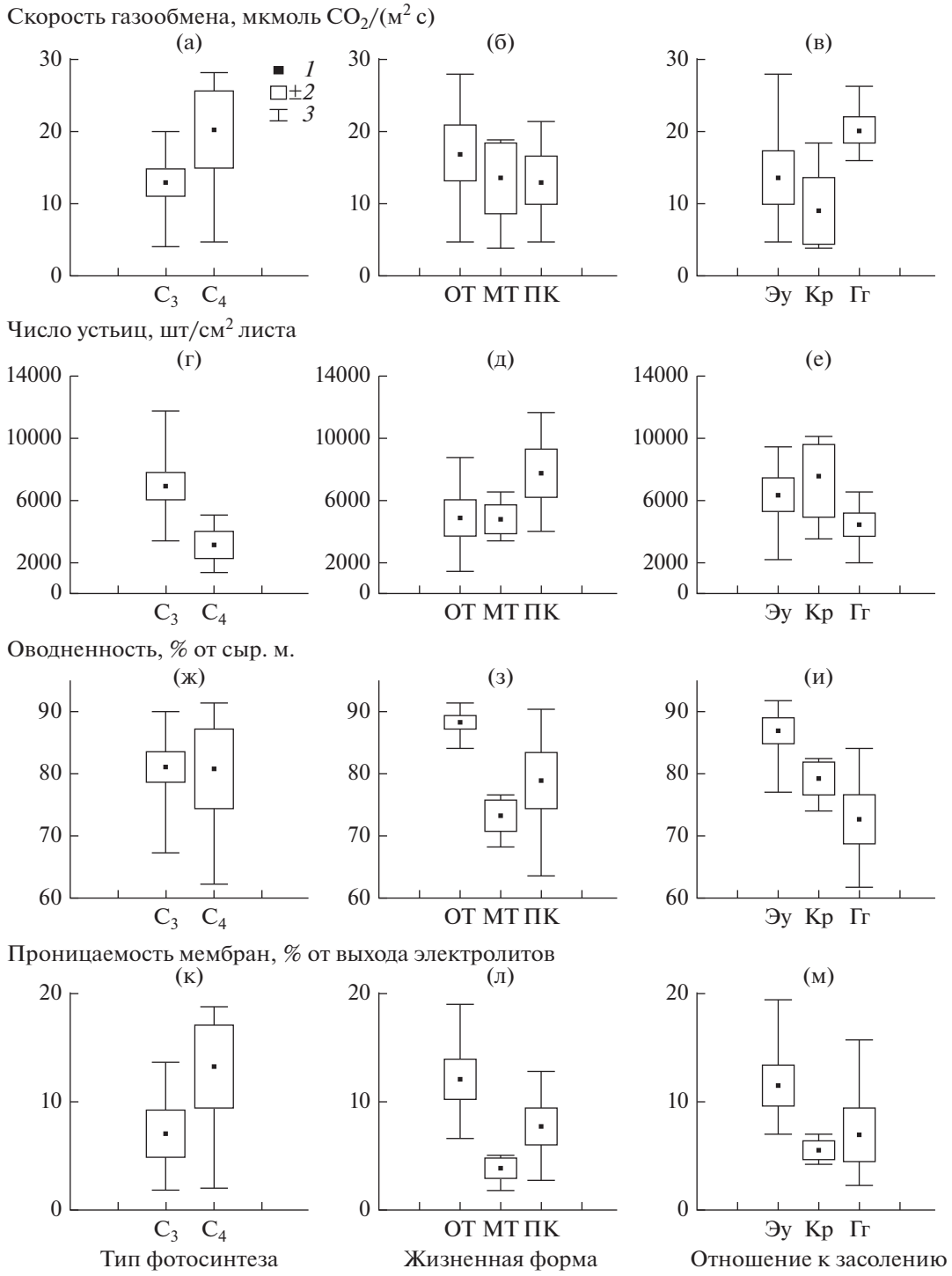



**Рис. 1.** Средние значения скорости $CO_2$ газообмена (а–в), числа устьиц (г–е), оводненности тканей (ж–и), мембранной проницаемости (к–м) галофитов в зависимости от типа адаптивной стратегии. Здесь и на рис. 2, 3: *1* – среднее значение параметра, *2* – стандартная ошибка, *3* – минимальное и максимальное значения параметра; здесь и на рис. 2–4: Эу – эугалофиты, Кр – криногалофиты, Гг – гликогалофиты; ОТ – однолетняя трава, МТ – многолетник травянистый, ПК – полукустарничек; $C_3$-, $C_4$ – виды.

Для выявления основных физиолого-биохимических детерминант, вносящих наибольший вклад в формирование адаптационных стратегий галофитов, был проведен дискриминантный анализ. Распределение 42 проб, соответствующих 3 параллелям 14 видов галофитов, в пространстве

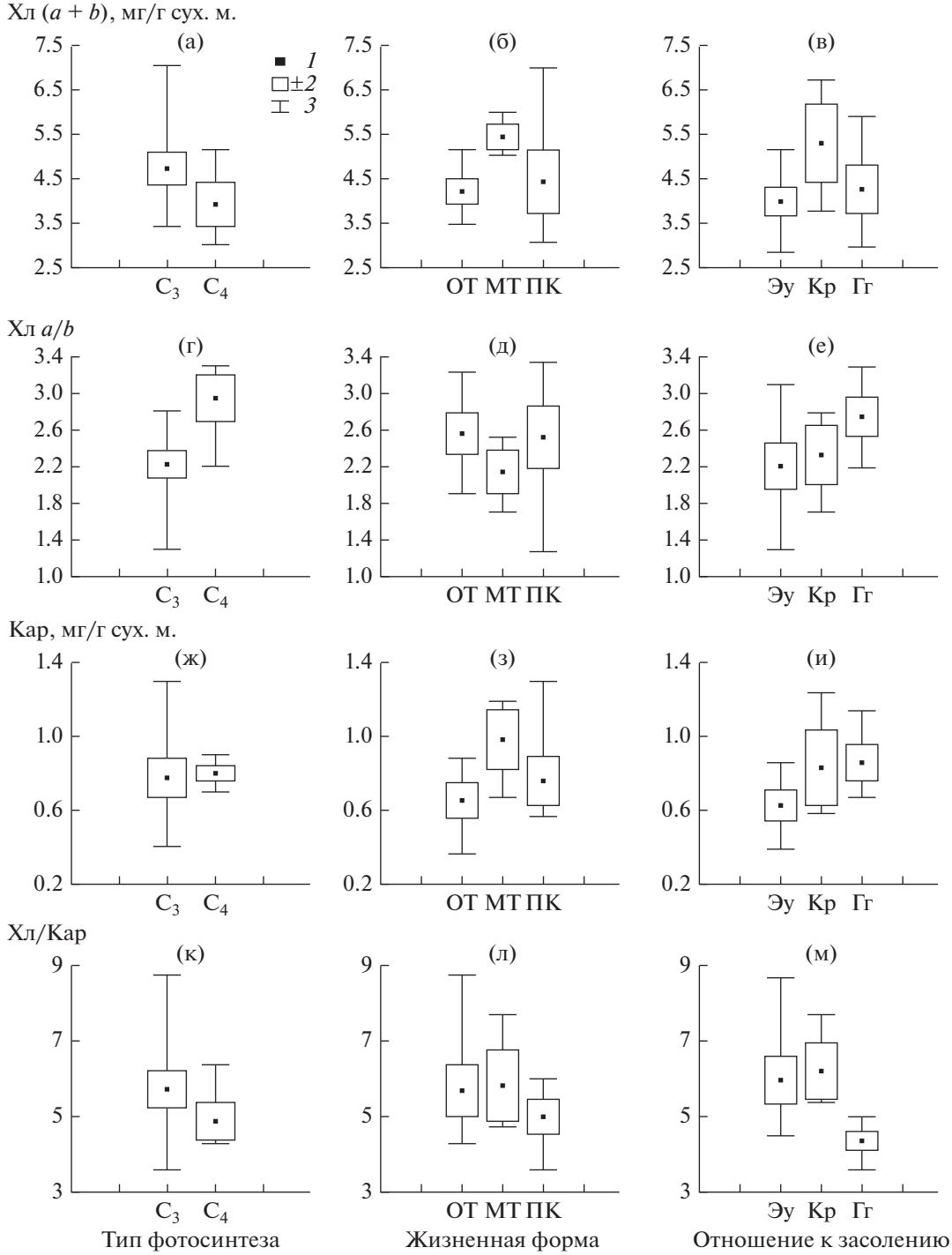



**Рис. 2.** Средние значения содержания Хл *a* + *b* (а–в), отношения Хл *a*/*b* (г–е), содержания Кар (ж–и), отношения Хл/Кар (к–м) галофитов в зависимости от типа адаптивной стратегии.

1-й и 2-й дискриминантных функций показало, что наибольшую роль в ранжировании галофитов по типу адаптивных стратегий играет первая дискриминантная функция ($p$ = 0.01–0.04) (рис. 4). Принадлежность видов к своей выделенной группе по количеству верных отнесений составила 83–100%. Далее на основе стандартизированных коэффициентов дискриминантной функции 1 были выявлены наиболее весомые вклады отдельных физиолого-биохимических признаков в дискриминацию. Так, различия между группами растений, выделенных по отношению к фактору засоления почвы, обуславливаются в первую очередь скоростью $CO_2$ газообмена (сила влияния

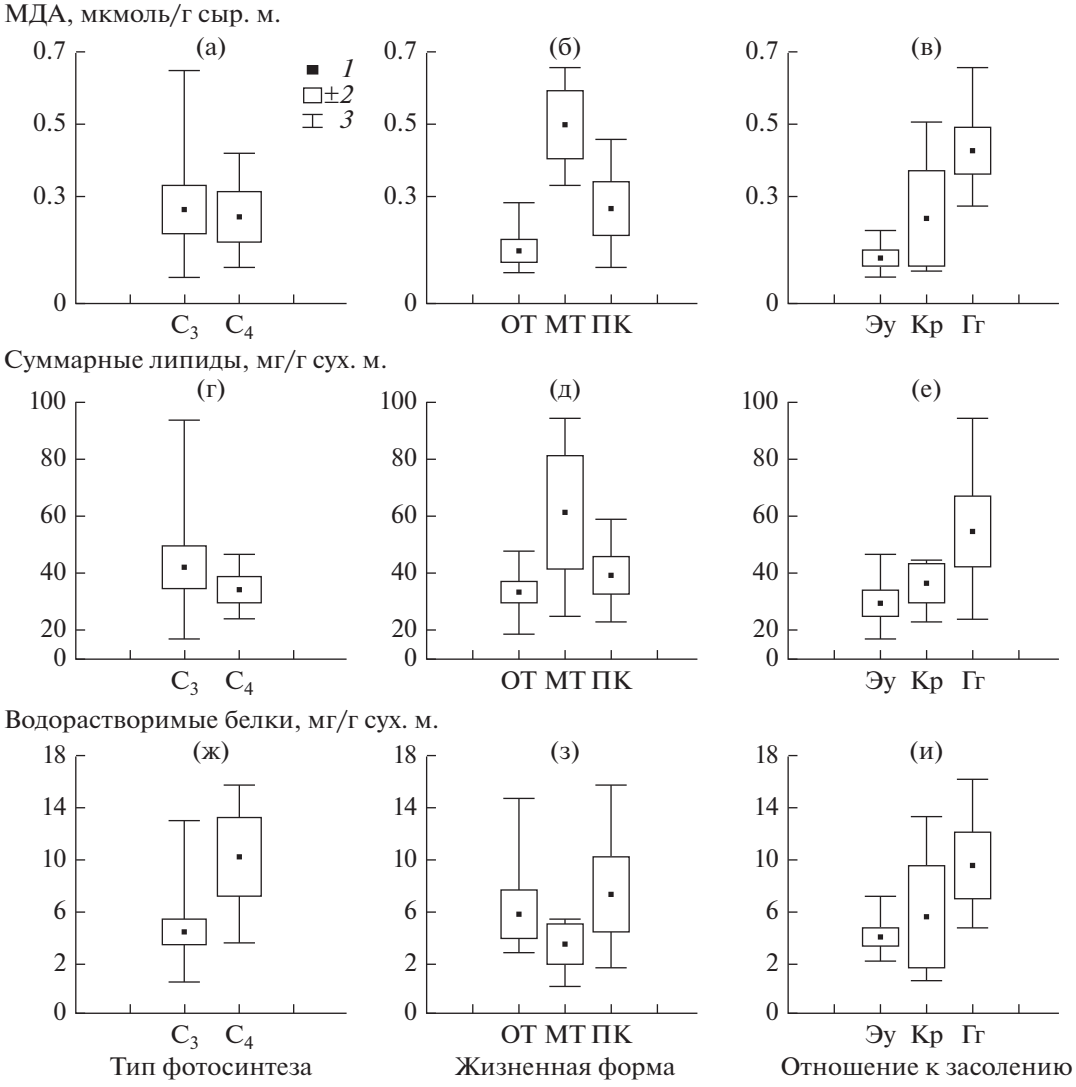



**Рис. 3.** Средние значения содержания малонового диальдегида (а–в), суммарных липидов (г–е) и водорастворимых белков (ж–и) галофитов в зависимости от типа адаптивной стратегии.

переменной – 17% от суммы) и содержанием ВБ (11% от суммы). Влияние других отдельно взятых переменных, отражающих физиолого-биохимические свойства растений, оказалось менее значимым. Меньшая скорость $CO_2$ газообмена характерна для облигатных галофитов, занимающих наиболее минерализованные почвы. Их низкая фотосинтетическая активность отражается на метаболической активности, о чем свидетельствует меньшее количество липидов, пониженное содержание Хл *a* [32]. Пул ВБ у растений, как правило, состоит из компонентов, защищающих клетки от свободных радикалов и процессов ПОЛ, что особенно четко проявляется у гликогалофитов – их уровень ПОЛ, как и содержание ВБ, в среднем был выше, чем у эу- и криногалофитов.

Ранжирование видов в зависимости от жизненной формы в наибольшей степени связано с содержанием суммы зеленых пигментов. Для многолетних трав характерно более высокое содержание Хл $a + b$ по сравнению с другими жизненными формами. Сила влияния данной переменной составляет 18% от суммы. В этом отношении галофиты Приэльтонья не отличались от растений других ботанико-географических регионов. В частности показано, что в растениях Приполярного Урала концентрация фотосинтетических пигментов была выше у травянистых растений, чем у представителей древесной формы жизни [27].

Градация видов по типу фотосинтеза в большей степени обуславливается проницаемостью мембран (16% от суммы) и соотношением разных форм зеленых пигментов – Хл $a/b$ (16% от сум-

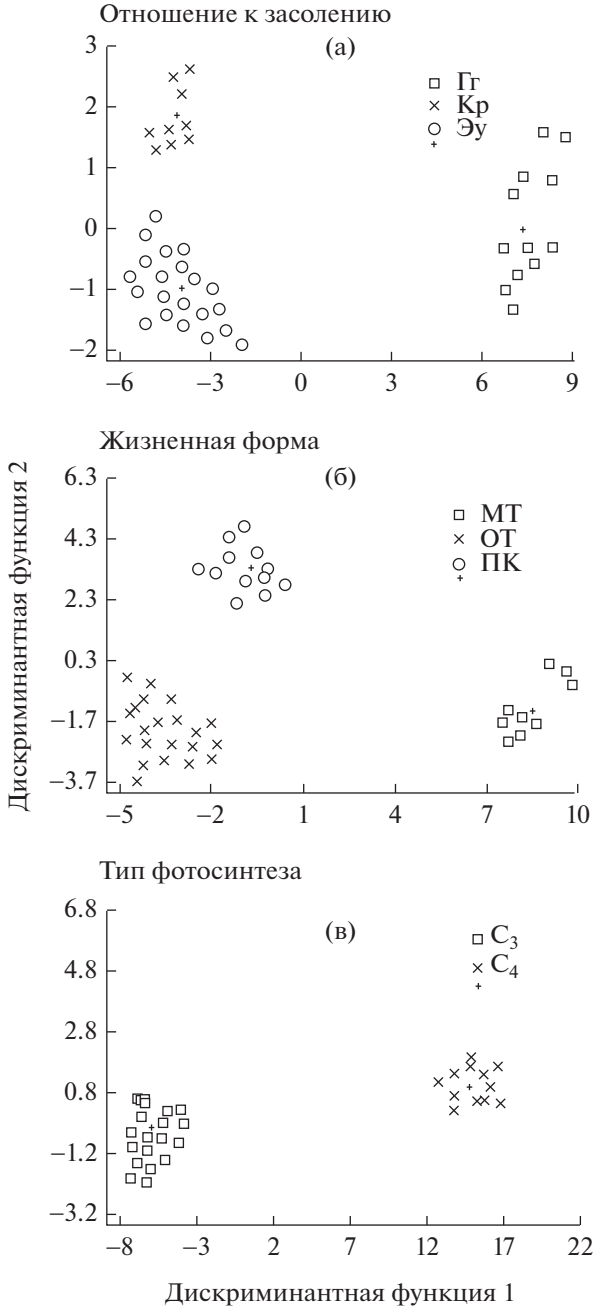



**Рис. 4.** Распределение проб, соответствующих 14 видам галофитов и ранжированных по типу адаптивных стратегий (а–в), в пространстве первой и второй дискриминантных функций.

мы). Состояние клеточных мембран, прежде всего их проницаемость, характеризует процессы, связанные с переносом веществ через мембраны. Этот параметр оказался существенным в разделении групп галофитов во всех типах экологических стратегий, но только для растений, разделенных по типу фотосинтеза, он оказался определяющим. Мембраны листьев $C_4$-растений более проницаемы по сравнению с $C_3$-растениями. Можно предположить, что, несмотря на высокую скоростью газообмена $C_4$-видов, при проникновении их на территории с более высоким уровнем минерализации интенсивность фотосинтеза может снизиться, а повреждение клеточных структур будет нарастать. Все это может отрицательно отразиться на конкурентном преимуществе растений с $C_4$-типом фотосинтеза на засоленных территориях. Кроме того, растения этого типа адаптивной стратегии отличались по соотношениям разных форм пигментов, особенно по отношению Хл *a*/*b*, что, очевидно, связано с разной архитектоникой листа и структурой тилакоидной системы [33].

Таким образом, ключевыми физиолого-биохимическими признаками формирования различных стратегий адаптации галофитов являются скорость $CO_2$ газообмена, содержание суммы Хл $a + b$ и проницаемость клеточных мембран. В то же время различный вклад отдельных переменных в общий адаптационный комплекс свидетельствует о более глубокой физиологической основе экологической дифференциации отдельных видов и групп галофитов. Однако именно выявленные ключевые характеристики определяют формирование типа соленакопления, жизненных форм, пути фотосинтеза у растений галофитов. Разнообразие стратегий дает возможность растениям использовать разные механизмы приспособления к засушливому климату и различным уровням засоления почвы, что в свою очередь отражается на составе и структуре сообществ.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Работнов Т.А.* Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5–17.
2. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Введение в современную науку о растительности. М.: Геос, 2017. 280 с.
3. *Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю.* Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
4. *Двораковский М.С.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1983. 190 с.
5. *Lokhande V.H., Suprasanna P.* Prospects of halophytes in understanding and managing abiotic stress tolerance // Environmental adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change / Ahmad P., Prasad M.N.V. Eds. New York: Springer-Verlag., 2012. P. 29–56. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_2
6. *Генкель П.А.* Физиология растений. М.: Просвещение, 1975. 336 с.
7. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* Структурные и физиолого-биохимические аспек-

ты солеусойчивости галофитов // Физиол. раст. 2017. Т. 64. № 4. С. 251–265. [*Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* Structural, physiological, and biochemical aspects of salinity tolerance of halophytes // Rus. J. Plant Physiol. 2017. V. 64. P. 464–477. doi 10.1134/S1021443717040112]
https://doi.org/10.7868/S001533031704011X

8. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* и др. Биохимическая обусловленность дифференциации галофитов по типу регуляции солевого обмена в условиях Приэльтонья // Сиб. экол. журн. 2016. № 1. С. 117–126. [*Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* et al. Biochemical conditionality of differentiation of halophytes by the type of regulation of salt metabolism in Prieltonye // Contem. Probl. Ecol. 2016. V. 9. P. 100–108. doi 10.1134/S1995425516010133]
https://doi.org/10.15372/SEJ20160112
9. *Abdel-Latif A.* Phosphoenolpyruvate carboxylase activity of wheat and maize seedlings subjected to salt stress // AJBAS. 2008. V. 2. P. 37–41.
10. *Diaz S.* Plant functional types and ecosystem function in relation to global change // J. Veget. Sci. 1997. № 8. P. 463–474.
https://doi.org/10.2307/3237198
11. *Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E.* et al. A handbook of protocols for standarised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Aus. J. Bot. 2003. V. 51. P. 335–380.
https://doi.org/10.1071/BT02124
12. *Тарчевский И.А.* Метаболизм растений при стрессе (избранные труды). Казань: Фэн, 2001. 448 с.
13. *Yensen N.P., Biel K.Y.* Soil remediation via salt-conduction and the hypothesis of halosynthesis and photoprotection // Ecophysiology of high salinity tolerant plants / Khan M.A. and Weber D.J. Eds. Springer: Netherlands, 2006. P. 313–344.
https://doi.org/10.1007/1-4020-4018-0
14. *Shabala S., Mackay A.* Ion transport in halophytes // Adv. Bot. Res. 2011. V. 57. P. 151–199.
https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387692-8.00005-9
15. *Flowers T.J., Glenn E.P., Volkov V.* Could vesicular transport of $Na^+$ and $Cl^-$ be a feature of salt tolerance in halophytes? // Ann. Bot. 2019. V. 123. P. 1–18.
https://doi.org/10.1093/aob/mcy164
16. *Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // Phytochemistry. 2014. V. 105. P. 37–42.
https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.05.007
17. *Rozentsvet O., Nesterov V., Bogdanova E.* et al. Structural and molecular strategy of photosynthetic apparatus organization of wild flora halophytes // Plant Physiol. Biochem. 2018. V. 219. P. 213–220.
https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.06.006
18. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* и др. Влияние засоленных почв Приэльтонья на функциональное состояние представителей рода *Artemisia* // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 3. С. 1–9. [*Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* et al. Effect of saline soils on the functional state of species of the genus *Artemisia* // Biol. Bull. 2019. V. 46. P. 294–301. doi 10.1134/S1062359019030099]
https://doi.org/10.1134/S0002332919030093
19. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ им. М.В. Ломоносова, 1970. 487 с.
20. *Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosyntethetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 331–382.
https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1
21. *Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов Вл.В.* Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиол. раст. 2005. Т. 52. № 6. С. 848–858. [*Kholodova V.P., Volkov K.S., Kuznetsov Vl.V.* Adaptation of the common ice plant to high copper and zinc concentrations and their potential using for phytoremediation // Rus. J. Plant Physiol. 2005. V. 52. P. 748–757. doi 10.1007/s11183-005-0111-9]
22. *Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J.* Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biological Chemistry. 1951. V. 193. P. 265–275.
23. *Сухоруков А.П.* Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: ГрифиК., 2014. 400 с.
24. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
25. *Bromham L., Bennet T.H.* Salt tolerance evolves more frequently in $C_4$ grass lineages // J. Evol. Biol. 2014. V. 27. P. 653–659.
https://doi.org/10.1111/jeb.12320
26. *Yadav S., Mishra A., Jha B.* Elevated $CO_2$ leads to carbon sequestration by modulating $C_4$ photosynthesis pathway enzyme (PPDK) in *Suaeda monoica* and *S. fruticosa* // J. Photochem. Photobiol. B. 2018. V. 178. P. 310–315.
https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2017.11.022
27. *Дымова О.В., Головко Т.К.* Фотосинтетические пигменты в растениях природной таежной зоны Европейского Северо-Востока России // Физиол. раст. 2019. Т. 66. № 3. С 198–206. [*Dymova O.V., Golovko T.K.* Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia // Rus. J. Plant Physiol. 2019. V. 66. P. 384–392. doi 10.1134/S1021443719030038]
https://doi.org/10.1134/S0015330319030035
28. *Биль К.Я.* Экология фотосинтеза. М.: Наука, 1993. 224 с.
29. *Строев Е.А.* Биологическая химия. М.: Высшая школа, 1986. 479 с.
30. *Акмурзина В.А., Селищева А.А., Швец В.И.* От анализа липидов к липидомике // Вестн. МИТХТ. 2012. Т. 7. № 6. С. 3–21.
31. *Орлова Н.В., Кусакина М.Г., Сучкова Н.В.* Зависимость содержания водорастворимых белков в органах галофитов от уровня засоления почвы // Вестн. Перм. ун-та. 2007. Вып. 5(10). С. 31–34.
32. *Freitag Y., Golud V.B., Yuritsyna N.A.* Halophytic plant communities in the Nothern Caspian lowlands: 1, annual halophytic communities // Phytocenologia. 2001. V. 31. P. 63–108.
33. *Voznesenskaya E.V., Franceschi V.R., Kiirats O.* et al. Kranz anatomy is not essential for terrestrial $C_4$ plant photosynthesis // Nature. 2001. V. 414 P. 543–546.
https://doi.org/10.1038/35107073

*ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 40–50*

*УДК 574.583*

# ДИНАМИКА СОСТАВА ЗООПЛАНКТОНА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА И НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕГО ЧИСЛЕННОСТЬ

**© 2021 г. Е. Н. Имант[a], *, А. П. Новоселов[a]**

[a]*Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН, Россия 163000 Архангельск, наб. Северной Двины, 23*

**e-mail: ekaterinaimant@yandex.ru*

Поступила в редакцию 05.04.2020 г.
После доработки 22.06.2020 г.
Принята к публикации 30.06.2020 г.

Проанализирована многолетняя динамика таксономического состава зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина и оценено влияние некоторых гидрохимических факторов на его численность. Установлено, что видовой перечень зоопланктона за полувековой период включает 141 вид: в 1965 г. общий список состоял из 98 таксонов, в 2012–2019 гг. – из 104. Приведены результаты анализа пространственно-временного распределения численности зоопланктона и его таксономических групп. Выявлены значительное увеличение численности организмов за счет веслоногих ракообразных и перестройка таксономической структуры зоопланктона на нижних участках обследованной акватории. В 2019 г. впервые за весь период исследований отмечены изменения в структурообразующем комплексе зоопланктона. Установлено, что видовое разнообразие имеет высокие значения в условиях “очень загрязненных” и “грязных” вод, что свидетельствует о сложной структуре сообществ зоопланктона. Основным фактором, влияющим на горизонтальное распределение численности зоопланктона, является содержание растворенного в воде кислорода.

*Ключевые слова:* зоопланктон, таксономический состав, видовое разнообразие, численность, многолетняя динамика, Северная Двина

**DOI:** 10.31857/S0367059721010042

Изучение водных объектов Арктической зоны Российской Федерации – одно из приоритетных направлений государственной политики в Арктике. Этот регион сильно подвержен изменениям климата, отличается низкой устойчивостью природной среды к антропогенным воздействиям, замедленным восстановлением нарушенных экосистем и ландшафтов. Поэтому актуален экологический мониторинг состояния и изменений во времени арктических пресноводных экосистем [1, 2].

Важный компонент водных экосистем, участвующий в трансформации органики, формировании потоков веществ и энергии, – зоопланктон. Организмы-фильтраторы участвуют в естественном самоочищении водоемов, что важно при повышенных антропогенных нагрузках. Параметры видового богатства, разнообразия, размерно-массовой структуры и доминирования зоопланктона – чувствительные индикаторы антропогенного изменения условий [3].

Среди основных арктических устьев рек России необходимо выделить интенсивно освоенное в промышленном и транспортном аспектах устье р. Северная Двина, являющееся сложным гидрохимическим объектом, находящимся под влиянием морских вод Белого моря и пресных вод реки [4].

Начало изучения зоопланктона водных объектов Архангельской области относится к концу XIX–началу XX вв. [5]. Дальнейшие исследования зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина проводились Отделом гидрологии и водного хозяйства Карельского филиала АН СССР в 1965–1966 гг. и входили в программу комплексных работ, задачами которой являлось изучение влияния промышленных стоков предприятий целлюлозно-бумажной промышленности на зоопланктон [6]. В конце XX–первом десятилетии XXI вв. планомерные гидробиологические наблюдения велись ФГБУ “Северное УГМС” на акватории всего Северодвинского бассейна [7] и были опубликованы результаты изучения техногенного влияния крупных предприятий на структуру планктонной фауны в низовьях р. Северная Двина [4, 8, 9]. Последние данные по зоопланкто-

ну нижнего течения Северной Двины относятся к 2013–2014 гг. [10].

В представленных обзорах есть несоответствия в определениях видовой принадлежности зоопланктона. Например, представители рода *Bosmina* отмечены под 15 видовыми названиями в 1965 г. и под 5 в 2013–2014 гг., хотя по данным, полученным в ходе молекулярно-генетических исследований, установлено только 2 вида этого рода, обитающих в водах России. За прошедший период изменилось систематическое положение н некоторых видов коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных [11].

Устьевые области рек являются продуктивными, экологически и социально значимыми экосистемами, поддерживающими разнообразные формы жизни, но высокий уровень влияния взаимодействующих стрессовых факторов привел к тому, что показатели вымирания пресноводных организмов намного выше, чем у наземных видов [12, 13]. В значительной степени мало изучены [13] воздействия факторов среды и механизмы формирования структуры зоопланктона в речных экосистемах. Учитывая, что понимание пространственно-временных изменений функциональных признаков важно для выяснения фундаментальных экологических процессов, определяющих разнообразие видов, структуру сообщества и функционирование экосистем [14], выявление и описание особенностей структурных характеристик улучшат понимание экологической роли зоопланктона в экотонной водной системе, а большой объем накопленной информации о составе зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина за значительный временной промежуток позволит перейти к анализу многолетней динамики его состава, что может позволить оценить климатогенные и антропогенные тренды.

Цель настоящей работы – анализ многолетней динамики состава, структуры, биоразнообразия, горизонтального распределения зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина и оценка роли факторов среды (температура воды, кислотность, содержание растворенного кислорода), определяющих его численность в локальном масштабе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Многолетняя динамика качественного и количественного состава зоопланктона.** Для анализа динамики составов зоопланктона нами использованы опубликованные данные, относящиеся к летним периодам 1965 г. [6], 1985 г. (сведения ограничиваются значениями численности и индекса видового разнообразия Шеннона) [8], вегетационным периодам 2012–2014 гг. [7, 10, 15, 16], а также материалы, собранные с июня по октябрь 2018–2019 гг. в рамках программы ФГБУ "Северное УГМС" и Госзадания на проведение фундаментальных и прикладных исследований ФИЦКИА РАН в нижнем течении р. Северная Двина.

Отбор проб в 2012–2014 и 2018–2019 гг. проводили на сети пунктов наблюдений, установленных согласно РД 52.24.309-2016 "Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши": № 1 – в черте с. Усть-Пинега (левый и правый берег, середина реки); № 2 – 1 км выше устья р. Пинега (середина реки); № 3 – в черте г. Новодвинск (левый и правый берег); № 4 – в черте г. Архангельск у ж/д моста (левый и правый берег); № 5 – в протоке Кузнечиха (левый и правый берег); № 6 – в рукаве Корабельный (середина реки); № 7 – в протоке Маймакса (левый и правый берег); № 8 – в рукаве Никольский, с. Рикасиха (середина реки) (рис. 1). Всего за период исследований на наблюдательных пунктах водотока с поверхностного горизонта в соответствии с общепринятыми в гидробиологии методиками [17] отобрано и проанализировано 307 зоопланктонных проб, в том числе в 2012 г. – 60 проб, 2013 г. – 60, 2014 г. – 53, 2018 г. – 70, 2019 г. – 64. Видовую принадлежность организмов устанавливали при помощи соответствующих определителей зоопланктона [11].

Сообщества зоопланктона характеризовали по видовому составу, количеству видов, численности ($N$), соотношению таксономических групп ($N_{\text{Rotifera}}/N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Copepoda}}$). Доминантные виды в сообществах выделяли по относительной численности при нижнем уровне доминирования не менее 10%. Для анализа видового разнообразия сообществ зоопланктона применяли индекс разнообразия Шеннона ($H_N$) [17], рассчитанный по средней численности для каждого года исследований (2012–2014 и 2018–2019 гг.).

**Факторы, определяющие современную численность зоопланктона экотонной водной системы Северной Двины.** Комплексность исследований в 2018 г. обеспечивалась одновременностью проведения измерений температуры, определения кислотности и содержания растворенного кислорода в воде на каждом пункте наблюдений. Анализ проб воды выполняли в лаборатории ФГБУ "Северное УГМС" по аттестованным методикам: РД 52.24.496-2018 "Методика измерений температуры, прозрачности и определения запаха воды"; РД 52.24.495-2017 "Водородный показатель вод. Методика измерений потенциометрическим методом"; РД 52.24.419-2019 "Массовая концентрация растворенного кислорода в водах. Методика выполнения измерений йодометрическим методом".

Статистическую обработку результатов (средняя арифметическая, ошибка средней арифметической, медиана) и корреляционный анализ между показателями среды и численностью зоо-

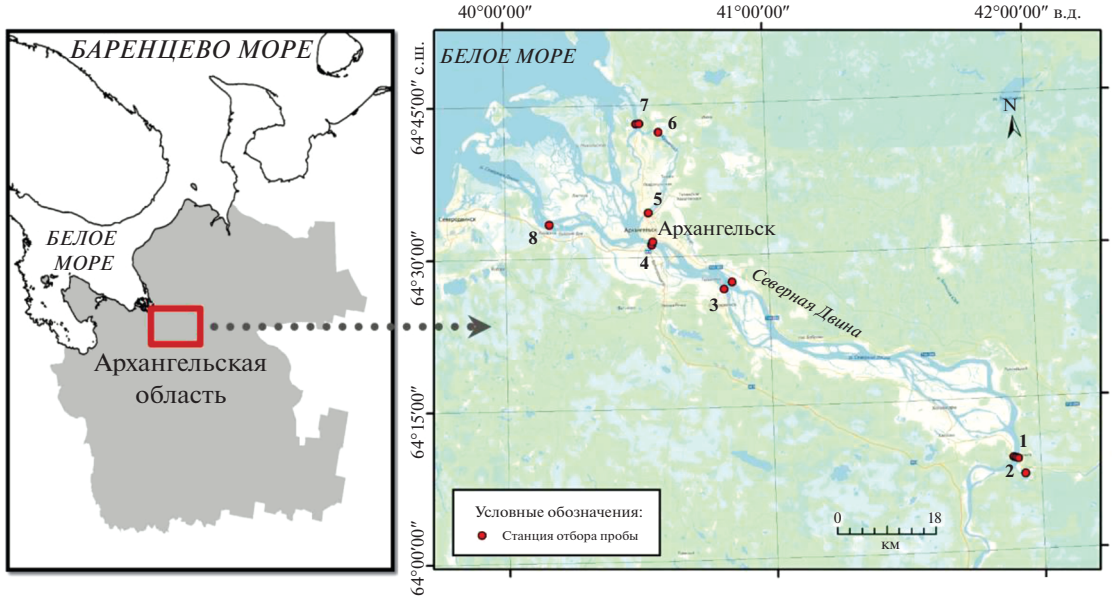



**Рис. 1.** Карта-схема нижнего течения р. Северная Двина и станции отбора гидробиологических проб.

планктона и его отдельных групп выполняли в программном продукте по обработке аналитической информации SPSS Statistics. Для расчета коэффициента корреляции Пирсона использован массив гидробиологических и гидролого-гидрохимических данных за 2018 г. (70 сопряженных проб).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### *Многолетняя динамика качественного и количественного состава зоопланктона*

Зоопланктон нижнего течения р. Северная Двина представлен тремя крупными таксономическими группами микро- и мезозоопланктона – Rotifera, Cladocera, Copepoda. За весь период исследований идентифицирован 141 вид, среди которых 41.1% видов относятся к надотряду Cladocera (табл. 1). Анализ полученных данных показал, что за период с 1965 г. по настоящее время состав зоопланктонной фауны обследованной акватории претерпел существенные изменения, вероятно, обусловленные ростом антропогенной нагрузки на экосистему и уровня загрязнения водной среды [7, 15, 16, 18].

В ходе климатических и антропогенных изменений [19], происходивших с лотической системой в течение более 45 лет, в составе зоопланктона отмечено 5 новых для фауны видов Rotifera, 9 – Cladocera и 6 – Copepoda, не указанных в сводке 1965 г. В то же время в период с 2012 г. по 2019 г. по сравнению с 1965 г. в пробах перестали встречаться 11.3% видов коловраток. Все новые для фауны виды Rotifera имеют всесветное распространение. При этом особое внимание заслуживает *Brachionus quadridentatus*, являющийся показателем β-мезосапробных условий и способный к жизни в условиях пресных, солоноватоводных и морских вод, т.е. толерантным к значительным колебаниям солености.

Среди Cladocera зафиксированы виды с неустановленной сапробной валентностью: 2 холодноводных вида с ограниченным северным ареалом – *Bythotrephes cederstroemii* и *Eurycercus* (*Teretifrons*) *glacialis*, а также обитатель торфяных болот *Ophryoxus gracilis*. Все остальные виды имеют голарктическое распространение, среди которых отмечены как олигосапробы, так и β-мезосапробы.

Наиболее постоянной в многолетнем аспекте группой по представленности видов в общем списке являлись Copepoda. Это объясняется как трофическими особенностями организмов и их связями со средой, поскольку основу группы веслоногих составляют ракообразные, добывающие пищу в толще воды путем ее захвата, дополняя процесс активным поиском подвижной добычи [11], так и способностью Copepoda уходить от нападения хищников, что связано с их высокой двигательной активностью [20].

Начиная с 2012 г., количество видов, отмеченных в нижнем течении р. Северная Двина, варьировало от 42 до 66 в 2019 г., при этом наибольшего развития во все годы достигали ветвистоусые ракообразные. Обычно при росте уровня загрязнения индекс видового разнообразия снижается и имеет низкие значения [21, 22]. По комплексным оценкам ФГБУ “Северное УГМС”, воды нижнего течения реки соответствуют III (разряд “б”) и

**Таблица 1.** Таксономический состав зоопланктона в нижнем течении р. Северная Двина

| Виды | Годы исследований | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1965* | 2012** | 2013** | 2014** | 2018 | 2019 |
| **Rotifera** | | | | | | |
| *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 | + | + | + | + | + | + |
| *A. herricki* Guerne, 1888 | + | | + | + | + | + |
| *Asplanchna* sp. | + | | | + | + | + |
| *Brachionus angularis* Gosse, 1851 | + | | | | | |
| *Br. calyciflorus calyciflorus* Pallas, 1776 | + | | + | + | + | + |
| *Br. diversicornis* (Daday, 1883) | + | | | | | |
| *Br. quadridentatus* Hermann, 1783 | | | | + | | |
| *Brachionus* sp. | + | | | | + | |
| *Cephalodella* sp. | | | | | + | |
| *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 | + | | | | | + |
| *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 | + | | | + | + | + |
| *Euchlanis* sp. | + | | | + | | |
| *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834) | + | | | | | + |
| *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) | + | | | + | | + |
| *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) | + | | + | + | + | + |
| *K. cruciformis* (Thompson, 1892) | + | | | | | |
| *K. quadrata* (O.F. Müller, 1786) | + | | | + | + | + |
| *Lecane cornuta* (Müller, 1786) | | | | | | + |
| *L. luna* (Müller, 1776) | + | | | | | |
| *Lecane* sp. | | | | | + | + |
| *Lepadella ovalis* (Müller, 1786) | + | | | | | |
| *Mytilina* sp. | | | | | + | |
| *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832) | + | | | | + | |
| *Notholca* sp. | | | | | + | |
| *Ploesoma hudsoni* (Imhof, 1891) | + | | | | | + |
| *Ploesoma truncatum* (Levander, 1894) | + | | | | | |
| *Ploesoma* sp. | | | | + | + | + |
| *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925 | + | | | | | |
| *P. luminosa* Kutikova, 1962 | + | | | | | |
| *P. vulgaris* Carlin, 1943 | + | | | | + | |
| *Polyarthra* sp. | | | | + | + | + |
| *Synchaeta baltica* Ehrenberg, 1834 | + | | | | | |
| *S. grandis* Zacharias, 1893 | + | | | | | |
| *S. stylata* Wierzejski, 1893 | + | | | | | |
| *Synchaeta* sp. | + | | | | + | + |
| *Testudinella* sp. | | | | | + | |
| *Trichocerca cylindrica* (Imhof, 1891) | + | | | | | |
| *Tr. porcellus* (Gosse, 1851) | + | | | | | |
| *Tr. pusilla* (Jennings, 1903) | + | | | | | |
| *Trichocerca* sp. | + | | | + | + | + |
| *Trichotria curta* (Skorikov, 1914) | + | | | | | |
| *Tr. pocillum* (Müller, 1766) | + | | | | | |
| **Cladocera** | | | | | | |
| *Acroperus harpae* (Baird, 1834) | + | + | + | | + | |
| *Alona affinis* (Leydig, 1860) | + | + | + | | + | + |
| *A. costata* G.O. Sars, 1862 | + | | | | | |
| *A. guttata* G.O. Sars, 1862 | + | | | | + | |
| *A. quadrangularis* (O.F. Müller, 1776) | + | + | + | + | + | + |
| *Alona* sp. | | | | + | + | + |
| *Alonella exigua* (Lilljeborg, 1853) | | + | | | | |

**Таблица 1.** Продолжение

| Виды | Годы исследований | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1965* | 2012** | 2013** | 2014** | 2018 | 2019 |
| *Al. nana* (Baird, 1843) | + | | | | | + |
| *Alonopsis elongatus* G.O. Sars, 1862 | + | + | | | | |
| *Bythotrephes cederstroemii* Schoedler, 1877 | | | | | + | |
| *Bosmina* (*Eubosmina*) *coregoni* Baird, 1857 | + | + | + | + | + | + |
| *B.* (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Müller,1785) | + | + | + | + | + | + |
| *Bosmina* sp. | + | + | + | + | + | + |
| *Bosminopsis* sp. | + | | | | | |
| *Camptocercus fennicus* Stenroos, 1898 | + | | | | | |
| *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 | | + | + | + | + | + |
| *C. quadrangula* (O.F. Müller, 1785) | + | + | + | + | | + |
| *C. pulchella* G.O. Sars, 1862 | + | | | | | |
| *Ceriodaphnia* sp. | | | + | | + | + |
| *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785) | + | + | + | + | + | + |
| *Ch. ovalis* Kurz, 1875 | + | + | + | | | |
| *Chydorus* sp. | | | + | | | |
| *Coronatella rectangula* (G.O. Sars, 1862) | + | | | | + | + |
| *Daphnia* (*Daphnia*) *cucullata* G.O. Sars, 1862 | + | + | + | + | + | + |
| *D.* (*D.*) *cristata* G.O. Sars, 1862 | + | + | + | | + | + |
| *D.* (*D.*) *hyalina* Leydig, 1860 | + | | | | | |
| *D.* (*D.*) *longiremis* G.O. Sars, 1862 | + | + | | | | |
| *D.* (*D.*) *longispina* (O.F. Müller, 1776) | + | | | | | + |
| *D.* (*D.*) *pulex* Leydig, 1860 | + | | | | | |
| *Daphnia* sp. | | | + | + | | + |
| *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848) | + | + | | + | + | + |
| *Disparalona rostrata* (Koch, 1841) | + | | | | | + |
| *Disparalona* sp. | | | | | + | + |
| *Eurycercus* (*Teretifrons*) *glacialis* Lilljeborg, 1887 | | | + | | + | |
| *E. lamellatus* (O.F. Müller, 1776) | + | | | | | |
| *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851) | + | | | | | |
| *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855 | + | | | | | |
| *Ilyocryptus acutifrons* G.O. Sars, 1862 | + | | + | + | | + |
| *Il. sordidus* (Liévin, 1848) | | + | + | | | |
| *Ilyocryptus* sp. | + | | | | | |
| *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) | + | | + | | + | |
| *Leydigia leydigi* (Schödler, 1863) | + | | + | | | + |
| *Limnosida frontosa* G.O. Sars, 1862 | + | + | + | + | + | |
| *Macrothrix hirsuticornis* Norman & Brady, 1867 | | + | + | + | + | + |
| *M. laticornis* (Jurine, 1820) | + | + | + | + | | |
| *Macrothrix* sp. | | | | | + | |
| *Moina* sp. | + | | | | | |
| *Monospilus dispar* G.O. Sars, 1862 | + | + | | | | |
| *Ophryoxus gracilis* (G.O. Sars, 1862) | | | | + | | |
| *Peracantha truncata* (O.F. Müller, 1785) | + | | | | | + |
| *Picripleuroxus laevis* (G.O. Sars, 1862) | + | | | | | |
| *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820) | | | | | | + |
| *Pl. trigonellus* (O.F. Müller, 1776) | | + | | | | |
| *Pl. uncinatus* (Baird, 1850) | + | + | | | | |
| *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) | + | | + | + | + | + |
| *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776) | + | | + | | + | + |
| *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) | + | | + | | + | |
| *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776) | + | + | | | | |

**Таблица 1.** Окончание

| Виды | Годы исследований | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1965* | 2012** | 2013** | 2014** | 2018 | 2019 |
| **Copepoda** | | | | | | |
| *Acanthocyclops vernalis vernalis* (Fischer, 1853) | + | | | + | + | + |
| *A. venustus venustus* (Norman & Scott T., 1906) | + | | | | | |
| *Acanthocyclops* sp. | | | + | | | |
| *Calanoida* sp. | | + | + | + | + | + |
| *C. scutifer scutifer* G.O. Sars, 1863 | | + | + | + | + | + |
| *C. strenuus strenuus* Fischer, 1851 | + | + | + | + | + | + |
| *C. vicinus vicinus* Uljanin, 1875 | + | | | | | |
| *Cyclops* sp. | | + | | | + | + |
| *Cyclopoida* sp. | | | + | + | | + |
| *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857) | + | + | + | | | |
| *D. languidoides languidoides* (Lilljeborg, 1901) | + | | | | | |
| *D. nanus nanus* (G.O. Sars, 1863) | + | | | | | |
| *Diacyclops* sp. | | | | | + | + |
| *Ectinosoma* sp. | | | | + | | + |
| *Eudiaptomus gracilis* (G.O. Sars, 1863) | + | | | | | |
| *E. graciloides* (Lilljeborg, 1888) | + | | | | | + |
| *Eudiaptomus* sp. | | + | | | | |
| *Eucyclops macruroides macruroides* (Lilljeborg, 1901) | + | | | | | |
| *E. macrurus macrurus* (G.O. Sars, 1863) | + | | | | | |
| *E. serrulatus serrulatus* (Fischer, 1851) | + | + | + | + | | + |
| *Eucyclops* sp. | | | | | | + |
| *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) | + | + | + | + | + | + |
| *E. gracilis* (G.O. Sars, 1898) | + | + | + | + | + | + |
| *E. lacustris* (Poppe, 1887) | | + | + | + | + | + |
| *Eurytemora* sp. | | + | + | + | + | + |
| *Harpacticoida* sp. | | | | | + | + |
| *Harpacticus uniremis uniremis* Krøyer in Gaimard, 1842–1845? | | | | + | | |
| *Harpacticus* sp. | | | | + | | |
| *Heterocope appendiculata* G.O. Sars, 1863 | + | | | | + | |
| *Heterocope* sp. | | | + | | | |
| *Macrocyclops albidus albidus* (Jurine, 1820) | + | + | | | | |
| *Macrocyclops* sp. | | | | | + | + |
| *Megacyclops viridis viridis* (Jurine, 1820) | + | + | | + | + | + |
| *Mesocyclops leuckarti leuckarti* (Claus, 1857) | + | + | + | + | + | + |
| *Paracyclops affinis* (G.O. Sars, 1863) | | + | + | + | | + |
| *P. fimbriatus fimbriatus* (Fischer, 1853) | + | + | + | | + | + |
| *Paracyclops* sp. | | | | | + | + |
| *Platycyclops phaleratus* (Koch, 1838) | + | | + | | | + |
| *Thermocyclops crassus crassus* (Fischer, 1853) | + | | | | | |
| *Th. oithonoides* (G.O. Sars, 1863) | + | + | + | + | + | |
| Rotifera: 43 | 33 | 1 | 4 | 13 | 19 | 17 |
| Cladocera: 58 | 43 | 24 | 26 | 17 | 25 | 26 |
| Copepoda: 40 | 22 | 17 | 17 | 17 | 18 | 23 |
| Итого: 141 | 98 | 42 | 47 | 47 | 62 | 66 |

Примечание: * – по данным З.И. Филимоновой [6]; ** – по данным М.И. Зметной и ФГБУ “Северное УГМС” [7, 10, 15, 16].

IV (разряд “а”) классам качества и характеризуются как “очень загрязненные” и “грязные” [18]. Индекс видового разнообразия Шеннона, рассчитанный по среднегодовой численности отдельно взятого года для всей акватории, изменялся в диапазоне от 2.00 в 1985 г. до 3.88 бит/экз. в 2014 г., в 2018–2019 гг. индекс составлял 3.55 и 3.67 соответственно. В целом в нижнем течении реки значения индекса видового разнообразия были высокими, что характеризует выравненность структуры сообществ и указывает на значительное видовое богатство зоопланктона.

Хаотичность динамики зоопланктона – это его внутреннее и естественное свойство, используя которое можно охарактеризовать реализованный адаптационный потенциал сообщества [3]. Зоопланктон экотонной водной системы Северной Двины характеризовался количественным разнообразием – численность организмов изменялась в широких пределах как по профилю реки, так и по годам исследований (табл. 2).

В многолетней динамике наиболее высокие показатели обилия зоопланктона наблюдались в 2013–2014 гг., вероятно, вследствие благоприятного комбинированного эффекта воздействия факторов на развитие планктонных животных в исследуемые годы [7, 16]. Структурообразующий комплекс видов по численности за 2012–2019 гг. был представлен 1–4 видами. Основной фон планктона – копеподный, общими для всех лет исследований являлись ракообразные рода *Eurytemora*, способные обитать в солоноватых водах и которые в отдельные годы достигали до 52.0% от суммарной численности (см. табл. 2). В видовой структуре 2019 г. наблюдалась перестройка, выраженная в смене супердоминантного вида и в целом таксономической группы зоопланктона. Численным ядром планктона в этот год оказался эврибионтный вид, имеющий всесветное распространение и являющийся показателем эвтрофных условий – *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* [23]. В настоящей работе мы не предпринимаем попыток установить причину произошедших структурных трансформаций, оставляя этот вопрос для дальнейшего рассмотрения и анализа.

Похожий видовой состав и структурообразующий комплекс описан для нижних течений рек Сакраменто и Сан-Хоакин в Северной Америке. Солоноватоводный компонент зоопланктона был представлен веслоногими ракообразными рода *Eurytemora* и коловратками рода *Synchaeta*. Обычными представителями пресноводного зоопланктона были типичные виды для рек умеренного пояса – *Bosmina* sp. и *Cyclops* sp. среди ракообразных, а также роды *Keratella, Polyarthra, Trichocerca, Synchaeta* среди коловраток [24].

Следует отметить, что в зоопланктонной фауне большинства таких крупных европейских рек, как Эльба, Дунай, Луара, Висла, Рейн, наблюдается абсолютное преобладание коловраток [25, 26]. Считается, что представителям ротиферного комплекса легче приспособиться к гидродинамическим условиям рек за счет более короткого времени генерации и потому, что они в меньшей степени выедаются рыбой.

В пространственном аспекте численность организмов на станции р. Северная Двина в черте г. Новодвинск снизилась по сравнению с 1985 г. до 1.5 (2019 г.) – 6 (2013 г.) раз, что можно объяснить постоянным поступлением сточных вод, которые содержат в большом количестве токсичные вещества, подавляющие функционирование биоценозов [4, 9]. На станции р. Северная Двина в протоке Кузнечиха в 2018–2019 гг. по сравнению с 1965 г. произошло увеличение численности зоопланктона до 3 раз. Одной из причин этого может быть несоответствие сроков проведения исследований. Кроме того, в 2000-х годах ряд крупных предприятий (гидролизный завод и Соломбальский целлюлозно-бумажный комбинат) прекратили деятельность, что снизило нагрузку на водную экосистему.

Рассматривая структуру зоопланктона в среднем за весь период исследований и вклад отдельных таксономических групп в формирование численности, мы наблюдаем смену доминантных групп, начиная со станции № 5 р. Северная Двина в протоке Кузнечиха, и в целом численное преобладание Copepoda. В верхних участках акватории основной вклад в развитие зоопланктона вносили ветвистоусые ракообразные (47.3% на станции № 4 – 60.1% на станции № 2), в более нижних на смену им приходили веслоногие ракообразные (до 90.3% на станции № 5), по численности многократно превосходящие суммарные значения групп до выше упомянутой станции в основном за счет солоноватоводных представителей рода *Eurytemora* (табл. 3), что свидетельствовало о значительном их влиянии на пресноводную экосистему р. Северная Двина.

Веслоногие ракообразные рода *Eurytemora* формируют значительные плотности в прибрежных водах по всему миру и доминируют в зоопланктонных сообществах, в частности в Мексиканском и Чесапикском заливах, в устье р. Колумбия и многих других реках Европы, занимая ключевые трофические позиции [27–29]. Отмечается большой интерес к изучению инвазивного вида *Eurytemora affinis*, который выявлен и в нижнем течении р. Северная Двина как переносчику болезней, передающихся через воду [30]. В результате секвенирования микробиома *E. affinis* были обнаружены некоторые предположительно патогенные таксоны, включая *Vibrio cholerae*, *Salmonella*, *Shigella*, *Campylobacter*, *Corynebacterium diphtheriae, Yersinia*, *Aeromonas hydrophila* и *Acinetobacter hau-*

**Таблица 2.** Пространственно-временная динамика численности ($N$, экз/м$^3$) зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина

| Статистические показатели | № 1 – в черте с. Усть-Пинега | № 2 –1 км выше устья р. Пинега | № 3 – в черте г. Новодвинск | № 4 – в черте г. Архангельска у ж/д моста | № 5 – протока Кузнечиха | № 6 – рукав Корабельный | № 7 – протока Маймакса | № 8 – рукав Никольский, с. Рикасиха |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **1965 г. (период летней межени)[1]** | | | | | | | | |
| $M$ | Нет данных | | | | 810 | Нет данных | 740 | 350 |
| **1985 г. (период летней межени)[2]** | | | | | | | | |
| $M$ | Нет данных | | 1040 | 220 | Нет данных | 840 | 440 | 620 |
| **2012 г.[3]** | | | | | | | | |
| $M \pm m$ | 245 ± 61 | 76 ± 22 | 265 ± 88 | 303 ± 62 | 437 ± 116 | 252 ± 78 | 398 ± 201 | Нет данных |
| (min–max) | (30–690) | (20–150) | (40–920) | (50–610) | (50–1230) | (50–480) | (40–2130) | |
| Среднее кол-во видов ± $m$ | 5.8 ± 0.8 | 4.4 ± 1.4 | 5.6 ± 0.6 | 5.8 ± 0.7 | 6.9 ± 1.1 | 6.8 ± 1.5 | 5.1 ± 0.6 | |
| (min–max) | (2–10) | (2–10) | (2–8) | (3–10) | (2–11) | (3–12) | (3–9) | |
| Доминантные виды (%) | *Eurytemora affinis* (16.3), *Bosmina (Eubosmina) coregoni Baird, 1857* (13.9), *Mesocyclops leuckarti leuckarti* (12.2), *Eurytemora lacustris* (11.8) | | | | | | | |
| **2013 г.[3]** | | | | | | | | |
| $M \pm m$ | 658 ± 257 | 228 ± 149 | 632 ± 417 | 1406 ± 656 | 7242 ± 4707 | 644 ± 476 | 3010 ± 1758 | Нет данных |
| (min–max) | (40–1980) | (60–820) | (80–4320) | (60–5380) | (60–43600) | (80–2540) | (40–18200) | |
| Среднее кол-во видов ± $m$ | 5.6 ± 1.6 | 4.0 ± 1.5 | 4.2 ± 0.6 | 5.0 ± 1.1 | 5.6 ± 0.9 | 5.6 ± 1.7 | 6.3 ± 1.1 | |
| (min–max) | (2–15) | (2–10) | (3–9) | (2–12) | (2–10) | (2–12) | (2–11) | |
| Доминантные виды (%) | *Eurytemora lacustris* (52.0) | | | | | | | |
| **2014 г.[3]** | | | | | | | | |
| $M \pm m$ | 1375 ± 478 | 350 ± 41 | 304 ± 59 | 3274 ± 1587 | 5988 ± 2747 | 1440 ± 735 | 1045 ± 396 | Нет данных |
| (min–max) | (320–4300) | (260–460) | (100–740) | (120–13200) | (440–23820) | (140–3960) | (140–3440) | |
| Среднее кол-во видов ± $m$ | 6.9 ± 0.9 | 4.3 ± 0.8 | 5.4 ± 0.9 | 8.6 ± 1.7 | 7.6 ± 1.1 | 8.6 ± 1.9 | 6.6 ± 0.7 | |
| (min–max) | (4–11) | (2–5) | (2–11) | (3–17) | (4–14) | (3–14) | (4–10) | |
| Доминантные виды (%) | *Eurytemora lacustris* (24.1), *Brachionus calyciflorus calyciflorus* (12.8), *Eurytemora gracilis* (11.1) | | | | | | | |
| **2018 г.** | | | | | | | | |
| $M \pm m$ | 421 ± 292 | 176 ± 99 | 340 ± 169 | 548 ± 177 | 2628 ± 784 | 480 ± 267 | 1766 ± 718 | 708 ± 359 |
| (min–max) | (0–4440) | (40–560) | (0–1520) | (40–1780) | (0–7860) | (20–1420) | (0–6540) | (40–1880) |
| Среднее кол-во видов ± $m$ | 3.1 ± 0.7 | 3.4 ± 0.9 | 4.3 ± 1.7 | 7.6 ± 1.9 | 5.6 ± 1.0 | 4.8 ± 1.8 | 6.0 ± 1.7 | 6.2 ± 2.4 |
| (min–max) | (0–7) | (1–6) | (0–14) | (1–18) | (0–9) | (1–11) | (0–17) | (1–12) |
| Доминантные виды (%) | Nauplii Copepoda (27.7), *Eurytemora affinis* (20.2) | | | | | | | |
| **2019 г.** | | | | | | | | |
| $M \pm m$ | 422 ± 149 | 148 ± 125 | 678 ± 305 | 417 ± 178 | 2004 ± 1215 | 180 ± 156 | 734 ± 473 | 435 ± 202 |
| (min–max) | (0–1280) | (0–640) | (0–3020) | (10–1580) | (0–10960) | (0–800) | (0–4920) | (40–900) |
| Среднее кол-во видов ± $m$ | 5.1 ± 1.6 | 3.2 ± 2.3 | 4.6 ± 1.2 | 5.2 ± 1.4 | 5.7 ± 1.9 | 2.4 ± 1.6 | 5.5 ± 1.6 | 5.5 ± 2.2 |
| (min–max) | (0–14) | (0–12) | (0–9) | (0–11) | (0–17) | (0–8) | (0–15) | (1–11) |
| Доминантные виды (%) | *Bosmina (Bosmina) longirostris* (23.7), *Eurytemora affinis* (17.1), *Asplanchna priodonta* (11.3), *Bosmina (Eubosmina) coregoni* (10.8) | | | | | | | |

Примечание: $M \pm m$ (min–max) – средняя арифметическая и ошибка средней (минимальные и максимальные значения численности); 1 – по данным З.И. Филимоновой [5]; 2 – по данным В.Ф. Бреховских [7]; 3 – по данным М.И. Зметной и ФГБУ “Северное УГМС” [6, 9, 12, 18].

**Таблица 3.** Среднемноголетняя численность ($N$) таксономических групп зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина

| Станции | $N_{Rotifera}$ | $N_{Cladocera}$ | $N_{Copepoda}$ | $N_{Rotifera + Cladocera + Copepoda}$ |
|---|---|---|---|---|
| № 1 – в черте с. Усть-Пинега | 215 | 332 | 128 | 675 |
| № 2 – 1 км выше устья р. Пинега | 41 | 125 | 42 | 208 |
| № 3 – в черте г. Новодвинск | 70 | 200 | 115 | 385 |
| № 4 – в черте г. Архангельск у ж/д моста | 435 | 654 | 294 | 1383 |
| № 5 – протока Кузнечиха | 54 | 339 | 3681 | 4074 |
| № 6 – рукав Корабельный | 158 | 305 | 241 | 704 |
| № 7 – протока Маймакса | 50 | 290 | 1216 | 1556 |
| № 8 – рукав Никольский, с. Рикасиха | 68 | 184 | 456 | 708 |
| $M \pm m$ (min–max) | 136 ± 48 (41–435) | 304 ± 57 (125–654) | 772 ± 436 (42–3680) | 1212 ± 440 (208–4074) |
| $m_e$ | 69 | 298 | 267 | 706 |

Примечание: $M \pm m$ (min–max) – средняя арифметическая и ошибка средней (минимальные и максимальные значения численности); $m_e$ – медиана.

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции численности зоопланктона и его таксономических групп с факторами среды (2018 г.)

| Группа | $O_2$ | pH | $T$, °C |
|---|---|---|---|
| $N_{Rotifera}$ | –0.34 ($p < 0.01$) | 0.29 ($p < 0.05$) | 0.37 ($p < 0.01$) |
| $N_{Cladocera}$ | –0.26 ($p < 0.05$) | 0.26 ($p <0 .05$) | 0.33 ($p < 0.01$) |
| $N_{Copepoda}$ | –0.48 ($p < 0.01$) | 0.21 ($p > 0.05$) | 0.26 ($p < 0.05$) |
| $N_{Rotifera + Cladocera + Copepoda}$ | –0.56 ($p < 0.01$) | 0.31 ($p < 0.05$) | 0.38 ($p < 0.01$) |

*soul*, при их отсутствии в местах отбора образцов *Eurytemora*. Благодаря приливно-отливным явлениям в устьевых областях рек *Eurytemora affinis* легко перемещается, при этом демонстрируя быструю физиологическую эволюцию и изменение микробиома во время инвазий из прибрежных во внутренние воды, и, как следствие, состав микробного сообщества может иметь серьезные последствия для передачи заболеваний [30].

### *Факторы, определяющие современную численность зоопланктона экотонной водной системы Северной Двины*

В настоящей работе впервые для нижнего течения р. Северная Двина рассмотрена зависимость среднегодовой численности зоопланктона от температуры, pH и содержания растворенного кислорода в воде (по данным 2018 г.). Для определения влияния абиотических факторов среды на развитие зоопланктонных организмов был проведен корреляционный анализ гидролого-гидрохимических характеристик и численности зоопланктона в целом и отдельных его групп. Установлено, что общая среднегодовая численность зоопланктона обратно коррелирует с содержанием растворенного кислорода и выявлена слабая прямая связь с водородным показателем и температурой воды (табл. 4).

Для нижнего течения р. Северная Двина выявлена средняя обратная зависимость численных характеристик Copepoda от содержания растворенного кислорода и слабая прямая – от температурного режима. Подобные зависимости описаны для Новосибирского водохранилища [31], арктических озер бассейна р. Анабар [2], малой р. Ильдь [32].

Динамика численности ветвистоусых ракообразных и коловраток имела слабую прямую связь с pH и температурой воды, обратную – с содержанием растворенного кислорода. Можно предположить, что в рассматриваемой водной системе наличие других факторов, в числе которых пищевой [3, 20], также оказывает большое влияние на развитие и распространение гидробионтов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоопланктон экотонной водной системы Северной Двины на современном этапе состоит из умеренного количества видов и представляет собой достаточно устойчивое и выравненное сооб-

щество. В его качественном составе за все годы наблюдений наибольшим видовым богатством характеризуются ветвистоусые ракообразные. В целом зоопланктонное сообщество отличается количественным разнообразием как по профилю реки, так и по годам исследований. Динамика численности его различных групп имеют свою специфику, которая определяется режимом лотической водной системы, экологическими условиями среды обитания гидробионтов, а также приспособительными особенностями самих организмов. В структуре зоопланктона отмечена трансформация, выраженная в смене супердоминантного вида и в целом таксономической группы зоопланктона. По результатам корреляционного анализа основным фактором среди климат-зависимых переменных, влияющим на распространение зоопланктона, является содержание растворенного кислорода. Полученные данные по фауне зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина нельзя считать исчерпывающими и необходимо дальнейшее проведение мониторинговых исследований. При этом дополнительного и более детального анализа требует в целом рассмотрение типа Rotifera и структурных перестроек, произошедших в зоопланктонном сообществе в 2019 г.

Авторы выражают благодарность руководству ФГБУ “Северное УГМС” за предоставленные данные по гидрохимии и гидрологии исследуемой акватории, без которых оценить влияние факторов среды на зоопланктон невозможно. Работа частично выполнена в рамках государственного задания “Исследование закономерностей формирования пресноводной ихтиофауны Европейского Северо-Востока России в условиях меняющегося климата и воздействия антропогенных факторов” (тема № 0332-2019-0001), проекта РФФИ № 18-05-01041 “Биогеохимические процессы на границе раздела река–море в Европейской Субарктике: экосистемный подход”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Имант Е.Н., Зметная М.И., Новоселов А.П.* Оценка качества вод нижнего течения реки Северная Двина на основании анализа индикаторных видов зоопланктона // Проблемы региональной экологии. 2020. № 1. С. 12–20.
2. *Фролова Л.А., Назарова Л.Б., Пестрякова Л.А.* и др. Анализ влияния климат-зависимых факторов на формирование зоопланктонных сообществ арктических озер бассейна реки Анабар // Сибирский экологич. журн. 2013. № 1. С. 3–15.
3. *Мухортова О.В., Болотов С.Э., Тарасова Н.Г.* и др. Зоопланктон урбанизированного водоема и факторы, определяющие его развитие (на примере озера Большое Васильевское, г. Тольятти, Самарская область) // Поволжский экологич. журн. 2015. № 4. С. 409–421.
4. *Воробьева Т.Я., Собко Е.И., Забелина С.А.* Пространственно-временная изменчивость структуры планктонных сообществ экосистемы устья р. Северной Двины // Вестн. Север. (Аркт.) федер. ун-та. Сер. “Естественные науки”. 2010. № 3. С. 36–42.
5. *Величковский В.А.* Фито- и зоопланктон Северной Двины вблизи Архангельска // Труды Полярного хим.-бактериол. ин-та. Архангельск, 1927. Т. 1. С. 152–156.
6. *Филимонова З.И.* Зоопланктон приустьевого участка и дельты реки Северной Двины // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск, 1970. С. 111–135.
7. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2013 год. Архангельск, 2014. 236 с.
8. *Бреховских В.Ф., Волкова З.В., Колесниченко Н.Н.* Проблемы качества поверхностных вод в бассейне Северной Двины. М.: Наука, 2003. 233 с.
9. *Воробьева Т.Я., Собко Е.И., Шорина Н.В., Забелина С.А.* Средообразующая роль планктонных сообществ экосистемы устья Северной Двины // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2010. Т. 12. № 1(4). С. 920–924.
10. *Зметная М.И., Плакуева М.В.* Видовое разнообразие и структура зоопланктонного сообщества водотоков Субарктики (на примере Архангельской области) // Арктика: экология и экономика. 2018. № 1(29). С. 68–83.
11. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1: Зоопланктон / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
12. *Wei Xiong, Jie Li, Yiyong Chen* et al. Determinants of community structure of zooplankton in heavily polluted river ecosystems // Scientific Reports. 2016. V. 6. P. 22043.
13. *Neumann-Leitão S, Melo Pamc, Schwamborn R.* et al. Zooplankton From a Reef System Under the Influence of the Amazon River Plume // Frontiers in microbiology. 2018. V. 9. P. 355.
14. *Bertelsmeier C.* Functional trait ecology in the Anthropocene: a standardized framework for terrestrial invertebrates // Funct. Ecol. 2017. V. 31. P. 556–557.
15. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2012 год. Архангельск, 2013. 197 с.
16. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2014 год. Архангельск, 2015. 222 с.
17. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. Абакумова В.А. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 319 с.
18. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2018 год. Архангельск, 2019. 225 с.
19. *Новоселов А.П., Студенов И.И.* Факторы техногенного воздействия на бассейн реки Северная Двина // Вестн. Север. (Аркт.) федер. ун-та. Сер. “Естественные науки”. 2014. № 2. С. 32–40.

20. *Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Гладышев М.И.* и др. Факторы динамики сообществ планктонных ракообразных в эвтрофных условиях // Экология. 2019. № 1. С. 47–54.
21. *Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек / Отв. ред. Комов В.Т. М.: Наука, 2005. 263 с.
22. *Орлова Ю.С.* Использование индексов биологического разнообразия для анализа альгофлоры бассейна р. Алатырь // Вестн. Мордовского ун-та. 2013. № 3–4. С. 53–57.
23. *Кулаков Д.В.* Использование показателей зоопланктона в оценке качества вод двух озер бассейна Финского залива // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 93–100.
24. *Orsi J.J., Mecum W.L.* Zooplankton distribution and abundance in the Sacramento-San Joaquin delta in relation to certain environmental factors // Estuaries. 1986. V. 9. P. 326–339.
25. *Napiórkowski Paweł, Napiórkowska Teresa*. The diversity and longitudinal changes of zooplankton in the lower course of a large, regulated European river (the lower Vistula River, Poland) // Biologia. 2013. V. 68/6. P. 1163–1171.
26. *Zimmermann-Timm H., Holst H., Kausch H.* Spatial dynamics of rotifers in a large lowland river, the Elbe, Germany: How important are retentive shoreline habitats for the plankton community? // Hydrobiologia. 2007. V. 593. P. 49–58.
27. *Neumann-Leitão S., Eskinazi-Sant'anna E.M., Gusmão L.M.O.* et al. Diversity and distribution of the mesozooplankton in the tropical southwestern Atlantic // J. Plankton Res. 2008. V. 30. P. 795–805.
28. *Melo P.A.M.C., Melo Júnior M., Macedo S.J.* et al. Copepod distribution and production in a mid-Atlantic ridge archipelago // Anais Acad. Bras. Ciênc. 2014. V. 86. P. 1719–1733.
29. *Costalago D., Garrido S., Palomera I.* Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines *Sardina pilchardus* of Atlantic and Mediterranean waters: ecological implication // J. Fish Biol. 2015. V. 86. P. 1348–1362.
30. *Eyun S.-I., Soh H. Young, Posavi M.* et al. Evol. history of chemosensory-related gene families across the Arthropoda // Mol. Biol. Evol. 2017. V. 34(8). P. 1838–1862.
31. *Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Двуреченская С.Я.* Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища // Поволжский экологич. журн. 2016. № 2. С. 155–166.
32. *Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И.* Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // Поволжский экологич. журн. 2009. № 1. С. 47–53.

*ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 51–57*

*УДК 599.32/.38:[574.34+591.134.6]*

# ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ И СИНДРОМ ЧИТТИ[1]

**© 2021 г. И. А. Кшнясев[a], *, Ю. А. Давыдова[a]**

[a]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

**e-mail: kia@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 24.03.2020 г.
После доработки 03.06.2020 г.
Принята к публикации 11.06.2020 г.

Исследованы многолетняя (1982–2019 гг.) динамика населения мелких млекопитающих в южно-таежных лесах Среднего Урала и изменчивость размерных (масса и длина тела) признаков доминирующего вида – рыжей полевки. Обнаруженное нами ранее спонтанное изменение режима динамики – переход от регулярного трехлетнего цикла к нециклическому режиму – позволило оценить влияние различных факторов на эффект Читти (увеличение размеров грызунов при их высокой численности) при разных режимах. В режиме трехлетней регулярности эффект Читти в популяции рыжей полевки был ярко выражен: в фазах "роста" и "пика" средние размеры животных больше, чем в фазе "депрессии"; в нециклическом режиме наблюдали промежуточные значения этих признаков. На размеры животных в большей степени влияет не уровень численности, а факторы, определяющие их физиологическое (в том числе репродуктивное) состояние.

*Ключевые слова:* мелкие млекопитающие, грызуны, циклическая динамика, рыжая полевка, масса и размер особей, южная тайга, Средний Урал

**DOI:** 10.31857/S036705972101008X

Циклический характер многолетней динамики популяций множества видов животных привлекает внимание на протяжении столетий. Упоминания о вспышках численности леммингов в Скандинавии встречались уже в XVI в. [1], а иллюстрации колебаний заготовок шкурок зайца и рыси в Канаде в XIX–XX вв. вошли в учебники экологии [2]. Однако идентификацию механизмов многолетних циклов – повторяющихся пиков и спадов численности животных – до настоящего времени относят к числу нерешенных проблем популяционной экологии [3–5].

Одним из источников данных для горячих дебатов о потенциальных драйверах циклов служат наблюдения за динамикой населения мелких млекопитающих в бореальных экосистемах. Свидетельство тому – неубывающее число публикаций и десятки предложенных гипотез для ее объяснения [6–8]. Одни исследователи объясняют связь колебаний численности с абиотическими факторами среды (например, погодно-климатическими), другие – с биотическими (обилием кормов, конкуренцией, стрессом, прессом хищников, болезнями) [9–14]. В целом динамику населения рассматривают как результат интерференции абиотических и биотических факторов, однако очевидно, что детали ее механизмов изучены недостаточно.

В середине XX столетия Дэнис Читти выдвинул гипотезу о генетической детерминации популяционного цикла [15, 16]. Тогда же был описан и так называемый "эффект Читти" – увеличение массы и размеров тела грызунов при их высокой численности. Д. Читти наблюдал за населением *Microtus agrestis* в графстве Монтгомеришир (Уэльс), позже аналогичные особенности наблюдали в других местах и на других видах [17–23]. Несмотря на возражения Д. Лэка [24], сторонника концепции трофического лимитирования, и генетиков, акцентирующих внимание на крайне низких скоростях естественного отбора, которые не могут дать ничего существенного в экологическом масштабе времени, Д. Читти предположил, что в популяциях грызунов в разные фазы цикла происходит очень быстрый альтернативный отбор генотипов с ранним или, наоборот, поздним созреванием.

Изменчивость многих морфофизиологических (экстерьерных и интерьерных) признаков сравнивали и в нециклических популяциях видов, и в разных местообитаниях при разной численности [20, 25, 26]. Однако изменение размерных признаков в популяциях одного вида при разных режимах динамики численности не исследовали. Зарегистрированная нами ранее сме-

[1] Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi для авторизованных пользователей.

на режимов динамики населения мелких млекопитающих [27] позволяет провести такое исследование. Однако без учета возраста и репродуктивных характеристик животных можно попасть в ловушку "qui pro quo" – принять следствие существенного сдвига в репродуктивно-возрастной структуре населения в разные фазы популяционного цикла за эффект Читти – отбор разных генотипов.

Цель нашей работы – количественная оценка эффектов факторов (возраст, пол, репродуктивный статус, фаза цикла и режим динамики), влияющих на размерные признаки рыжей полевки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы долговременных наблюдений за динамикой мелких млекопитающих (1982–2019 гг.), населяющих коренные пихтово-еловые леса Висимского государственного природного биосферного заповедника (ВГПБЗ, южная темнохвойная тайга, Средний Урал, 57°22′ с. ш., 59°46′ в. д., 538 м над ур. м.). Учеты мелких млекопитающих проводили на стационарных участках методом ловушко-линий с помощью ловушек-плашек и деревянных трапиковых живоловок три раза в год: весной, летом и осенью, а с 2004 г. и в зимний период.

Для анализа многолетней динамики мелких млекопитающих объединили собственные данные (1995–2019 гг., по 200 лов./сут. тур) и наблюдения Ю.Ф. Марина (1982–2006 гг., по 1 тыс. лов./сут. весной и осенью), проводимые на других участках заповедника (расстояние ≤14 км). Для увеличения ряда наблюдений важно было оценить согласованность результатов учетов численности мелких млекопитающих, получаемых с помощью стандартных методов, и возможность объединения нескольких рядов наблюдений в один. Мы оценили величину "невязки" в результатах, полученных двумя группами исследователей за 12 лет параллельно проводимых учетов (1995–2006 гг.). Оказалось, что временны́е ряды могут быть объединены без какой-либо специальной коррекции, поскольку оценка смещения существенно не отличается от нуля ($0.25 \pm 0.34$, 95%-ный доверительный интервал (ДИ) –0.44–0.95).

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) [28] преобладала в учетах населения мелких млекопитающих исследуемого участка (размах доли в учетах 0.3–1.0, медиана – 0.7), что позволило данные о динамике всего сообщества мелких млекопитающих считать адекватными и для вида-доминанта. У полевок (1995–2019 гг., $n \leq 1834$, только собственные данные) определяли пол, репродуктивный статус и вариант онтогенеза (созревающие и несозревающие в год рождения).

Определение репродуктивно-возрастного статуса актуально для мышевидных грызунов бореальной зоны, характеризующихся бивариантным онтогенезом. Бивариантный онтогенез – частный случай поливариантного онтогенеза – обеспечивает перераспределение репродуктивных усилий в популяции [29], при котором одна часть животных созревает в год своего рождения, другая – на следующий год после зимовки. При этом реализация той или иной траектории развития зависит от времени рождения особи, состояния популяции и других факторов [30].

Массу тела животных измеряли с точностью 0.1 г, длину тела (расстояние от кончика морды до анального отверстия) – с точностью 1 мм. Календарный возраст полевок определяли по методике Г.В. Оленева – точность измерения (5–35 дней) зависит от возраста [31].

Данные измерений (длина тела и логарифм массы тела) моделировали с помощью аппарата теории обобщенных линейных моделей GRM/GLM [32], позволяющей оценить тот или иной фактор при учете эффекта остальных: $Y = b_0 + \Sigma b_i X_i + \varepsilon$. Статистически оптимальной из набора конкурирующих признавали модель с минимальным значением критерия Маллоуза $C_p$, который интерпретируется как эффективная размерность (см. **Приложение**, табл. 1s, 2s). Предикторами ($X_i$) служили один непрерывный признак (логарифмированное по основанию 10 значение календарного возраста, измеряемого в днях) и до шести бинарных признаков (пол, репродуктивный статус, визуально диагностируемая беременность, вариант онтогенеза, маркеры фазы цикла и режима). Фазы популяционного цикла ("депрессия", "рост", "пик") и нециклический режим (НЦ) параметризовали либо как категориальный фактор с 4 уровнями, либо при помощи K-1 бинарных (0 или 1) индикаторных переменных, маркирующих соответствующие фазы цикла. Поскольку животные могут быть классифицированы по фазам отлова или рождения, то для сеголеток значения идентичны, но для зимовавших особей возникает лаг в один год. Коллинеарность предикторов контролировали по значению "коэффициента инфляции" ($VIF = 1/[1 - R^2(X_i X_.)]$, все значения $VIF \leq 3$). Заметим, что зимние учеты позволили избежать коллинеарности календарного возраста и репродуктивного статуса и не использовать в качестве предиктора принадлежность животного к какой-либо репродуктивно-возрастной группе.

При визуализации контрастов средних значений для фаз популяционного цикла (см. рис. 2) использовали однофакторный дисперсионный анализ, где новой зависимой переменной служили остатки (отклонения от ожидаемого значения) из модели нелинейного роста или редуцированной модели со всеми релевантными предикторами, за исключением интересующего фактора – фазы цикла. Таким образом, мы несколькими способами

**Таблица 1.** Оценки параметров лучших ($C_p$ = min = 8.0) регрессионных моделей для описания изменчивости массы и длины тела рыжей полевки

| Предикторы, $x_i$ | β | $b$ | $se(b)$ | $t(df^*)$ | $p \leq$ | Exp($b$) | 95% ДИ | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Ln(масса тела, г) = $b_0 + \Sigma b_i x_i + \varepsilon$; $R = 0.84$, $F(7; 1145) = 384.6$, $MSR = 0.02$ | | | | | | | | |
| $Log_{10}$(возраст) | 0.58 | 0.42 | 0.020 | 21.43 | 0.001 | 1.52 | 1.46 | 1.58 |
| Зрелость | 0.32 | 0.16 | 0.014 | 11.64 | 0.001 | 1.18 | 1.14 | 1.21 |
| Онтогенез | 0.20 | 0.13 | 0.017 | 7.27 | 0.001 | 1.14 | 1.10 | 1.17 |
| Беременность | 0.16 | 0.13 | 0.016 | 8.46 | 0.001 | 1.14 | 1.11 | 1.18 |
| “Депрессия” | –0.16 | –0.17 | 0.018 | –9.45 | 0.001 | $1.19^{-1}$ | $1.23^{-1}$ | $1.15^{-1}$ |
| НЦ | –0.13 | –0.08 | 0.010 | –7.77 | 0.001 | $1.08^{-1}$ | $1.11^{-1}$ | $1.06^{-1}$ |
| Пол | 0.05 | 0.02 | 0.009 | 2.66 | 0.008 | 1.02 | 1.01 | 1.04 |
| $b_0$ | | 2.07 | 0.040 | 51.91 | 0.001 | 7.95 | 7.35 | 8.59 |
| Длина тела (мм) = $b_0 + \Sigma b_i x_i + \varepsilon$; $R = 0.84$, $F(7; 968) = 319.3$, $MSR = 26.3$ | | | | | | | | |
| $Log_{10}$(возраст) | 0.47 | 12.1 | 0.735 | 16.54 | 0.001 | | 10.7 | 13.6 |
| Зрелость | 0.45 | 8.4 | 0.544 | 15.44 | 0.001 | | 7.3 | 9.5 |
| НЦ | –0.19 | –3.9 | 0.389 | –10.05 | 0.001 | | –4.7 | –3.1 |
| “Депрессия” | –0.15 | –6.7 | 0.773 | –8.61 | 0.001 | | –8.2 | –5.1 |
| Онтогенез | 0.07 | 1.5 | 0.678 | 2.27 | 0.02 | | 0.2 | 2.9 |
| Беременность | 0.06 | 2.0 | 0.652 | 3.11 | 0.002 | | 0.7 | 3.3 |
| Пол | 0.05 | 0.9 | 0.357 | 2.45 | 0.01 | | 0.2 | 1.6 |
| $b_0$ | | 67.7 | 1.500 | 45.15 | 0.001 | | 64.8 | 70.6 |

Примечание. $b_0$ (референтный уровень) – самки неполовозрелые, не созревающие в год рождения, отловленные в фазах “роста” и “пика”; предикторы ранжированы по абсолютной величине β-коэффициентов; * – степени свободы $t$-статистики соответствуют степеням свободы знаменателя $F$-статистики.

статистически могли оценить и удалить частные эффекты таких сопутствующих (не интересующих нас в данном исследовании, но неизбежно присутствующих) факторов, как календарный возраст, вариант онтогенеза и др. Наиболее консервативная оценка контраста “депрессия – прочие годы” была выполнена по цензурированным данным (только зимовавшим животным) с помощью непараметрических критериев – медианного ($X^2$, хи-квадрат) и Краскела-Уоллеса ($H$). Статистический анализ выполняли в пакете Statistica (StatSoft, Inc., 2001) [33] и PAST [34].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетняя компонента динамики численности населения мелких млекопитающих до 2006/07 г. представляла собой простой трехлетний цикл с удивительно регулярной последовательностью трех фаз: “депрессия”, “рост”, “пик” (рис. 1). При этом фазы популяционного цикла различались не только характерными для них уровнями численности, но и специфическими сезонной динамикой и репродуктивно-возрастной структурой [35, 36]. Например, в годы “роста” сезонный максимум численности наблюдали осенью, а в годы “пика” – в середине лета (**Приложение, рис. 1s**). Кроме того, в годы “пика” у полевок отмечали “эффект Калела–Кошкиной” [37, 38] – подавление созревания сеголеток при высокой весенней плотности зимовавших животных [35]. Интересно, что изменению режима предшествовали рост амплитуды в конце 1980-х гг. и восходящий тренд в численности мелких млекопитающих в 90-е гг. XX–начале XXI вв. (см. рис. 1).

После 2006/07 г. на смену трехлетней цикличности пришел режим с “квазидвухлетним” периодом, более выраженной (по сравнению с трехлетним циклом) сезонной компонентой и отсутствием в популяции рыжей полевки в годы “пиков” тотальной блокировки созревания сеголеток [39]. Это позволило весь ряд наблюдений разделить на две части с различными режимами многолетней динамики (см. рис. 1; **Приложение, рис. 2s**) [27].

В режиме трехлетней регулярности эффект Читти у рыжей полевки был ярко выражен: в фазах “роста” и “пика” средняя масса тела животных больше, чем в фазе “депрессии”, на 1.9 г (95% ДИ: 0.1–3.7) и 4.2 г (2.4–6.0), средняя длина тела – на 3.5 мм (0.1–7.1) и 8.3 мм (4.8–11.9) соответственно. В нециклическом режиме наблюдали промежуточные значения размерных признаков особей (рис. 2):

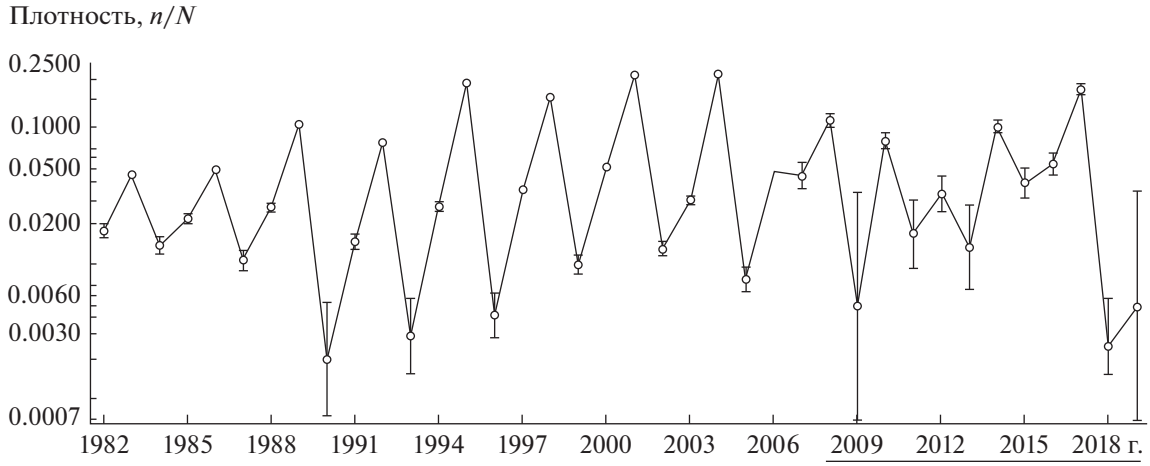



**Рис. 1.** Многолетняя динамика индекса численности ($n/N$ – особей на лов/сут) мелких млекопитающих (логит масштаб): отрезки – 95% ДИ, подчеркнуты годы с нециклическим режимом; Висимский заповедник, весна (май) 1982–2019 гг.

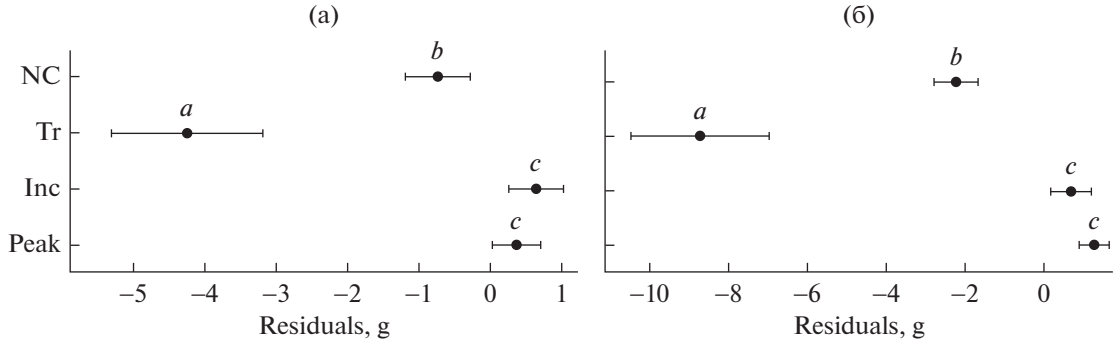



**Рис. 2.** Сравнение средних значений остатков от нелинейной модели бифазного роста для массы (а) и длины тела (б) рыжей полевки для трех фаз цикла (Tr – “депрессия”, Inc – “рост”, Peak – “пик”) и нециклического режима (NC); отрезки – 95% ДИ; разные символы (*a, b, c*) – статистически значимые (критерий Бонферрони) различия.

существенное падение амплитуды колебаний среднегодовых значений массы и длины тела – $s^2_{1995-2006}/s^2_{2007-2019}$ (критерий Бартлетта $X^2(1)$: 27.5 и 6.2 соответственно). Таким образом, изменчивость размерных признаков также отражает изменение характера многолетней динамики, но в координатах экстерьерных признаков особей.

Оценки стандартизированных (безразмерных) коэффициентов регрессии ($\beta_i$) позволяют соотнести величину эффекта “фаза цикла” (“эффект Читти”) с прочими, но для физической интерпретации удобнее использовать “натуральные” ($b_i$) коэффициенты: например, *et ceteris paribus*, масса тела при изменении предиктора “логарифм возраста” на единицу возрастает в 1.52 раза (95% ДИ: 1.46–1.58) . Масса тела у половозрелых особей в 1.2 (1.14–1.21) раза выше по сравнению с неполовозрелыми и в 1.2 (1.15–1.23) раза в среднем ниже у животных в фазе “депрессии”. Созревающие в год рождения сеголетки имеют 14%-ную (10–17%) “фору” в массе тела над несозревающими и т.д. ( табл. 1). Таким образом, мы показали убедительную статистическую значимость частного эффекта Читти и сопоставили его магнитуду с факторами физиологического состояния особей. Аналогичный результат получен и при описании длины тела рыжей полевки (см. табл. 1).

Диаграмма рассеивания длины и логарифма массы тела зимовавших особей рыжей полевки (рис. 3б) показывает, что для животных, отловленных в фазе “депрессии” (рожденных в фазе “пика”), характерны значения ниже медианных как массы (≤/>Me/Депрессия: 173/186/20/1, $X^2(1) = 17.6$ и $H(1, n = 380) = 22.75$, $p \le 0.0001$), так и длины тела (141/149/11/1, $X^2(1) = 8.54$ и $H(1, n = 302) = 18.9$, $p \le 0.0001$). В остальные фазы (годы) мы наблюдали как аналогичных, так и более крупных особей. Заметим, что сенильные и с патологическим дефицитом массы тела животные

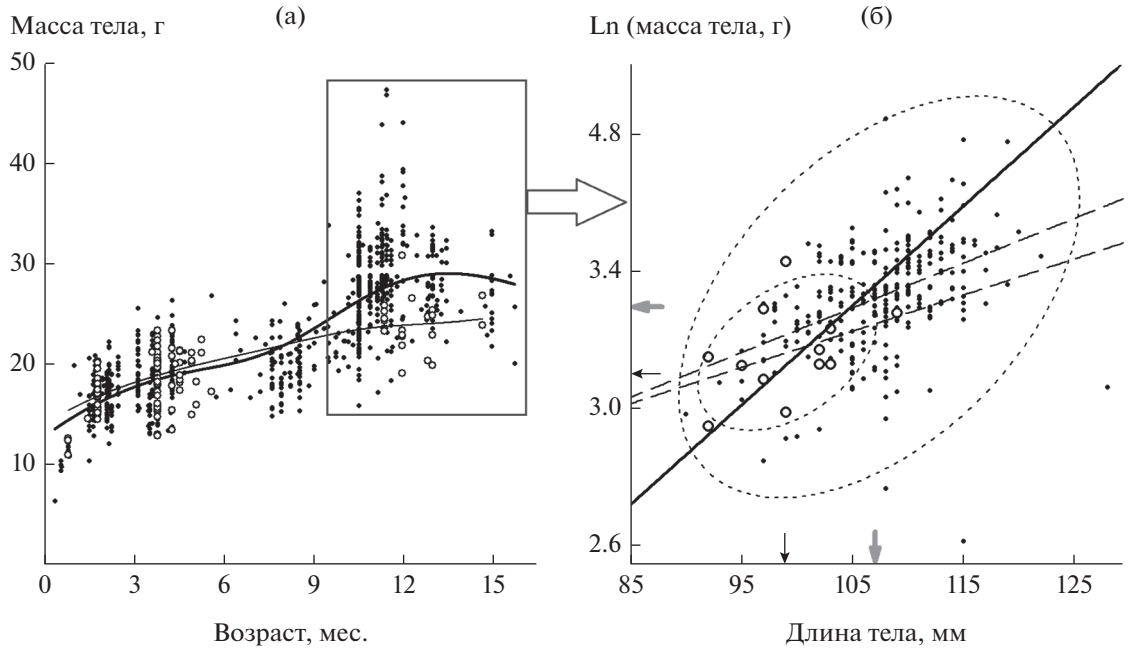



**Рис. 3.** Средние и индивидуальные онтогенетические траектории не созревающих в год рождения особей *Cl. glareolus:* а – в координатах возраст – масса тела; б – в проекции на плоскость длина тела – лог-масса тела (только для зимовавших животных); кружки – животные, отловленные в "депрессии" (рожденные в "пик"); точки – отловленные в прочие годы. На рис. 3б жирная линия – регрессия главных осей, MAR: $y = 0.26 + 0.029x$; штриховые линии – НК-регрессии: кружки – $y = 1.93 + 0.01x$, точки – $y = 2.12 + 0.01x$, $\Delta b_0 = 0.2 \pm 0.02$; эллипсы – ранговые 95% ДИ для значений; серые стрелки – общая медиана, черные – фаза "депрессии".

(см. рис. 3б, несколько точек вне доверительного эллипсоида) не были исключены из анализа.

На наш взгляд, более логичным будет говорить (по крайней мере для случая *Cl. glareolus*) не о более крупных особях в фазе "пика" (собственно эффект Читти), а о более мелких – в фазе "депрессии", т.е. о своеобразном "идиопатическом нанизме" – карликовости зимовавших полевок (см. рис. 3б). По аналогии с медицинской симптоматической диагностикой, позволяющей определять состояние пациентов (например, по индексу Кетле), в отношении мелких млекопитающих более точным представляется использование термина "синдром" (т.е. набор симптомов) как более адекватного сути явления.

Оценки онтогенетических траекторий для не созревающих в год рождения полевок позволили обнаружить заметную дихотомию – "вилку" (см. рис. 3а) между средними траекториями животных, родившихся в фазе "пика" и отловленных в прочие годы. Наблюдаемая картина вполне соответствует результатам "отбора" (или его иллюзии) более мелких особей во время зимовки и весны при переходе от "пика" к "депрессии" в условиях максимального пресса хищников, олиготрофных (но с лучшими защитными условиями) местообитаний, более высоких расходов энергии при поиске партнеров при экстремально низкой плотности фазы "депрессии" и т.д. В итоге мы наблюдаем лишь субнормальные индивидуальные траектории в нижней части "онтогенетического коридора" (см. врезку на рис. 3а и 3б).

Таким образом, наши результаты, скорее, поддерживают мнение ряда авторов об избыточности привлечения специальных генетических механизмов для генерации эффекта Читти [40, 41], который вполне может быть адекватно объяснен в рамках "нормальной" экологической физиологии. Синдром Читти можно интерпретировать как эколого-физиологический феномен, обусловленный закономерной изменчивостью в ходе популяционного цикла: плотности населения, уровня стресса, пресса хищников, времени рождения (фотопериод и материнский эффект), качества/трофности местообитаний и т.д.

Авторы выражают признательность Ю.Ф. Марину – заместителю директора Висимского заповедника в 1981–2007 гг. – за любезно предоставленные данные учетов мелких млекопитающих, администрации и сотрудникам заповедника – за многолетнюю и всестороннюю поддержку в проведении полевых работ, двум анонимным рецензентам – за искренний интерес к нашей работе и полезные замечания, позволившие улучшить рукопись.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и живот-

ных УрО РАН. В 2010–2012 гг. исследование было поддержано РФФИ (проект № 10-04-01657).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. *Elton C.S.* Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // J. of Experimental Biology. 1924. V. 2. № 1. P. 119–163.
2. *Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. М.: Мир. 1989. Т. 2. 477 с.
3. *Krebs C.J.* Population cycles revisited // J. Mammal. 1996. V. 77. P. 8–24.
4. *Berryman A.A.* (ed.). Population cycles: the case for trophic interactions. Oxford: Oxford University Press, 2002. 208 p.
5. *Ginzburg L., Colyvan M.* Ecological orbits: how planets move and populations grow. Oxford: Oxford University Press, 2004. 166 p.
6. *Krebs C.J., Myers J.H.* Population cycles in small mammals // Advances in ecological research. 1974. V. 8. P. 267–399.
7. *Cornulier T., Yoccoz N.G., Bretagnolle V.* et al. Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores // Science. 2013. V. 340. № 6128. P. 63–66.
8. *Korpela K., Delgado M., Henttonen H.* et al. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles // Global Change Biology. 2013. V. 19. № 3. P. 697–710.
9. *Batzli G.O.* Dynamics of small mammal populations: a review // Wildlife 2001: populations. 1992. P. 831–850.
10. *Stenseth N.C.* Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // Oikos. 1999. V. 87. P. 427–461.
11. *Hanski I.* Spatially realistic theory of metapopulation ecology // Naturwissenschaften. 2001. V. 88. № 9. P. 372–381.
12. *Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P.* The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? // Bioscience. 2004. V. 54. № 12. P. 1071–1079.
13. *Smith M.J., White A., Lambin X.* et al. Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles // Amer. Naturalist. 2006. V. 167. № 5. P. 695–704.
14. *Krebs C.J., Boonstra R., Gilbert B.S.* et al. Impact of climate change on the small mammal community of the Yukon boreal forest // Integrative Zoology. 2019. V. 14. № 6. P. 528–541.
15. *Chitty D.* Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936–1939 // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1952. № 236. P. 505–552.
16. *Chitty D.* Population processes in the vole and their relevance to general theory // Canadian J. of Zoology. 1960. V. 38. P. 99–113.
17. *Lee A.K., McDonald I.R.* Stress and population regulation in small mammals // Oxford Reviews of Reproductive Biology. 1985. V. 7. P. 261–304.
18. *Hansson L., Jaarola M.* Body size related to cyclicity in microtines: dominance behaviour or digestive efficiency? // Oikos. 1989. V. 55. P. 356–364.
19. *Stenseth N.C., Ims R.A.* (eds.). The Biology of lemmings. London: Academic Press, 1993. P. 3–34.
20. *Oli M.K.* The Chitty effect: A consequence of dynamic energy allocation in a fluctuating environment // Theoretical Population Biology. 1999. V. 56. P. 293–300.
21. *Norrdahl K., Korpimäki E.* Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles // Oikos. 2002. V. 96. № 2. P. 331–345.
22. *Sundell J., Norrdahl K.* Body size-dependent refuges in voles: an alternative explanation of the Chitty effect // Ann. Zool. Fennici. 2002. V. 39. № 4. P. 325–333.
23. *Чепраков М.И.* Составляющие эффекта Читти // Экология. 2011. № 6. С. 478–480. [*Cheprakov M.I.* Components of the Chitty effect // Rus. J. Ecol. 2011. V. 42. № 6. P. 529–531.]
24. *Лэк Д.* Численность животных и ее регуляция в природе. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 403 с.
25. *Norrdahl K., Korpimäki E.* Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles // Oecologia. 2002. V. 130. № 2. P. 239–249.
26. *Klemme I., Soulsbury C.D., Henttonen H.* Contrasting effects of large density changes on relative testes size in fluctuating populations of sympatric vole species // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2014. V. 281. № 1792.
27. *Кшнясев И.А.* Изменение режима динамики популяций мелких млекопитающих: диагностика и симптомы, улики и главные подозреваемые. (Экологический детектив: наброски) // Математические модели в теоретической экологии и земледелии (Полуэктовские чтения): Мат-лы междун. семинара. СПб.: АФИ, 2014. С. 88–92.
28. *Kryštufek B., Tesakov A.S., Lebedev V.S.* et al. Back to the future: the proper name for red-backed voles is *Clethrionomys* Tilesius and not *Myodes* Pallas // Mammalia. 2020. V. 84. № 2. P. 214–217.
29. *Новиков Е.А., Мошкин М.П.* Роль стресса в модификации онтогенетических программ // Успехи современной биологии . 2009. Т. 129. № 3. С. 227–238.
30. *Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В.* Влияние типа онтогенеза на биоэнергетические показатели красной полевки (*Myodes rutilus* Pall) из горно-таежной популяции юга Западной Сибири // Экология. 2015. № 5. С. 387–387. [*Novikov E.A., Kondratyuk E.Y., Petrovskii D.V.* Effect of the life history pattern on bioenergetic parameters of northern red-backed voles (*Myodes rutilus* Pall.) in a mountain taiga population from the south of Western Siberia // Rus. J. Ecol. 2015. V. 46. P. 476–480.]
31. *Оленев Г.В.* Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 103–115. [*Olenev G.V.* Determining the age of cyclomorphic rodents: Functional-ontogenetic determination, ecological aspects // Rus. J. Ecol. 2009. V. 40. № 2. P. 93–104.]
32. *Дрейпер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. Пер. с англ. М.: Изд-во “Диалектика”, 2017. 912 с.
33. StatSoft, I. N. C. STATISTICA (data analysis software system), version 6. Tulsa, USA. 2001.

34. *Hammer O.* PAST PAleontological STatistics Version 3.18. Reference Manual, 2017. 259 p.

35. *Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А.* Динамика плотности и структуры популяций лесных полевок в южной тайге // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1(9). С. 113–123.

36. *Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А.* Наблюдаемая динамика популяций: детерминизм и стохастика, циклы и хаос // Всероссийский семинар "Гомеостатические механизмы биологических систем" с общей темой "Проблемы популяционной экологии" / Под ред. Розенберга Г.С. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 186–191.

37. *Kalela O.* Regulation of reproduction rate in subarctic populations of red-backed vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // Ann Acad. Sci. Fenn AIV. 1957. V. 34. P. 1–60.

38. *Кошкина Т.В.* Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1957. Вып. 5. С. 3–35.

39. *Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А.* Закономерности и особенности динамики населения мелких млекопитающих в Среднеуральской южной тайге // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала: Мат-лы науч.-практич. конф., посвященной 40-летию Висимского государственного природного биосферного заповедника и 10-летию присвоения ему статуса биосферного. Екатеринбург: ООО "УИПЦ", 2011. С. 168–177.

40. *Boonstra R., Krebs C.J.* Viability of large-and small-sized adults in fluctuating vole populations // Ecology. 1979. V. 60. № 3. P. 567–573.

41. *Boonstra R., Boag P.T.* A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* // Evolution. 1987. V. 41. № 5. P. 929–947.

*ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 58–65*

*УДК 574.4:631.46*

# СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВБЛИЗИ ВЫХОДА СЕРОВОДОРОДНЫХ ИСТОЧНИКОВ ИСКА-ШОР В ЗАКАЗНИКЕ “АДАК” (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

**© 2021 г. А. А. Таскаева[a, *], Т. Н. Конакова[a], А. А. Колесникова[a], А. А. Кудрин[a], Г. Л. Накул[a]**

*[a] Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28*

**e-mail: taskaeva@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 03.03.2020 г.
После доработки 21.05.2020 г.
Принята к публикации 04.06.2020 г.

Приведены результаты исследований сообществ почвенных беспозвоночных (нематод, коллембол и представителей мезофауны) в прибрежных экосистемах, расположенных вблизи сероводородных источников в долине руч. Иска-Шор комплексного заказника “Адак” и вдоль речных долин на северном пределе таежной зоны Республики Коми. Таксономическое богатство рассмотренных групп беспозвоночных не изменяется на исследованных участках. Отмечено сокращение общей численности, отдельных трофических групп коллембол и крупных почвенных беспозвоночных в растительных сообществах вблизи выхода сульфидных вод, но их структура между рассмотренными участками остается схожей. Структура комплексов нематод, напротив, различалась в экосистемах речных долин и вблизи сероводородных источников, для которых выявлено увеличение численности микотрофов.

*Ключевые слова:* нематоды, коллемболы, крупные почвенные беспозвоночные, прибрежные местообитания, заказник “Адак”, Республика Коми

**DOI:** 10.31857/S0367059721010133

Экосистемы сероводородных источников являются уникальными природными объектами для изучения адаптаций организмов к экстремальным природным факторам. Они широко распространены по всему миру, однако большинство из них в связи с бальнеологическими свойствами и легкодоступностью очень быстро осваиваются человеком и теряют свой естественный облик. Вследствие этого экосистемы, расположенные в труднодоступных районах Крайнего Севера, представляют большой интерес, так как являются уникальной территорией, где сохранился весь комплекс организмов, приуроченных к данным источникам. На севере Европы источники, как правило, приурочены к зонам разломов и трещиноватости разновозрастных, преимущественно карбонатных пород, pH которых составляет более 7.5 [1, 2]. В таких условиях ранее были исследованы лишь водорослево-бактериальные маты, основу которых образуют алкалофильные цианобактерии, бесцветные и пигментированные бактерии, адаптированные к специфическому составу минеральных вод, диатомовые водоросли [1, 3], а также гидробионты, среди которых преобладают хирономиды [4]. Наземные экосистемы вблизи выходов сероводородных источников не исследовались, в то время как там наблюдается защелачивание почв, а в местах близкого залегания известняков и доломитов развиваются карбонатные почвы, которые могут быть отнесены к редким, так как имеют небольшой по площади ареал и обладают нетипичными свойствами [1]. Кроме того, прибрежные местообитания, представляющие собой переходную зону между водными и наземными экосистемами, играют важную роль в поддержании высокого уровня экологической неоднородности и биологического разнообразия [5, 6]. В то же время такие местообитания могут рассматриваться как экстремальные из-за периодических наводнений и засух, к которым могут адаптироваться лишь определенные организмы.

Почвенные беспозвоночные – важный компонент биологического разнообразия: им принадлежит существенная роль в экосистемных функциях почвы, поскольку они вовлечены в такие процессы, как разложение органического вещества, формирование гумуса, участие в круговороте веществ [7]. Наиболее многочисленной и разнообразной группой в составе почвенных зооценозов, особенно в субарктических экосистемах, оказываются нематоды [8]. Благодаря морфоло-

гической пластичности, физиологической адаптации и экологическому разнообразию, эти круглые черви абсолютно преобладают среди многоклеточных организмов и устойчивы к различным условиям окружающей среды [9]. Не менее важными компонентами почвенной биоты являются микроартроподы, среди которых доминируют две таксономические группы: коллемболы и панцирные клещи. Если коллемболы обладают чертами, характерными для *R*-стратегов: быстрым размножением, высокой плодовитостью, то орибатиды, напротив, являются *K*-стратегами с низким уровнем метаболизма, медленным развитием и низкой плодовитостью [10]. Однако обе группы чувствительны к изменениям в окружающей среде: влажности, кислотности, температуре и ряду других факторов [11, 12].

Подобно микроартроподам, наиболее чувствительными к изменениям влажности среди представителей мезофауны являются дождевые черви, наиболее разнообразные в областях умеренных широт [13], и многоножки [5], в то время как для активно передвигающихся жуков и пауков важную роль играют видовой состав, пространственное распределение растительности, характер и мощность подстилки [14]. Следовательно, таксономические группы почвенных беспозвоночных, обладая различным уровнем разнообразия, численности, трофической структуры и мобильности, будут по-разному реагировать на изменения окружающей среды [15].

В настоящем исследовании мы попытались ответить на вопрос, изменяются ли сообщества нематод, коллембол и крупных почвенных беспозвоночных вблизи выхода сероводородных вод. Для этого были исследованы разнотравные сообщества, располагающиеся непосредственно вдоль берегов сероводородных источников, а также в речных долинах на севере таежной зоны. Нами была выдвинута гипотеза о том, что в почвах вблизи выхода сульфидных вод формируются комплексы почвенных беспозвоночных, отличающиеся низким уровнем таксономического богатства, численности, а также изменением соотношения трофических групп.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Характеристика района исследований.** Комплексный заказник “Адак”, созданный в 1984 г. для сохранения долинного ландшафта р. Уса, находится в таежной зоне Республики Коми. На его территории имеется группа сероводородных источников, расположенных в долине руч. Иска-Шор (66°28′ с.ш., 59°34′ в.д.), который берет начало из болота в 6 км выше источников. Воды сероводородных источников формируются при проникновении высокоминерализованных пластовых вод по разломам и трещинам в зону активного водообмена. До сероводородных родников воды ручья прозрачные, а ниже по течению и до устья (около 3.5 км) молочно-белого цвета. Минерализация вод ручья изменяется в пределах 0.9–1.4 г/л.

Всего выделено пять зон разгрузки сероводородных источников. Первая (I) и вторая (II) зоны расположены в нижней заболоченной части долины по обеим сторонам ручья. Третья группа сероводородных источников (III) находится примерно в 2 км от р. Уса в ущелье, где наблюдаются восходящие газирующие струи в источнике и мочажина, которая описана В.В. Раммо (цит. по [2]) как “незамерзающее болотце, ярко выделяющееся на темном фоне скалы и зелени своей окраской”. В 100 м выше по течению руч. Иска-Шор отмечен четвертый выход сульфидных вод (IV), представленный многочисленными фонтанирующими струями. На расстоянии 3.2 км от устья ручья находится основная пятая группа сероводородных вод (V). Если в IV и V зонах разгрузки дебит вод составляет около 20 л/с, то уже в I–III зонах – менее 2 л/с. В местах выхода сульфидных вод на поверхность все (почвы, породы, мох) покрыто гелеобразной пленкой, образованной скоплениями бактерий, водорослей, грибов и налетами серы. Температура вод источников составляет 5.0–9.8°C, pH 7.4–7.8. Воздух в зонах разгрузки имеет сильный запах сероводорода, содержание которого в воде может варьировать от 39 до 92 мг/л [1, 2].

**Участки исследования.** В июле 2018 г. в заказнике “Адак” был осуществлен отбор почвенных проб из разнотравных сообществ, расположенных в прибрежной зоне на расстоянии 1–2 м от сероводородных источников (I, III, IV и V зоны разгрузки). В качестве контроля выбран пойменный ивняк крупнотравно-осоковый в 50 м выше по течению последней зоны разгрузки. Кроме того, в работе использованы данные, полученные ранее для пойменных лугов и ивняков крупнотравных, расположенных в долинах рек Печора и Большая Роговая в пределах северной тайги. Всего было выделено восемь площадок, четыре из которых расположены вблизи сероводородных источников и четыре – вдоль речных долин, рассмотренные в качестве контрольных. Более подробное описание исследованных площадок приведено в табл. 1.

**Полевые методы.** На каждой площадке для изучения нематод было отобрано по 5 проб размером 5 × 5 × 10 см (всего 40), для учета коллембол – по 8 проб размером 10 × 10 × 10 см (всего 64). Для учета крупных почвенных беспозвоночных на площадках в долинах рек Печора и Большая Роговая было отобрано по 8 проб размером 25 × 25 × 10 см (всего 24), что соответствует стандартной методике учета мезофауны [16]. На площадках заказника “Адак” для соблюдения условий отбора проб на определенном расстоянии от сероводородных источни-

**Таблица 1.** Краткая характеристика исследуемых участков

| № уч. | Координаты | Локалитет | Растительное сообщество | Растительность |
|---|---|---|---|---|
| | | | “Сероводородные” участки | |
| 1 | 66°28′ с.ш. 59°35′ в.д. | Адак (руч. Иска-Шор, I– II зоны) | Разнотравные сообщества | *Filipendula ulmaria* (L.), *Equisetum palustre* E., *E. fluviatile* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Archangelica officinalis* (Moench) |
| 2 | 66°28′ с.ш. 59°34′ в.д. | Адак (руч. Иска-Шор, III зона) | | *Filipendula ulmaria* (L.), *Equisetum palustre* E., *E. fluviatile* L., *Angelica archangelica* L., *Carex cespitosa* L., *Caltha palustris* L. и др. |
| 3 | 66°28′ с.ш. 59°34′ в.д. | Адак (руч. Иска-Шор, IV зона) | | *Filipendula ulmaria* (L.), *Geum rivale* L., *Carex cespitosa* L., *Angelica archangelica* L., *Galium boreale* L. и др. |
| 4 | 66°27′ с.ш. 59°33′ в.д. | Адак (руч. Иска-Шор, V зона) | | *Filipendula ulmaria* (L.), *Carex cespitosa* L., *C. vaginata* Tausch., *Angelica archangelica* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. и др. |
| | | | “Контрольные” участки | |
| 5 | 66°27′ с.ш. 59°33′ в.д. | Адак (руч. Иска-Шор) | Ивняк крупнотравно-осоковый | *Filipendula ulmaria* (L.), *Veronica longifolia* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Galium boreale* L., *Deschampsia cespitosa* (L.), *Equisetum fluviatile* L. и другие травянистые растения и осоки |
| 6 | 66°54′ с.ш. 52°19′ в.д. | Ермица (р. Печора) | Ивняк злаково-разнотравный | *Phalaroides arundinacea* L., *Deshampsia cespitosa* (L.), *Equisetum arvense* L., *Angelica archangelica* L., *Galium boreale* L. и другие травянистые растения и осоки |
| 7 | 67°01′ с.ш. 61°38′ в.д. | р. Большая Роговая | Ивняк злаково-разнотравный | *Deschampsia cespitosa* (L.), *Equisetum palustre* E., *E. fluviatile* L. и другие травянистые растения и осоки |
| 8 | 64°52′ с.ш. 57°36′ в.д. | Кедровый Шор (р. Печора) | Разнотравно-осоковое сообщество | *Carex cespitosa* L., *Galium palustre* L., *Filipendula ulmaria* (L.), *Deschampsia cespitosa* (L.), *Geranium sylvaticum* L. и другие травянистые растения и осоки |

ков изъятие проб указанного размера оказалось невозможным, поэтому в них взято по 8 проб размером 10 × 10 × 10 см (всего 40). Для приведения в соответствие данных по численности мезофауны при учете меньшего количества проб использован коэффициент 6.25, найденный путем соотношения размера большей пробы (0.0625 м$^2$) к размеру меньшей пробы (0.01 м$^2$). Необходимо отметить, что при проведении исследований в 2018 г. в регионе установилась сухая, жаркая погода – осадков не выпадало более 20 дней.

**Физико-химические свойства почвы.** Для анализа почвенных параметров на каждой площадке было отобрано по 8 проб из органогенного горизонта. Влажность почвы определяли гравиметрически высушиванием образцов при 105° в течение 12 ч, величину pH – потенциометрически в солянной вытяжке (0.01 M $CaCl_2$), массовую долю общего азота ($N_{общ}$) и общего углерода ($C_{общ}$) – на CHNS-элементном анализаторе EA 1110 (Carlo Erba) методом газовой хроматографии. Содержание серы в почвах не определяли, так как большая группа ее минеральных соединений – это $H_2S$ и ее соли. При pH 5.0–6.0 сероводородная кислота слабая и определить ее не представляется возможным. Аналитическую обработку образцов почв выполняли в Экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

**Почвенно-зоологические параметры.** Для оценки численности и структуры нематод их экстракцию осуществляли при помощи модифицированного метода Бермана с экспозицией 48 ч из навески почвы массой 50 г. Фиксацию материала проводили 4%-ным формалином. Для выявления их таксономического состава было идентифицировано не менее 100 экз. из каждой пробы. Основываясь на классификации Итса с соавт. [17], нематоды были разделены на пять трофических групп: бактериотрофы, микотрофы, политрофы, хищники и фитотрофы. При этом каждому таксону было присвоено значение на основе *c–p* шкалы Бонгерса [18]: от 1 (*R*-стратеги или колонизаторы, обладают короткими жизненными циклами, значительными флуктуациями численности, высокой плодовитостью и устойчивостью к нарушениям среды) до 5 (*K*-стратеги или персисторы,

обладают низкой плодовитостью и высокой чувствительностью к нарушениям среды). На основе соотношения таксонов нематод с различным рангом по *c–p* шкале был рассчитан индекс зрелости (ΣMI), применяемый как индикатор нарушения почвенной экосистемы [18]. Для оценки численности коллембол экстракцию осуществляли с использованием эклекторов Берлезе – Тульгрена в 96%-ном спирте в течение 7–10 дней – времени, достаточного для достижения воздушно-сухого состояния почвы. Жизненные формы коллембол выделены по системе С.К. Стебаевой [19], а их трофические гильдии – согласно работе А.А. Потапова с соавт. [20]. Для оценки численности и структуры сообществ почвенной мезофауны пробы были подвержены ручной разборке с последующей экстракцией в лаборатории. Трофические группы крупных беспозвоночных разделены на три группы согласно методическому руководству [21]. Всего из почвенных проб извлечено около 3 тыс. экз. нематод, 25 тыс. – микроартропод и 740 – крупных почвенных беспозвоночных.

**Статистическая обработка данных.** Почвенные образцы, отобранные в пределах одного участка, рассматривали как мнимые повторности и поэтому объединяли для образования одной истинной повторности [22]. Количественные показатели физико-химических свойств почвы и параметров почвенных беспозвоночных представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка средней. Для оценки значимости различий между выборками использовали непараметрический критерий Манна-Уитни при $p < 0.05$. Ординация сообществ почвенной фауны исследуемых участков была получена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) с использованием индекса Брея-Кертиса на основе относительного обилия их отдельных таксонов. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программ PAST 3.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Физико-химические свойства почвы.** Большинство оцениваемых параметров почвы достоверно не различалось между исследованными участками. Однако содержание общего азота оказалось значимо в два раза выше в прибрежных экосистемах речных долин (табл. 2).

**Комплексы почвенных беспозвоночных.** Видовое богатство ни одной из рассмотренных групп почвенных беспозвоночных не изменялось между рассмотренными участками. Всего вблизи выхода сероводородных вод зарегистрировано 49 родов нематод, 41 вид ногохвосток и 16 семейств крупных беспозвоночных. В растительных сообществах вблизи речных долин нематоды представлены 51 родом, коллемболы – 46 видами, а мезофауна – 14 семействами.

Средняя численность панцирных клещей и нематод также достоверно не отличалась между рассмотренными участками. Однако микотрофные и политрофные черви показали разные тенденции: если представители первой группы увеличивали свое обилие в разнотравных сообществах вблизи выхода сульфидных вод, то вторые, наоборот, ее снижали. Индекс зрелости, рассчитанный на основе данных о сообществе почвенных нематод, имел более низкие значения вблизи выхода сульфидных вод (см. табл. 2). В отличие от круглых червей в почвах вблизи сероводородных источников отмечено значимое уменьшение численности коллембол, в том числе поверхностно обитающих и полупочвенных представителей, а также трофических групп, за исключением почвенных потребителей микроорганизмов. Аналогичная тенденция снижения средней численности обнаружена у почвенной мезофауны, среди которой зоофаги оказались наиболее чувствительными (см. табл. 2).

Ординация, проведенная методом многомерного шкалирования, продемонстрировала весьма четкое разделение структуры комплексов нематод рассмотренных участков. Различия связаны с изменением кислотности и влажности почвы, содержанием азота (рис. 1а). Для сообществ коллембол и крупных почвенных беспозвоночных, напротив, отмечена схожая структура во всех рассмотренных прибрежных экосистемах (рис. 1б, в).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что трофическая структура, а также численность рассмотренных групп почвенных беспозвоночных изменяются вблизи выхода сероводородных вод, в то время как таксономическое богатство, напротив, остается на том же уровне. Отсутствие значимых различий последнего показателя у всех представителей указывает на то, что исследуемые нами растительные сообщества населяют виды, относительно толерантные и экологически гибкие к прибрежным условиям. В таких биотопах виды с разными экологическими стратегиями переживают неблагоприятные гидрологические условия благодаря высокой пространственной гетерогенности пойм, обеспечивающей долговременную стабильность сообществ в целом [23]. Кроме того, физико-химические свойства почвы рассмотренных участков не показали значимых различий, за исключением содержания общего азота, значения которого оказались выше для экосистем речных долин (см. табл. 2). Согласно литературным данным [24], его высокие показатели не оказывают отрицательного эффекта на таксономическое богатство почвенной биоты.

Как и следовало ожидать, в травянистых сообществах вблизи выхода сероводородных вод от-

**Таблица 2.** Физико-химические свойства почвы и параметры населения почвенных беспозвоночных (среднее ± SE) в растительных сообществах вблизи сероводородных источников и пойм рек в Республике Коми

| Показатель | "Сероводород" ($n = 4$) | "Контроль" ($n = 4$) |
|---|---|---|
| Физико-химические свойства почвы | | |
| Влажность, % | 49.5 ± 3.0 | 54.6 ± 4.5 |
| pH | 5.6 ± 0.2 | 5.7 ± 0.2 |
| N, % | 0.7 ± 0.1[a] | 1.4 ± 0.2b[b] |
| C, % | 13.7 ± 2.2 | 17.6 ± 2.3 |
| Таксономическое богатство почвенных беспозвоночных | | |
| Нематоды (число родов) | 27.5 ± 3.0 | 27.5 ± 2.9 |
| Коллемболы (число видов) | 21.5 ± 1.0 | 21.3 ± 3.8 |
| Мезофауна (число семейств) | 10.5 ± 0.9 | 8.3 ± 1.1 |
| Численность почвенных беспозвоночных | | |
| Нематоды, экз/100 мг | 1860 ± 684 | 1429 ± 127 |
| Панцирные клещи, экз/м$^2$ | 18600 ± 3884 | 38333 ± 13684 |
| Коллемболы, экз/м$^2$ | 8094 ± 1284[a] | 15828 ± 2524[b] |
| Мезофауна, экз/м$^2$ | 112 ± 23[a] | 174 ± 26[b] |
| Численность нематод (экз/100 мг) разных трофических групп | | |
| Бактериотрофы | 628 ± 228 | 366 ± 50 |
| Микотрофы | 537 ± 206[a] | 213 ± 58[b] |
| Политрофы | 105 ± 28[a] | 328 ± 58[b] |
| Хищники | 71 ± 21 | 185 ± 63 |
| Паразиты растений | 523 ± 418 | 341 ± 128 |
| Индекс зрелости (ΣMI) | 2.5 ± 0.1[a] | 3.2 ± 0.1[b] |
| Численность коллембол (экз/м$^2$) разных жизненных форм | | |
| Поверхностные | 1013 ± 210[a] | 5225 ± 867[b] |
| Гемиэдафические | 4913 ± 923[a] | 15466 ± 2969[b] |
| Эуэдафические | 2168 ± 447 | 1478 ± 373 |
| Численность коллембол (экз/м$^2$) разных трофических гильдий | | |
| ППРМ | 487 ± 117[a] | 3900 ± 935[b] |
| ППЖМ | 548 ± 125[a] | 2313 ± 413[b] |
| ГПМ | 5452 ± 1062[a] | 14809 ± 2807[b] |
| ЭПМ | 1116 ± 238[a] | 431 ± 187[b] |
| Численность мезофауны (экз/м$^2$) разных трофических групп | | |
| Сапрофаги | 77 ± 18 | 120 ± 26 |
| Зоофаги | 30 ± 8[a] | 52 ± 9[b] |
| Фитофаги | 4 ± 2 | 11 ± 5 |

Примечание: ППРМ – поверхностные потребители растений и микроорганизмов, ППЖМ – поверхностные потребители животных и микроорганизмов, ГПМ – полупочвенные потребители микроорганизмов, ЭПМ – почвенные потребители микроорганизмов. Разные буквы указывают на достоверные различия между исследованными участками на основе теста Mann-Whitney при $p < 0.05$.

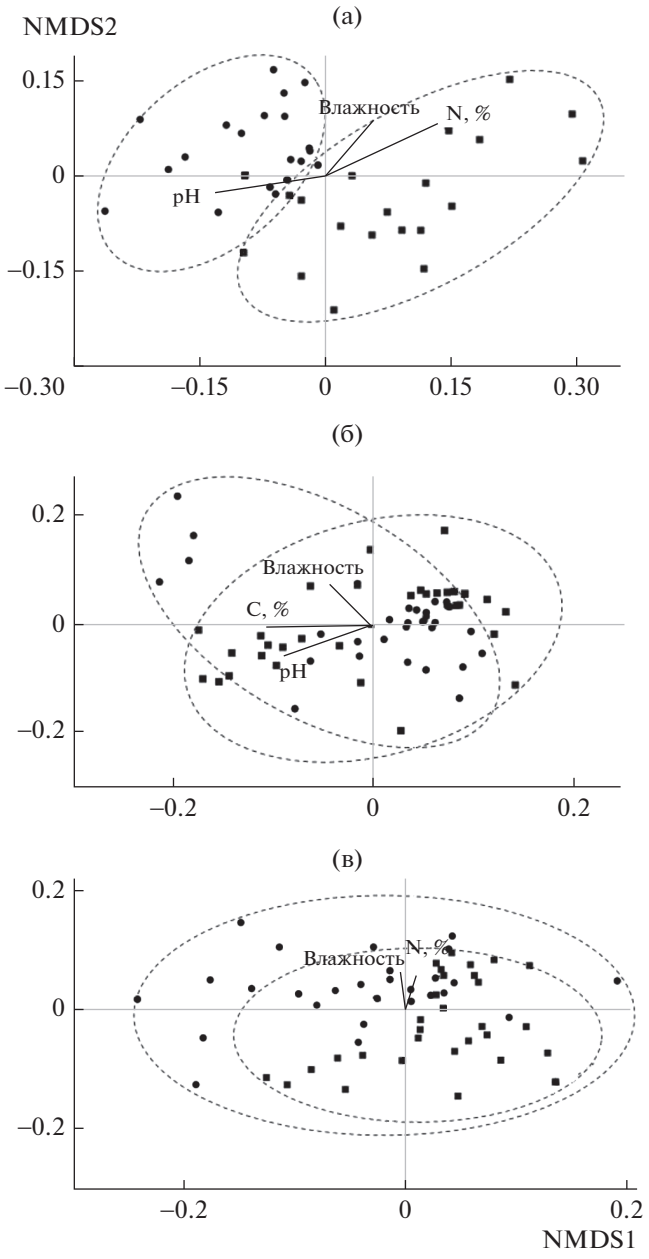



**Рис. 1.** NMDS ординация сообществ почвенных нематод (а), коллембол (б) и мезофауны (в) на исследованных участках. Пробы из одних и тех же фитоценозов обведены линией. Символы для участков: окружность – участок 1 (“сероводородные”), квадрат – участок 2 (контроль).

мечено сокращение численности микроартропод (см. табл. 2). С одной стороны, это может быть обусловлено влиянием растительности, а с другой – изменением соотношения грибов и бактерий. Известно, что панцирные клещи и ногохвостки имеют сильные пищевые предпочтения к определенным видам растений [11, 25]. На примере коллембол установлено, что ее снижение происходит в основном за счет поверхностно обитающих и полупочвенных видов, что подтверждается уменьшением численности соответствующих трофических групп, потребляющих остатки растительного и животного происхождения, а также микроорганизмы (см. табл. 2). Предположительно это указывает на то, что обилие поверхностных форм коллембол во многом зависит от наличия подходящих микроместобитаний (лесной подстилки). В то же время численность почвенных форм и соответствующей трофической группы ногохвосток, напротив, увеличивается, что связано не только с их обитанием в более глубоких горизонтах почвы [12], но и относительной независимостью в качестве заселяемого субстрата [26]. Считается, что представители данной группы питаются микоризными грибами [27], регулируют микробное сообщество в ризосфере и участвуют в разложении органического вещества в почве [20]. Несмотря на изменение общей численности, численности отдельных трофических групп и жизненных форм коллембол, их структура между рассмотренными участками не отличается (рис. 1б), что, по-видимому, обусловлено схожими физико-химическими свойствами почвы.

Аналогичная тенденция достоверного снижения общей численности в травянистых сообществах вблизи выхода сероводородных источников обнаружена у мезофауны (см. табл. 2), для которой “биотопический” фактор, включающий видовой состав, пространственное распределение растительности, характер и мощность подстилки, является определяющим [14]. Кроме того, в этих же экосистемах отмечено достоверное сокращение численности зоофагов. На наш взгляд, это может быть обусловлено незначительным обеспечением их водной субсидией, поступающей с амфибиотическими насекомыми, водными животными и мертвым органическим веществом, которое затем осваивается наземными сапрофагами и микробофагами [28]. Ранее для сероводородных источников ручья Иска-Шор было установлено обеднение водной фауны и ее низкое количественное развитие [4], что, возможно, и повлияло на сокращение численности панцирных клещей, коллембол и ряда других сапрофагов, являющихся потенциальной добычей зоофагов. Однако это явление мало исследовано, хотя и отмечено в литературе [28, 29]. Обращает на себя внимание преобладание сапрофагов на исследованных участках (см. табл. 2), что считается характерной чертой прибрежных экосистем [30], так как у кромки воды остаются органические остатки в виде ила, планктона, растительного детрита. Все это создает условия, благоприятные для развития сапротрофных микроорганизмов, которые составляют основной пищевой ресурс наземных сапрофагов [31]. По-видимому, именно поэтому структура сообществ крупных почвенных беспозвоночных оказалась схожей (рис. 1в).

Структура комплекса почвенных нематод, напротив, различалась между участками, расположенными вблизи выхода сероводородных источников и биотопами речных долин. Такая противоположная от артропод реакция, вероятно, может быть обусловлена различиями в среде обитания. Нематоды, являясь первичноводными животными, населяют капельки почвенной воды, в то время как для микроартропод средой обитания служат поровые пространства, а для крупных беспозвоночных, способных прокладывать ходы, вся почва [32]. Выявить ведущие факторы, отвечающие за различия в трофической и таксономической структуре сообществ почвенных нематод между рассмотренными участками, весьма проблематично. Однако полученные данные свидетельствуют о более высоком уровне стресса нематоценозов на участках вблизи выхода сульфидных вод. Здесь отмечены снижение численности политрофных и хищных нематод – *K*-стратегов, чувствительных к нарушениям среды [17], а также более низкий показатель индекса зрелости (ΣMI) сообщества, что указывает на значительные нарушения почвенной пищевой сети [18] и предполагает низкий уровень трофических взаимодействий в ней [33, 34]. Благодаря широкому диапазону трофических стратегий, нематоды используются как индикаторы потоков энергии и питательных веществ через бактериальный и грибной канал в почве [33, 35]. Увеличение численности микотрофов в прибрежных экосистемах вблизи выхода сероводородных вод обусловливает более высокое значение грибного компонента для функционирования почвенной пищевой сети по сравнению с долинами крупных рек.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, предложенная к рассмотрению гипотеза о том, что в почвах вблизи выхода сульфидных вод формируются комплексы почвенных беспозвоночных, отличающиеся низким уровнем таксономического богатства, численности, а также изменением соотношения трофических групп, подтвердилась частично. Установлено, что таксономическое богатство нематод, коллембол и крупных почвенных беспозвоночных не изменяется в растительных сообществах вблизи сероводородных источников по сравнению с таковыми речных долин. Однако в прибрежных экосистемах вблизи сероводородных источников отмечено снижение численности микроартропод и мезофауны, обусловленное в основном сокращением поверхностно обитающих и полупочвенных видов, а также соответствующих трофических гильдий коллембол и зоофагов среди крупных почвенных беспозвоночных. При этом структура сообществ коллембол и мезофауны между исследованными участками очень схожа в отличие от таковой нематод. Для комплексов нематод участка выхода сульфидных вод выявлено снижение численности политрофных и хищных червей, а также более низкие значения индекса зрелости (ΣMI). Увеличение численности нематод микотрофов и эуэдафических потребителей микроорганизмов среди коллембол в прибрежных экосистемах вблизи выхода сероводородных вод свидетельствует о более высоком значении грибного компонента для функционирования почвенной пищевой сети по сравнению с долинами крупных рек.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы УрО РАН “Биоразнообразие беспозвоночных в экстремальных природно-климатических условиях Субарктики (Урала и Предуралья)” (№ АААА-А18-118011390005) и в рамках государственного задания по теме “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем Европейского Северо-Востока России” (№ АААА-А17-117112850235-2). Авторы признательны сотрудникам Экоаналитической лаборатории за проведение химического анализа почв и анонимному рецензенту за ценные замечания по содержанию работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 8. Комплексный ландшафтный заказник “Адак” / Под ред. Дёгтевой С.В., Лаптевой Е.М. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2015. 200 с.
2. *Митюшева Т.П.* Сероводородные источники Иска-Шор (Адакские) // Изучение, сохранение и использование объектов геологического наследия северных регионов (Республика Коми): Мат-лы науч.-практич. конф. Сыктывкар: Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, 2007. С. 94–96.
3. *Rozanov A.S., Bryanskaya A.V., Ivanisenko T.V.* et al. Biodiversity of the microbial mat of the Garga hot spring // BMC Evolutionary Biology. 2017. V. 17 (Suppl 2). P. 37–49. https://doi.org/10.1186/s12862-017-1106-9
4. *Лоскутова О.А., Кононова О.Н., Кондратьева Т.А.* и др. Сообщества беспозвоночных в сероводородных источниках Крайнего Севера (бассейн р. Уса, Россия) // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. Вып. 1. С. 71–86. https://doi.org/10.17076/bg1130
5. *Plum N.* Terrestrial invertebrates in flooded grassland: A literature review // Wetlands. 2005. V. 25. P. 721–737.
6. *Cantonati M., Stevens L.E., Segadelli S.* et al. Ecohydrogeology: The interdisciplinary convergence needed to improve the study and stewardship of springs and other groundwater-dependent habitats, biota, and ecosystems // Ecological Indicators. 2020. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105803
7. *Wagg C., Bendera S.F., Widmer F., van der Heijdena M.G.A.* Soil biodiversity and soil community composition de-

termine ecosystem multifunctionality // PNAS. 2014. V. 111(14). P. 5266–5270. https://doi.org/10.1073/pnas.1320054111

8. *van den Hoogen J., Geisen S., Routh D.* et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // Nature. 2019. V. 572. P. 194–198. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6
9. *Tahseen Q.* Nematodes in aquatic environments: adaptations and survival strategies // Biodiversity Journal. 2012. V. 3(1). P. 13–40.
10. *Behan-Pelletier V.M.* Acari and Collembola biodiversity in Canadian agricultural soils // Can. J. Soil Sci. 2002. V. 83. P. 279–288.
11. *Nielsen U.N., Osler G.H.R., Campbell C.D.* et al. The influence of vegetation type, soil properties and precipitation on the composition of soil mite and microbial communities at the landscape scale // J. Biogeogr. 2010. V. 37. P. 1317–1328. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02281.x
12. *Hopkin S.P.* Biology of Springtails, Insecta: Collembola. New York: Oxford University Press, 1997. 341 p.
13. *Phillips H.R.P., Guerra C.A., Bartz M.L.C.* et al. Global distribution of earthworm diversity // Science. 2019. V. 366. P. 480–485. https://doi.org/10.1126/science.aax4851
14. *Berg M.P., Bengtsson J.* Temporal and spatial variability in soil food web structure // Oikos. 2007. V. 116. P. 1789–1804.
15. *Lehmitz R., Haase H., Otte V., Russell D.* Bioindication in peatlands by means of multi-taxa indicators (Oribatida, Araneae, Carabidae, Vegetation) // Ecological Indicators. 2020. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105837
16. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю.Б. Бызова, М.С. Гиляров, В. Дунгер и др. М.: Наука, 1987. 288 с.
17. *Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M.* et al. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // J. Nematol. 1993. V. 25. P. 315–331.
18. *Bongers T.* The maturity index, an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. V. 83. P. 14–19.
19. *Стебаева С.К.* Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 10. С. 1437–1455.
20. *Potapov A.A., Semenina E.E., Korotkevich A.Y.* et al. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms // Soil Biol. Biochem. 2016. V. 101. P. 20–31. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002
21. Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей. Методическое руководство / А.Д. Покаржевский, А.С. Зайцев, К.Б. Гонгальский и др. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 2003. 100 с.
22. *Козлов М.В.* Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 4. С. 292–307.
23. *Kuznetsova N.A.* Collembola in extreme natural and anthropogenic conditions: a case study of collembolan taxocoenoses // Species and communities in extreme environments / Golovatch S.I., Makarova O.L., Babenko A.B., Penev L.D. Eds. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press, 2009. P. 441–458.
24. *van der Wal A., Geerts R.H.E.M., Korevaar H.* et al. Dissimilar response of plant and soil biota communities to long-term nutrient addition in grasslands // Biol. Fertil. Soils. 2009. V. 45. P. 663–670. https://doi.org/10.1007/s00374-009-0371-1
25. *Sabais A.C.W., Scheu S., Eisenhauer N.* Plant species richness drives the density and diversity of Collembola in temperate grassland // Acta Oecol. 2011. V. 37. P. 195–202. https://doi.org/10.1016/J.ACTAO.2011.02.002
26. *Krab E.J., Oorsprong H., Berg M.P., Cornelissen J.H.* Turning northern peatlands upside down: disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola // Functional Ecology. 2010. V. 24. P. 1362–1369. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01754.x
27. *Endlweber K., Ruess L., Scheu S.* Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores // Soil Biol. Biochem. 2009. V. 41. P. 1151–1154. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.022
28. *Korobushkin D.I., Korotkevich A.Y, Kolesnikova A.A.* et al. Consumption of aquatic subsidies by soil invertebrates in coastal ecosystems // Contemporary Problems of Ecology. 2016. V. 9. P. 396–406. https://doi.org/10.1134/S1995425516040077
29. *Hoekman D., Bartrons M., Gratton C.* Ecosystems linkages revealed by experimental lake-derived isotope signal in heathland food webs // Oecologia. 2012. V. 71. P. 832–845. https://doi.org/10.1007/s00442-012-2329-5
30. *Rybalov L.B., Kamaev I.O.* Diversity of soil mesofauna in northern taiga biogeocenosises of the Kamennaya River basin (Karelia) // Biology Bulletin. 2011. V. 38. P. 338–347. https://doi.org/10.1134/S1062359011040169
31. *Wardle D.A.* Communities, ecosystems: linking the Aboveground, Belowground Components. Oxford: Princeton Univ. Press, 2002. 400 p.
32. *Lavelle P., Spain A.* Soil ecology. Berlin: Springer, 2001. 688 p.
33. *Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M.* A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Applied Soil Ecology. 2001. V. 18. P. 13–29. https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4
34. *Ferris H., Matute M.M.* Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web // Applied Soil Ecology. 2003. V. 23. P. 93–110. https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00044-1
35. *Freckman D.W., Ettema C.H.* Assessing nematode communities in agro-ecosystems of varying human intervention // Agriculture, Ecosystems and Environment. 1993. V. 45. P. 239–261.

*ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 66–76*

*УДК 574.3:[599.323+599.35/.38]:502.175:669.2/.8(470.5)*

# МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПЕРИОД СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА. 1. СОСТАВ, ОБИЛИЕ И РАЗНООБРАЗИЕ

**© 2021 г. С. В. Мухачева***

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

**e-mail: msv@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 19.05.2020 г.
После доработки 23.06.2020 г.
Принята к публикации 29.06.2020 г.

Анализировали многолетнюю динамику состава, суммарного обилия и разнообразия (α- и γ-) сообществ мелких млекопитающих (ММ) в зоне действия крупного медеплавильного завода в периоды высоких (1990–1997 гг.), сниженных (1998–2009 гг.) и почти прекратившихся (2010–2019 гг.) выбросов. Показано, что за 30 лет наблюдений реакция сообществ ММ на загрязнение принципиально не изменилась. В каждый из трех периодов при увеличении загрязнения регистрировали значимое снижение суммарного обилия, α-разнообразия сообществ и индекса доминирования, при этом γ-разнообразие в фоновой (13 видов) и загрязненных (12 видов) зонах оставалось сходным. Сокращение выбросов не оказало существенного влияния на сообщество ММ фоновой (условно чистой) зоны: флуктуации видовой структуры были незначительны, структура доминирования не изменилась, а увеличение численности животных к концу наблюдений (за счет лесных полевок, но не насекомоядных) было связано с сукцессионными изменениями растительности. В окрестностях завода сокращение выбросов вызвало смену доминантов, а тренды изменения обилия не совпадали в буферной (увеличение) и импактной (отсутствие изменений) зонах. Увеличение обилия видов разных трофических групп (фитофагов, семеноядов, зоофагов) в умеренно загрязненной (буферной) зоне можно считать признаком начальных стадий восстановления вследствие улучшения качества местообитаний. В сильно загрязненной (импактной) зоне позитивные сдвиги в сообществе ММ выражены в меньшей степени – они проявляются в увеличении доли бурозубок.

*Ключевые слова:* естественное восстановление, промышленное загрязнение, относительное обилие, γ-разнообразие, α-разнообразие, грызуны, бурозубки

**DOI:** 10.31857/S0367059721010108

Многолетняя работа металлургических предприятий приводит к формированию вокруг них техногенных геохимических аномалий – фоновые уровни загрязняющих веществ, в том числе тяжелых металлов (ТМ), превышены в десятки и сотни раз [1–3]. Промышленное загрязнение воздействует на все компоненты природных экосистем, оказывая как прямое токсическое действие, приводящее к элиминации наименее устойчивых звеньев, так и опосредованное – через изменение качества среды обитания, межвидовой конкуренции, резистентности особей к внешним факторам и др.

В последние десятилетия в большинстве стран Европы и Северной Америки техногенная эмиссия ксенобиотиков значительно снизилась в результате сокращения объемов производства и/или совершенствования технологий. Повышенное внимание исследователей обращено к процессам восстановления нарушенных территорий в окрестностях таких предприятий [1, 4–18]. При этом особый интерес представляют процессы самопроизвольной, т.е. без прямого участия человека, реабилитации территорий, позволяющие исследовать механизмы и интенсивность естественного восстановления природных экосистем.

Характер начальных стадий восстановления биоты в ответ на сокращение выбросов различается в зависимости от объектов, продолжительности и интенсивности воздействия источника загрязнения, а также его природно-географического положения. Одни исследователи ожидают быстрое восстановление экосистем до их исходного состояния [13, 15, 17], другие, напротив, полагают, что на реабилитацию потребуется значительное время даже после полного прекращения выбросов [4, 7, 11, 14, 18]. Высказано также мнение, что после снижения загрязнения экосистемы не возвращаются к исходному состоянию, а модифицируются, приобретая новые свойства [19, 20].

Сложности трактовки наблюдаемых изменений связаны с дефицитом документированных данных о динамике восстановления различных компонентов биоты. Даже при наличии информации об исходном состоянии изучаемых объектов в период интенсивного загрязнения (именно с этим аспектом зачастую связаны наибольшие проблемы) для корректных сравнений новые данные необходимо собирать на тех же участках с использованием единых методик. В противном случае пространственную вариабельность сравниваемых параметров можно ошибочно принять за их временную динамику [4]. Важно, чтобы исследования охватывали достаточно длительный интервал, поскольку кратковременные (до 10 лет) наблюдения не позволяют дифференцировать восстановление в результате сокращения выбросов от межгодовых флуктуаций. Кроме того, рассмотрение ограниченного набора видов не позволяет распространить результаты на группу в целом.

Мелких млекопитающих (ММ) часто рассматривают в качестве модельных объектов различных экологических и экотоксикологических исследований из-за их значительной роли в наземных экосистемах, широкого распространения, высокой численности, оседлости и эврибионтности [21]. Изучение реакции ММ на промышленное загрязнение обычно ограничивается анализом видового состава и численности населения [8, 22–26] либо оценками уровней накопления отдельных элементов в органах и тканях модельных видов [11, 14, 27, 28], иногда с привлечением материалов по морфологии, биохимии и генетике [16, 29–33]. В большинстве работ население ММ исследуют непродолжительно (1–3 года), получая лишь «моментальные срезы» сообществ, а длительные наблюдения единичны [8–10, 34, 35]. При сокращении промышленных выбросов в сообществах ММ отмечены позитивные сдвиги (увеличиваются видовое богатство и обилие отдельных видов), но темпы изменений невелики. Недостаток информации не позволяет пока сделать однозначные выводы о характере структурных перестроек в сообществах ММ в условиях снижающейся техногенной нагрузки. Это определяет необходимость дальнейших исследований ММ, обитающих в зоне действия точечных источников загрязнения, расположенных в разных природных зонах.

Наши работы вблизи Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) охватывают 30 лет, которые пришлись на периоды высоких (1990–1997 гг., I период), сниженных (1998–2009 гг., II) и почти прекратившихся (2010–2019 гг., III) выбросов. Полученные материалы позволяют провести анализ многолетней динамики состава и численности сообществ ММ. Долговременные исследования динамики других компонентов биоты, выполненные в окрестностях СУМЗа на одних и тех же участках в сходные сроки, показали, что даже после многократного сокращения объемов промышленных выбросов в непосредственной близости от источника эмиссии продолжается гибель древостоя, отсутствуют восстановительные процессы в травяно-кустарничковом ярусе [4, 12]. Угнетенное состояние лесных экосистем авторы [1, 36] связывают с крайне медленным очищением верхних горизонтов почвы от ТМ и сохранением мощного слоя слаборазложившейся лесной подстилки. В то же время в сообществах почвенных беспозвоночных [5] и насекомоядных млекопитающих [37] наметились определенные позитивные сдвиги, которые выражаются в увеличении обилия и сдвиге границы распространения ряда групп (дождевые черви, моллюски, крот) в сторону завода. В этих условиях интерес представляют многолетние наблюдения, касающиеся других компонентов биоты, в частности ММ.

Цель настоящей работы – анализ 30-летней динамики видовой структуры сообществ ММ, их разнообразия и обилия в зоне действия крупного медеплавильного завода в период сокращения его выбросов. Нам не известны работы, в которых на основе длительных ежегодных наблюдений сопоставлялись ключевые параметры сообществ ММ (видовой состав, обилие, $\alpha$- и $\gamma$-разнообразие) до и после сокращения выбросов. Мы тестировали гипотезу о том, что снижение техногенной нагрузки в результате сокращения промышленных выбросов приведет к увеличению суммарного обилия и разнообразия сообществ ММ, а также предположили, что на сильно загрязненных участках позитивные сдвиги будут выражены в меньшей степени по сравнению с умеренно загрязненными.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Источник выбросов.** Исследования проведены в зоне воздействия атмосферных выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного возле г. Ревды, в 50 км к западу от г. Екатеринбурга. Предприятие работает с 1940 г., основные ингредиенты выбросов – газообразные соединения S, F и N, а также пылевые частицы с сорбированными ТМ (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg) и металлоидами (As). В 1980-е гг. валовые выбросы СУМЗа достигали 225 тыс.т/год, что делало предприятие одним из крупнейших источников промышленного загрязнения в России. В течение 1990-х гг. объем выбросов сократился в 2 раза – со 148 тыс. т в 1990 г. до 65 тыс. т в 1999 г; в последующие 10 лет снижение было еще более выраженным – с 63 тыс. т в 2000 г. до 22 тыс. т в 2009 г.; с 2010 г., после завершения реконструкции, валовые выбросы не превышают 3–5 тыс. т/год [1, 38].

**Район исследований.** Ключевые участки расположены в елово-пихтовых лесах на удалении 1–30 км к западу от СУМЗа (против господствующего на-

правления ветров) и охватывали территории с разной степенью поражения экосистем. По мере приближения к заводу происходит угнетение древесного яруса, уменьшаются видовое богатство и обилие травяно-кустарничкового яруса. Выраженность этих процессов в разных зонах нагрузки неодинакова: фоновая зона (20–30 км от завода) характеризует относительно ненарушенное состояние, которое обусловлено действием только региональных выпадений поллютантов; в буферной зоне (4–10 км) отмечаются структурные перестройки экосистем, вызванные действием локального загрязнения; в импактной зоне (1–3 км) структура экосистем кардинально отличается от фонового состояния – здесь представлены крайние варианты техногенной дигрессии сообществ [1, 39]. В импактной зоне до 2012 г. не было зарегистрировано позитивных сдвигов в состоянии напочвенного покрова, тогда как на других участках разнообразие и обилие растительности увеличились [4, 12]. Впрочем эти изменения были связаны не столько с уменьшением уровня загрязнения, сколько с осветлением древесного полога после массового вывала, вызванного ураганом 1995 г. Техногенная трансформация почв проявилась в повышенной аккумуляции ТМ, увеличении кислотности, формировании мощной оторфованной лесной подстилки [36]. В настоящее время почвы возвращаются к облику исходных лесных почв, однако содержание ТМ (за исключением Cu) в подстилке и гумусовом горизонте во всех зонах остается стабильно высоким [1].

**Отлов животных** проводили ежегодно с 1990 г. по 2019 г. (за исключением 1999 и 2001 гг.) в три тура (с мая по сентябрь) на стационарных маркированных линиях в пределах 7 ключевых участков: 3 – в импактной зоне (1, 1.5 и 2 км от завода), 2 – в буферной (4 и 6 км), 2 – в фоновой (20 и 30 км). За прошедшие годы часть линий была утрачена в результате локальных лесных пожаров, ветровалов и рубок. Новые линии размещали на прилегающих территориях, максимально приближенных к исходным условиям (Приложение, рис. 1). Для отлова использовали деревянные ловушки-плашки, размещенные по 25 шт. в линию через 5–7 м друг от друга; экспозиция составляла 3–5 сут с ежедневной однократной проверкой. В течение тура животных отлавливали одновременно во всех зонах, располагая на каждом участке от 2 до 4 линий. Использование стационарных точек отлова позволило существенно снизить влияние пространственной неоднородности условий.

Принимая во внимание ограничения метода ловушко-линий и недостатки плашек в качестве орудий лова (избирательный вылов некоторых групп ММ, зависимость от погодных условий), на смежных территориях регулярно проводили дополнительные учеты животных с использованием других схем и средств (живоловок, конусов, ловушек Барбера). Это позволило уточнить видовой состав сообществ ММ в разных зонах и оценить миграционную подвижность животных. Однако массовый материал для анализа динамических изменений сообществ в градиенте загрязнения был получен при использовании метода ловушко-линий (плашек): отработано 96.8 тыс. ловушко-суток (в том числе на загрязненных участках – 66.7 тыс., на фоновых – 30.1 тыс.), отловлен 5551 экз. ММ (в том числе на загрязненных участках – 2516, на фоновых – 3008) (**Приложение**, табл. 1). Видовую идентификацию особей [40, 41] проводили в камеральных условиях, названия видов соответствуют сводке “Mammals species of the World” [42].

**Анализ данных.** Для сравнения сообществ ММ в градиенте загрязнения использовали: 1) относительное обилие; 2) доли разных видов в сообществе; 3) индекс доминирования; 4) γ-разнообразие; 5) α-разнообразие. В качестве учетной единицы во всех случаях рассматривали ключевой участок, значения показателей оценивали для каждого года, объединяя три тура.

Относительное обилие (число особей на 100 ловушко-суток) рассчитывали как для отдельных видов, так и для сообщества в целом. Степень доминирования отдельных видов оценивали с помощью индекса Симпсона ($D$), величина которого изменяется от 0 (все виды представлены в равной степени) до 1 (только 1 вид). Доминирующими считали виды, составляющие более 10% от общей численности населения, редкими – менее 1%. Показатель γ-разнообразия характеризует общее число видов в пределах зоны. Поскольку прямое сравнение видового богатства ($S$) территорий было некорректным из-за неодинакового промыслового усилия в разных зонах, использовали также интерполированное число видов ($S^*$) для численности, ближайшей к максимальному значению в одной из зон, кратное 10. Для характеристики α-разнообразия использовали среднее число видов на ключевом участке.

Для оценки различий между зонами загрязнения и периодами применяли двухфакторный ANOVA (значения предварительно логарифмировали). Множественные сравнения выполнили по критерию Тьюки. Величину эффекта относительно фоновой территории рассчитывали как логарифм отношения откликов (ln Response Ratio). В статистических тестах значимыми считали различия при $p < 0.05$. Расчеты выполнены в программах PAST 4.0 [43] и JMP v. 11 [44].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Суммарное обилие.** Значимое влияние на суммарное обилие сообществ ММ оказывали как уровень загрязнения, так и период исследования. При

**Таблица 1.** Состав населения ММ и относительное обилие отдельных видов (особей/100 лов.-сут) в окрестностях СУМЗ в периоды высоких (I), сниженных (II) и почти прекращенных (III) выбросов

| Характеристика сообщества | Зона и период | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | фоновая (20–30 км) | | | буферная (4–6 км) | | | импактная (1–2 км) | | |
| | I | II | III | I | II | III | I | II | III |
| Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) | 0.93 ± 0.10 | 0.39 ± 0.06 | 0.73 ± 0.08 | 0.20 ± 0.04 | 0.01 ± 0.02 | 0.28 ± 0.06 | 0.28 ± 0.04 | 0.03 ± 0.02 | 0.03 ± 0.01 |
| Средняя бурозубка (*S. caecutiens*) | 0.17 ± 0.04 | 0.17 ± 0.04 | 0.60 ± 0.08 | 0.27 ± 0.05 | 0.34 ± 0.08 | 0.87 ± 0.10 | 0.20 ± 0.04 | 0.14 ± 0.04 | 0.58 ± 0.06 |
| Равнозубая бурозубка (*S. isodon*) | 0.26 ± 0.05 | 0.21 ± 0.05 | 0.14 ± 0.04 | 0.02 ± 0.01 | – | 0.03 ± 0.02 | 0.01 ± 0.01 | – | – |
| Малая бурозубка (*S. minutus*) | 0.03 ± 0.02 | – | 0.03 ± 0.02 | 0.01 ± 0.01 | – | 0.01 ± 0.01 | 0.03 ± 0.01 | – | 0.01 ± 0.01 |
| Крот европейский (*Talpa europaea*) | 0.05 ± 0.02 | 0.02 ± 0.01 | 0.02 ± 0.01 | – | – | – | – | – | – |
| Малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*) | 0.32 ± 0.06 | 0.42 ± 0.06 | 0.71 ± 0.08 | 0.27 ± 0.05 | 0.68 ± 0.10 | 0.93 ± 0.10 | 0.62 ± 0.06 | 0.26 ± 0.06 | 0.33 ± 0.04 |
| Полевая мышь (*Ap. agrarius*) | – | – | 0.01 ± 0.00 | 0.03 ± 0.02 | 0.03 ± 0.02 | – | 0.02 ± 0.01 | – | – |
| Домовая мышь (*Mus musculus*) | – | – | – | – | – | – | 0.01 ± 0.01 | – | – |
| Обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*) | 0.13 ± 0.04 | 0.10 ± 0.03 | 0.08 ± 0.03 | 0.01 ± 0.01 | 0.07 ± 0.02 | 0.01 ± 0.01 | 0.01 ± 0.01 | 0.01 ± 0.01 | 0.01 ± 0.01 |
| Темная полевка (*M. agrestis*) | 0.17 ± 0.04 | 0.10 ± 0.03 | 0.03 ± 0.02 | 0.08 ± 0.03 | 0.01 ± 0.005 | 0.13 ± 0.04 | 0.05 ± 0.02 | 0.01 ± 0.01 | 0.09 ± 0.02 |
| Полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus*) | 0.03 ± 0.02 | 0.01 ± 0.01 | 0.04 ± 0.02 | – | – | – | – | – | – |
| Красная полевка (*Myodes rutilus*) | – | 0.70 ± 0.07 | 0.67 ± 0.08 | 0.51 ± 0.07 | 0.56 ± 0.06 | 1.76 ± 0.14 | 0.34 ± 0.05 | 0.55 ± 0.09 | 1.20 ± 0.08 |
| Рыжая полевка (*M. glareolus*) | 6.97 ± 0.28 | 6.11 ± 0.24 | 9.25 ± 0.30 | 2.55 ± 0.15 | 2.55 ± 0.19 | 3.33 ± 0.19 | 1.87 ± 0.11 | 1.01 ± 0.12 | 0.40 ± 0.05 |
| Красно-серая полевка (*M. rufocanus*) | – | 0.23 ± 0.04 | 0.05 ± 0.01 | 0.05 ± 0.02 | 0.18 ± 0.06 | 0.07 ± 0.03 | – | 0.04 ± 0.02 | – |
| Отработано ловушко-суток | 8755 | 10800 | 10525 | 10945 | 6790 | 8900 | 14785 | 7150 | 16950 |
| Отловлено особей, *N* | 793 | 914 | 1301 | 438 | 301 | 661 | 510 | 156 | 447 |
| Суммарное обилие, особей на 100 лов.-сут | 9.1 ± 0.3 *ab* (0.3 – 23.7) | 8.5 ± 0.3 *ab* (0.9 – 26.3) | 12.4 ± 0.4 *a* (0.4 –38.7) | 4.0 ± 0.2 *bc* (0.8 – 9.2) | 4.4 ± 0.3 *bc* (0.5 – 13.6) | 7.4 ± 0.4 *b* (1.0 – 25.8) | 3.4 ± 0.4 *bc* (0 – 10.7) | 2.0 ± 0.2 *c* (0 – 6.3) | 2.6 ± 0.2 *bc* (0 – 8.7) |
| Индекс доминирования Симпсона, *D* | 0.72 ± 0.07 *a* | 0.54 ± 0.05 *ab* | 0.59 ± 0.05 *ab* | 0.55 ± 0.07 *ab* | 0.50 ± 0.06 *ab* | 0.42 ± 0.05 *b* | 0.59 ± 0.04 *ab* | 0.68 ± 0.06 *a* | 0.42 ± 0.04 *b* |
| γ-Разнообразие наблюдаемое, *S* (наблюдаемое число видов на зону) | 10 | 11 | 13 | 11 | 9 | 10 | 11 | 8 | 8 |
| γ-Разнообразие интерполированное, *S** (расчетное число видов на зону) | 9.8 [9.3–10.2] | 9.1 [8.2–9.9] | 10.2 [10.0–12.1] | 11.0 [10.8–11.2] | 7.7 [6.9–8.6] | 9.3 [8.6–10.0] | 10.8 [10.4–11.2] | 8.0 [7.9–8.1] | 8.0 [7.7–8.2] |
| α-Разнообразие (среднее число видов на ключевой участок) | 5.0 ± 0.7 *ab* (1 – 8) | 5.4 ± 0.5 *a* (2 – 9) | 5.0 ± 0.5 *ab* (1 – 9) | 5.3 ± 0.7 *ab* (2 – 9) | 3.6 ± 0.6 *ab* (2 – 7) | 4.2 ± 0.5 *ab* (1 – 8) | 3.3 ± 0.5 *ab* (0 – 7) | 2.6 ± 0.5 *b* (0 – 7) | 3.0 ± 0.4 *b* (0 – 6) |

Примечание. Приведены среднее ± ошибка, в круглых скобках – минимальное и максимальное значения, в квадратных – 95%-ный доверительный интервал; прочерк – отсутствие вида; учетная единица – ключевой участок. Одинаковые буквы – отсутствие значимых ($p < 0.05$) различий между зонами (по критерию Тьюки).

**Таблица 2.** Результаты ANOVA изменения ключевых показателей сообществ ММ

| Показатель | Источник изменчивости | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | зона ($df = 2$) | | период ($df = 2$) | | зона × период ($df = 4$) | |
| | F | $p$ | F | $p$ | F | $p$ |
| Относительное обилие | 16.04 | **<0.0001** | 3.41 | **0.036** | 0.77 | 0.569 |
| Индекс доминирования | 3.37 | **0.038** | 5.91 | **0.004** | 2.54 | **0.043** |
| α-Разнообразие | 9.33 | **0.0002** | 1.11 | 0.332 | 0.94 | 0.442 |

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значимые ($p < 0.05$) различия анализируемых показателей.

увеличении загрязнения общая численность животных снижалась в среднем в 2–4 раза (табл. 1, 2). Динамика обилия в сравниваемых зонах была разнонаправлена: на импактных участках четкие изменения отсутствовали, тогда как на буферных сокращение выбросов (от периода I к III) сопровождалось 2-кратным ростом численности ММ в сравнении с исходными значениями, а на фоновой территории увеличение составило около 30%. Основной вклад в изменение обилия в каждой зоне вносили доминирующие виды. Тренды изменения численности животных на загрязненных территориях по отношению к фоновым в отдельные периоды были неодинаковы: в буферной зоне величина эффекта $RR^{\Delta}$ стабильна во времени, тогда как в импактной зоне при переходе от периода I к III регистрировали сдвиг в область отрицательных значений (рис. 1).

**Состав сообществ.** За 30-летний период в районе исследований было отловлено 14 видов ММ, в том числе 9 видов грызунов (Rodentia), принадлежащих к 2 семействам (Muridae, Cricetidae), и 5 видов насекомоядных (Soricomorpha), относящихся к 2 семействам (Soricidae, Talpidae). Использование дополнительных методов учета позволило выявить в фоновой зоне лесную мышовку (*Sicista betulina*) и кутору (*Neomys fodiens*), в буферной – лесную мышовку, в импактной зоне новых видов не выявлено. Однако в дальнейшем анализе эти виды не рассматривались.

В населении всех зон преобладали грызуны, на долю которых приходилось более 80% общей численности (см. табл. 1). Повсеместно доминировала рыжая полевка (*Myodes glareolus*). При увеличении загрязнения доля этого вида снижалась с 75%

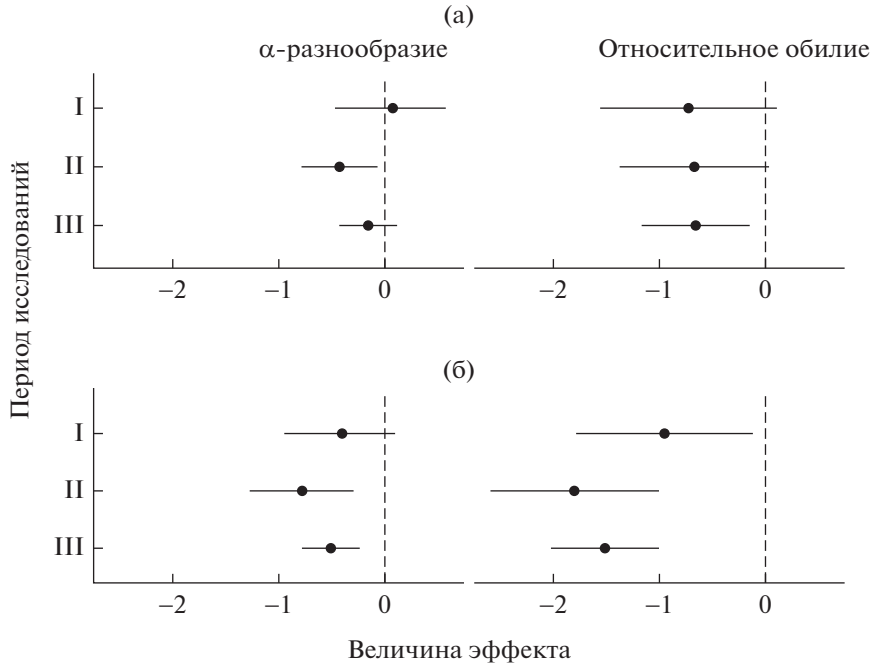



**Рис. 1.** Величины эффекта (и 95%-ный доверительный интервал) в буферной (а) и импактной (б) зонах по отношению к фоновой территории. Периоды: I – высоких выбросов, II – сниженных выбросов, III – почти прекращенных выбросов.

на фоновой территории до 53% в зоне умеренного загрязнения и 38% на импактных участках. Наоборот, доли малой лесной мыши (*Apodemus uralensis*) и красной полевки (*M. rutilus*) увеличивались с 5% в фоновой зоне до 15–27% вблизи завода. Доля серых полевок (*Microtus* spp. и *Alexandromys* spp.) в течение 30 лет наблюдений на большинстве участков не превышала 2.5%, за исключением территории вблизи завода (1 км), где она достигала 8%. Насекомоядные в фоновой и буферной зонах составляли 12–13%, в импактной – 17% населения. Видовой состав группы во всех зонах был сходен, за исключением крота (*Talpa europaea*), отловленного только на фоновых участках.

**Структура доминирования.** При увеличении загрязнения структура сообществ ММ кардинально меняется: из монодоминантных они трансформируются в полидоминантные. Если на фоновых участках основу населения составлял один вид (*M. glareolus,* 73–77% общей численности), то на загрязненных ежегодно доминировали 2–3 вида (см. табл. 1). Доля редких видов на разных участках градиента была сопоставимой и в разные периоды наблюдений составляла от 25 до 54% от общего числа видов. Эти особенности нашли отражение в динамике индекса *D,* значения которого при удалении от завода значимо увеличивались (см табл. 2). Существенное влияние на величину индекса оказывал и период исследований: сокращение выбросов повсеместно приводило к снижению индекса *D* в 1.2 раза на фоновых участках, в 1.3–1.4 раза – на загрязненных территориях.

**Гамма-разнообразие.** Обобщенные за 30 лет данные показывают, что γ-разнообразие не зависело от уровня загрязнения, но в разные периоды оно было неодинаковым. В период высоких выбросов (I) максимальное число видов отмечено в буферной и импактной зонах, тогда как во II и III периоды γ-разнообразие было выше на фоновой территории (см. табл. 1). В импактной зоне наблюдаемое и интерполированное видовое богатство одинаково, тогда как на фоновой территории интерполированное число видов ниже наблюдаемого, особенно для периодов II и III.

**Альфа-разнообразие.** Увеличение загрязнения значимомо снижало α-разнообразие – в среднем в 1.2–1.7 раза, вне зависимости от периода (см. табл. 1, 2). На фоновых участках видовая насыщенность менялась незначительно (менее 10%), тогда как в окрестностях завода наблюдали 1.5-кратные различия между периодами. В буферной зоне величина эффекта $RR^{\Delta}$ была незначимой в периоды I и III, в импактной – только в период I (см. рис. 1).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что в ответ на антропогенные воздействия различного генезиса в сообществах ММ происходят структурные перестройки, величина и направление которых зависят от типа воздействия, его интенсивности и длительности, а также от специфики составляющих сообщества видов [8, 22, 26, 40, 45, 46]. Промышленное загрязнение, особенно цветная металлургия, оказывает на биоту очень сильное воздействие [47]. Согласно сложившимся представлениям, на прилегающих к предприятиям участках постоянное население ММ отсутствует [23, 26, 48]. При приближении к источникам эмиссии уменьшаются видовое богатство и численность ММ [8, 9, 23, 26]. Такие изменения могут быть как монотонными [9, 19, 34, 35], так и нелинейными, с максимумом в зоне умеренных нагрузок. Так, в окрестностях меде(никеле)плавильных заводов на Южном Урале [23], Кольском полуострове [26] и в Финляндии [25] различия в суммарном обилии ММ на буферных и фоновых участках составляли 1.2–5 раз, на буферных и импактных – 5–20 раз. Характер изменения суммарного обилия во многом определялся числом ключевых участков в градиенте загрязнения: при большом числе (более 10) регистрировали нелинейные изменения, при меньшем – монотонные. В качестве основной причины обеднения видового состава и снижения численности ММ вблизи предприятий авторы указывают общую пессимизацию среды обитания, в первую очередь ухудшение кормовых и защитных свойств.

В работах авторов, проводивших исследования без строгой биотопической приуроченности участков, γ-разнообразие сообществ ММ импактных зон мало отличалось от фоновых или даже превышало его, но обилие и в этом случае снижалось в 2–5 раз [22, 49]. Результаты наших исследований в районе воздействия Карабашского медеплавильного завода продемонстрировали, что учет гетерогенности среды обитания кардинально меняет выводы о реакции сообществ ММ на загрязнение. Данные, полученные при изучении ММ в одном биотопе, свидетельствовали о существенном обеднении видового состава (с 7 до 2 видов) и 10-кратном снижении суммарного обилия при увеличении техногенной нагрузки [23]. При охвате разных местообитаний γ-разнообразие сообществ фоновой и импактной зон было сходным (7 и 8 видов соответственно), а суммарное обилие животных вблизи завода было снижено лишь в 2 раза [24].

Несмотря на то, что многолетние наблюдения в окрестностях СУМЗа были выполнены по традиционной “однобиотопной” схеме, не отмечено резкого снижения γ-разнообразия при увеличении загрязнения. За 30 лет в фоновой зоне было зарегистрировано 13 видов ММ, в буферной – 11,

в импактной – 12, причем регулярно (т.е. на протяжении всех 3 периодов) в отловах отмечали 9, 8 и 7 видов ММ соответственно (см. табл. 1). Вероятными причинами таких незначительных различий могут быть длительный период наблюдений в сочетании с большим объемом регулярных отловов и широким охватом территорий (особенно вблизи завода), что позволило учесть редкие виды. Поэтому ожидаемый эффект резкого обеднения видового состава сообществ под действием загрязнения оказался затушеванным. Иными словами, долговременные наблюдения в пределах одного типа биотопа аналогичны однократному обследованию широкого спектра биотопов.

Снижение α-разнообразия и суммарного обилия под действием загрязнения может быть связано как с сокращением площади пригодных местообитаний, так и уменьшением их экологической емкости (в первую очередь защитно-кормовых условий). В пользу большей важности первого фактора для обилия свидетельствуют данные, полученные для *Cl. glareolus*: на пригодных для обитания вида участках импактной зоны локальная плотность населения сопоставима с фоновой [25, 34]. Напротив, для α-разнообразия более важна экологическая емкость местообитаний, обеспечивающая успешное сосуществование разных видов за счет более полного использования ресурсов.

Сравниваемые сообщества существенно различались и по структуре доминирования. Если в фоновой зоне в течение 30 лет наблюдений сообщество оставалось монодоминантным, то на загрязненных территориях в населении ежегодно присутствовало 2–3 доминирующих вида, а сокращение выбросов сопровождалось их ротацией. Известно, что в природных условиях сообщества становятся полидоминантными, когда местообитания характеризуются структурным разнообразием [50]. Поскольку гетерогенность среды выше в окрестностях СУМЗа, можно ожидать, что число доминантов в населении загрязненных участков будет больше, чем в более однородных условиях фоновой зоны. Это подтверждается динамикой индекса *D* в градиенте загрязнения (см. табл. 1). Снижение величины *D* при сокращении выбросов, вероятно, связано с сукцессионными изменениями фитоценозов.

Для лучшего понимания динамики сообществ ММ в градиенте загрязнения рассмотрим ее особенности в разных зонах. В непосредственной близости от завода деградация экосистем достигала максимума (особенно в период высоких выбросов). Территория СУМЗа и прилегающие участки (до 0.5 км на запад, до 2 км на восток) представляли собой техногенную пустошь, почти полностью лишенную высшей растительности и верхних горизонтов почвы, малопригодную для обитания ММ. Ключевые участки в импактной зоне частично граничат с пустошью, и здесь видовой состав ММ, как правило, обеднен: ежегодно регистрировали от 0 до 4, лишь в отдельные годы – до 7 видов (см. табл. 1). Реакция на техногенную трансформацию среды оказалась двоякой: с одной стороны, исчезают (*T. europaea*) или снижают численность (*M. rufocanus*) стенобионтные виды, с другой – появляются синантропы (*Mus musculus*), а также виды открытых и/или разреженных пространств (*A. agrarius* и *M. arvalis*). В период высоких выбросов хозяйственная активность вблизи СУМЗа была максимальной, видовое богатство также достигало наивысших значений (11 видов). В периоды сниженных выбросов (II и III) γ-разнообразие снизилось на 40%, но эти изменения вряд ли связаны с сокращением выбросов, поскольку выпадение редких видов, скорее всего, не было истинным (за исключением *M. musculus*); вероятно, животные переместились на другие участки импактной зоны. Это предположение базируется на присутствии вблизи завода *M. rufocanus, A. agrarius, S. minutus* в отловах с использованием дополнительных линий большой протяженности (более 750 м), пересекавших импактные участки с разными микроместообитаниями, а также иных орудий лова – живоловок и конусов (неопубликованные собственные данные).

Суммарное обилие ММ в импактной зоне в среднем в 4 раза ниже фонового, а минимальные значения зарегистрированы весной. Это позволяет предположить отсутствие на этих участках постоянного (обитающего в течение полного жизненного цикла) населения. Так, в период высоких выбросов на протяжении всего бесснежного сезона население *M. glareolus* состояло лишь из транзитных особей, что косвенно подтверждает наши предположения [51]. В период почти прекратившихся выбросов транзитные особи составляли 100% населения лишь весной, а к осени их доля снижалась вдвое (неопубликованные собственные данные). Это может свидетельствовать о возможных позитивных сдвигах в качестве местообитаний вследствие постепенного восстановления травянистой растительности после снижения выбросов.

В течение 30 лет наблюдений сообщество импактной зоны оставалось полидоминантным, а снижение выбросов (от периода I к III) сопровождалось ротацией доминирующих видов: *M. glareolus* заместился *M. rutilus*, *S. araneus* – *S. caecutiens*, причем изменения были очень резкими – участие *M. rutilus* и *S. caecutiens* увеличилось почти в 4 раза. Если в течение последних 20 лет суммарное обилие лесных полевок почти не изменилось, то численность бурозубок выросла в 3 раза. Вероятной причиной позитивных сдвигов в населении мелких насекомоядных в ответ на снижение выбросов может быть постепенное улучшение их кормовой базы в окрестностях за-

вода. Косвенно это подтверждают результаты 25-летних исследований фауны крупных почвенных беспозвоночных в районе СУМЗа. После почти полного прекращения выбросов на импактных участках, совпадающих с местами отловов ММ, общее обилие педобионтов увеличилось в 5 раз, а некоторые группы (дождевые черви, энхитреиды, моллюски), ранее отсутствовавшие в импактной зоне, продвинулись ближе к заводу [5]. В то же время темпы восстановления растительного покрова вблизи СУМЗа были незначительны [4, 12], следовательно, существенного улучшения кормовой базы для фитофагов не произошло, что объясняет стабильность суммарного обилия лесных полевок.

В буферной зоне мозаичность среды особенно высока вследствие действия многих факторов: деградации лесных фитоценозов из-за загрязнения, локальной хозяйственной деятельности (выборочные рубки, строительство ЛЭП, лесовосстановление на гарях, выкашивание луговин), естественных нарушений (ветровалы, пожары). Все это увеличивало разнообразие и экологическую емкость местообитаний в пределах доминирующего типа биотопа, что нашло отражение в увеличении суммарного обилия и $\alpha$-разнообразия по сравнению с импактной зоной и приближении значений к фоновому уровню (см. табл. 1). На протяжении всего периода наблюдений сообщество оставалось полидоминантным, а сокращение выбросов сопровождалось ротацией доминантов: почти двукратно увеличилось участие *M. rutilus*, *A. uralensis* и *S. caecutiens* (при эквивалентном росте численности), а доля *M. glareolus* снизилась в 1.4 раза. Таким образом, с 1990 г. по 2019 г. суммарное обилие ММ в буферной зоне увеличилось почти в 2 раза, причем позитивные тренды отмечались у разных трофических групп – зоофагов, фитофагов, семеноядов. Вероятно, такие изменения могут быть следствием постепенного улучшения качества среды обитания (в частности, обилия и разнообразия кормовых ресурсов). Это согласуется с ходом восстановления на буферных территориях других компонентов биоты – растительности [4, 12] и беспозвоночных [5].

В фоновой зоне пихтово-еловые леса занимали значительно бо́льшие площади и были наиболее гомогенными в сравнении с другими ключевыми участками по микросредовым условиям для ММ [34]. Ежегодно здесь регистрировали от 1 до 9 видов, причем значительную долю населения составляли типично лесные виды. В максимальной степени условия удовлетворяли требованиям *M. glareolus* – супердоминанта на протяжении всех 30 лет. Наличие в пределах массивов пихтоельников небольших по площади участков с разреженной растительностью (опушки, просеки) обусловило присутствие *M. arvalis, A. oeconomus, A. agrarius*. Хорошие защитно-кормовые свойства фоновых территорий в сочетании с их пригодностью для обитания разных видов ММ обусловили максимальные среди сравниваемых зон значения разнообразия и обилия (см. табл. 1). К концу периода наблюдений суммараное обилие ММ увеличилось на 1/3. Основной вклад внесли грызуны, а численность насекомоядных сохранилась на одном уровне. По нашему мнению, основной причиной таких изменений были сукцессионные процессы в растительных сообществах. В результате регулярных ветровалов в спелых пихтово-еловых лесах происходит выпадение старых деревьев, приводящее, с одной стороны, к осветлению полога леса и, как следствие, к интенсивному развитию травянистой растительности на освободившихся участках, с другой – к улучшению защитных свойств местообитаний и обогащению кормовой базы за счет семян хвойных, которые становятся легко доступны наземным видам.

Использование величин эффекта (см. рис. 1) нивелировало влияние межгодовых флуктуаций, а также возможных методических погрешностей, сказывающихся на полноте учета ММ. Разнонаправленные изменения численности ММ при сокращении выбросов – ее увеличение в фоновой и буферной зонах при сохранении низкого обилия в импактной – обусловили отсутствие четких восстановительных трендов суммарного обилия в буферной зоне и отрицательную динамику вблизи завода.

Таким образом, сравнение периодов высоких, сниженных и почти прекратившихся выбросов показывает, что за прошедшие 30 лет реакция сообществ на загрязнение принципиально не изменилась. При увеличении загрязнения в каждый из трех периодов регистрировали значимое снижение суммарного обилия, $\alpha$-разнообразия сообществ ММ и индекса доминирования. При этом $\gamma$-разнообразие на фоновых (13 видов) и загрязненных (12 видов) территориях в течение 30 лет оставалось сходным.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нам не известны длительные исследования сообществ ММ до, во время и после сокращения промышленных выбросов, где на основе ежегодных регистраций проводили бы прямые сравнения их обилия и разнообразия на разном удалении от источника эмиссии. Проверяемая нами гипотеза о позитивных изменениях в обилии и разнообразии сообществ загрязненных участков в результате сокращения промышленных выбросов подтвердилась частично – только для умеренного загрязнения. Как и ожидалось, в импактной зоне наблюдаемые изменения были выражены в меньшей степени, чем на буферных участках.

Для всех сравниваемых зон загрязнения в течение 30 лет наблюдений γ-разнообразие сообществ ММ было сходным. Это обусловлено длительным периодом наблюдений, значительными промысловыми усилиями и большой площадью обследования, что позволило учитывать редкие виды на всех участках градиента загрязнения. В окрестностях завода α-разнообразие сообществ ММ было ниже фонового в течение всего периода наблюдений: вероятно, начальные этапы восстановления местообитаний пока не привели к ощутимому увеличению их экологической емкости.

Сравниваемые сообщества ММ кардинально отличались по структуре доминирования. В фоновой зоне сообщество оставалось монодоминантным, а флуктуации видовой структуры были незначительными. К концу периода наблюдений здесь увеличилось суммарное обилие животных (за счет лесных полевок, но не насекомоядных), что связано с сукциссионными изменениями растительности. Сообщества ММ загрязненных территорий характеризовались полидоминантностью, а суммарное обилие было в 2–4 раза ниже фонового. Сокращение выбросов вызвало смену доминантов, но тренды изменения обилия не совпадали в буферной (увеличение) и импактной (отсутствие изменений) зонах. Увеличение доли бурозубок в сообществе ММ импактной зоны можно считать признаком начальных этапов восстановления. В буферной зоне положительные сдвиги выражены еще сильнее: увеличение обилия видов разных трофических групп (фитофагов, зоофагов, семеноядов) может свидетельствовать об улучшении качества местообитаний для разных видов. Наблюдаемые изменения хорошо согласуются с началом восстановительных процессов других компонентов биоты – растительности и почвенной фауны.

Благодарю А.А. Герасимова и Т.Ю. Суркову – за участие в полевых работах, В.С. Микрюкова – за помощь в анализе данных, Е.Л. Воробейчика, В.С. Безеля и анонимного рецензента – за комментарии к тексту рукописи. Выполнение исследований в течение столь длительного времени было бы невозможным без постоянного участия в полевых сборах и камеральной обработке материала всех членов моей семьи – супруга, детей и родителей, которым я выражаю искреннюю признательность.

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов и подтверждает, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. [*Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Y.* Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission // Eurasian Soil Science. 2017. V. 50. № 8. P. 977–990.]
2. *Douay F., Pruvot C., Waterlot C.* et al. Contamination of woody habitat soils around a former lead smelter in the North of France // Sci. Tot. Environ. 2009. V. 407. № 21. P. 5564–5577.
3. *Fritsch C., Coeurdassier M., Giraudoux P.* et al. Spatially explicit analysis of metal transfer to biota: influence of soil contamination and landscape // PLoS ONE. 2011. V. 6. № 5. e20682
4. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458. [*Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E.* Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Rus. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]
5. *Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е.* Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2019. № 2. С. 133–148. [*Vorobeichik E.L., Ermakov A.I., Grebennikov M.E.* Initial stages of recovery of soil macrofauna communities after reduction of emissions from a copper smelter // Rus. J. Ecol. 2019. V. 50. № 2. P. 146–160. doi 10.1134/S1067413619020115]
6. *Копцик Г.Н., Копцик С.В., Смирнова Н.Е.* и др. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктике // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77. № 2. С. 145–163.
7. *Лянгузова И.В., Мазная Е.А.* Динамические тренды популяций *Vaccinium myrtillus* L. в зоне воздействия медно-никелевого комбината: результаты 20-летнего мониторинга // Экология. 2012. № 4. 261–269.
8. *Катаев Г.Д.* Оценка состояния сообществ млекопитающих северо-таежных экосистем в окрестностях предприятия по производству никеля // Экология. 2005. № 6. С. 460–465. [*Kataev G.D.* The state of the small mammal community of boreal forest ecosystems in the vicinity of a nickel-smelting plant // Rus. J. Ecol. 2005. V. 36. № 6. P. 421–426.]
9. *Катаев Г.Д.* Мониторинг населения мелких млекопитающих северной тайги Фенноскандии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 3. С. 3–10.
10. *Катаев Г.Д.* Воздействие выбросов медно-никелевого предприятия на состояние популяций и сообществ мелких млекопитающих Кольского полуострова // Заповедная наука. 2017. Т. 2. Вып. 2. С. 19–27.
11. *Мухачева С.В.* Многолетняя динамика тяжелых металлов в корме и организме особей рыжей полевки в период снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 6. С. 461–471.

[*Mukhacheva S.V.* Long-term dynamics of heavy metal concentrations in the food and liver of bank voles (*Myodes glareolus*) in the period of reduction of emissions from a copper smelter// Rus. J. Ecol. 2017. V. 48. № 6. P. 559–568. doi 10.1134/S1067413617060078]

12. *Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В.* и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? // Докл. РАН. 2014. Т. 458. № 6. С. 721–725.
13. *Черненькова Т.В., Бочкарев Ю.Н.* Динамика еловых насаждений Кольского Севера в условиях воздействия природно-антропогенных факторов среды // Журн. общ. биол. 2013. Т.74. № 4. С. 283–303.
14. *Camizuli E., Scheifer R., Garnier S.* et al. Trace metals from historical mining sites and past metallurgical activity remain bioavailable to wildlife today // Sci. Rep. 2018. № 8. P. 3436.
15. *Juknys R., Vencloviene J., Stravinskiene V.* et al. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growth and condition in a polluted environment: from decline to recovery // Environ. Pollut. 2003. V. 125. № 2. P. 205–212.
16. *Tête N., Durfort M., Rieffel D.* et al. Histopathology related to cadmium and lead bioaccumulation in chronically exposed wood mice, *Apodemus sylvaticus*, around a former smelter // Sci. Tot. Environ. 2014. V. 481. P. 167–177.
17. *Berglund Å.M., Rainio M.J., Eeva T.* Decreased metal accumulation in passerines as a result of reduces emissions // Environ. Toxicol. Chem. 2012. V. 31. P. 1–7.
18. *Berglund Å.M., Nyholm N.* Slow improvements of metal exposure, health- and breeding conditions of pied flycatchers after decreased industrial heavy metal emissions // Sci. Tot. Environ. 2011. V. 409. № 20. P. 4326–4334.
19. *Вольперт Я.Л., Сапожников Г.В.* Реакция населения мелких млекопитающих при различных формах техногенных воздействий на арктические ландшафты // Экология. 1998. № 2. С. 133–138.
20. *Моисеенко Т.И.* Эволюция биогеохимических циклов в современных условиях антропогенных нагрузок: пределы воздействия // Геохимия. 2017. № 10. С. 841–862.
21. *Sheffield S.R., Sawicka-Kapusta K., Cohen J.B.* et al. Rodentia and Lagomorpha // Ecotoxicology of Wild Mammals / Shore R.F., Rattner B.A. Eds. Wiley: Chichester et al., 2001. P. 215–314.
22. *Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. 1. Сообщества // Усп. совр. биол. 1998. Т. 118. Вып. 5. С. 613–622.
23. *Мухачева С.В., Давыдова Ю.А., Кшнясев И.А.* Реакция населения мелких млекопитающих на загрязнение среды выбросами медеплавильного производства // Экология. 2010. № 6. С. 452–458. [*Mukhacheva S.V., Davydova Yu.A., Kshnyasev I.A.* Responses of small mammal community to environmental pollution by emissions from a copper smelter // Rus. J. Ecol. 2010. V.41. № 6. P. 513–518. doi 10.1134/S1067413610060081]
24. *Мухачева С.В., Давыдова Ю.А., Воробейчик Е.Л.* Роль гетерогенности среды в сохранении разнообразия мелких млекопитающих в условиях сильного промышленного загрязнения // Докл. РАН. Сер. биологич. 2012. Т. 447. № 1. С. 106–109.
25. *Мухачева С.В.* Изменение структуры и численности населения мелких млекопитающих в зоне действия предприятия “Норильский никель” (Харьявалта, Финляндия) // Междунар. журн. прикл. и фунд. исслед. 2013. № 8. С. 145–148.
26. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Gilyazov A.S., Kataev G.D.* Contaminated zone around a nickel-copper smelter: a death trap for birds and mammals? // Trend in biodiversity research. New York: Nova Science, 2005. P. 81–101.
27. *Fritch C., Cosson R.P., Cocurdassier M.* et al. Responses of wild small mammals to a pollution gradient: host factors influence metal and metallothionein levels // Environ. Pollut. 2010. V. 158. P.827–840.
28. *Pankakoski E., Koivisto I., Hyvärinen H., Terhivuo J.* Shrews as indicators of heavy metal pollution // Advances in the biology of Shrews. Carnegie Museum of Natural History Special Publication, 1994. P. 137–149.
29. *Давыдова Ю.А., Мухачева С.В.* Промышленное загрязнение не увеличивает частоту нефропатологий у рыжей полевки // Экология. 2014. № 4. С. 278–286. [*Davydova Y.A., Mukhacheva S.V.* Industrial pollution does not cause in increased incidence of nephropathies in the bank vole // Rus. J. Ecol. 2014. V. 45. № 4. P. 282–290. doi 10.1134/S1067413614040043]
30. *Тарахтий Э.А., Мухачева С.В.* Химическое и радиационное загрязнение природной среды: эффекты в клетках системы крови мелких млекопитающих // Радиобиология. 2018. Т. 58. № 3. С. 293–304.
31. *Ялковская Л.Э., Фоминых М.А., Мухачева С.В.* и др. Флуктуирующая асимметрия краниальных структур грызунов в градиенте промышленного загрязнения // Экология. 2016. № 3. С. 213–220. [*Yalkovskaya L.E., Fominykh M.A., Mukhacheva S.V.* et al. Fluctuating Asymmetry of Rodent Cranial Structures in an Industrial Pollution Gradient // Rus. J. Ecol. 2016. V. 47. № 3. P. 281–288. doi 10.1134/S1067413616030176]
32. *Gileva E.A., Rakitin S.B., Fokin M.V.* et al. Microsatellite DNA variation in ural bank vole population // Rus. J. Ecol. 2008. V. 39. № 7. P. 86–89.
33. *Sánchez-Chardi A., Marques C.C., Gabriel S.I.* et al. Haematology, genotoxicity, enzymatic activity and histopathology as biomarkers of metal pollution in the shrew *Crocidura russula* // Environ. Pollut. 2008. V. 156. P. 1332–1339.
34. *Мухачева С.В.* Особенности пространственно-временного размещения населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 2007. № 3. С. 178–184. [*Mukhacheva S.V.* Spatiotemporal population structure of the bank vole in a gradient of technogenic environmental pollution // Rus. J. Ecol. 2007. V. 38. № 3. P. 161–167. doi 10.1134/S1067413607030034]
35. *Tomaskova L., Bejček V., Sedlaček F.* et al. Population biology of shrews (*Sorex araneus* and *Sorex minutus*) from a polluted area in central Europe // Advances in the Biology of Shrews II. New York, 2005. P. 189–198.
36. *Korkina I.N., Vorobeichik E.L.* Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution // Appl. Soil Ecol. 2018. V. 123. P. 455–463.

37. *Воробейчик Е.Л., Нестеркова Д.В.* Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // Экология. 2015. № 4. С. 308–312. [*Vorobeichik E.L., Nesterkova D.V.* Technogenic boundary of the mole distribution in the region of copper smelter impacts: Shift after reduction of emissions // Rus. J. Ecol. 2015. V. 46. № 4. P. 377–380. doi: 10.1134/S1067413615040165]
38. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impact of point polluters on terrestrial biota. Comparative analysis of 18 contaminated areas. Springer, 2009. 500 p.
39. *Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1994. 280 с.
40. *Громов И.М., Ербаева М.А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 320 с.
41. *Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб.: ЗИН РАН, 2014. 321 с.
42. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 3-rd ed. / Ed. Wilson D.E., Reeder D.M. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. (2 vols.), 2142 p.
43. *Hammer Ø., Harper D.A.T.* Paleontological data analysis. Blackwell, 2020, 125 p.
44. *Carver R.* Practical data analysis with JMP. Cary, NC: SAS Institute, 2014, 232 p.
45. *Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г.* Трансформация населения млекопитающих при техногенном преобразовании природных ландшафтов Арктики и Субарктики // Изв. РАН. Сер. биологич. 2020. № 2. С. 213–223.
46. *Сергазинова З.М., Дупал Т.А., Литвинов Ю.Н.* и др. Воздействие выбросов алюминиевого производства в Северном Казахстане на видовую структуру и характер накопления фтора у мелких млекопитающих // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 60–74.
47. *Воробейчик Е.Л., Козлов М.В.* Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // Экология. 2012. № 2. С. 83–91. [*Vorobeichik E.L., Kozlov M.V.* Impact of point polluters on terrestrial ecosystems: Methodology of research, experimental design, and typical errors // Rus. J. Ecol. 2012. V. 43. № 2. P. 89–96. doi 10.1134/S1067413612020166]
48. *Степанов А.М., Кабиров Р.Р., Черненькова Т.В.* и др. Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги. М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.
49. *Истомин А.В.* Влияние нарушений на видовое разнообразие мышевидных грызунов в южной тайге // Видовое разнообразие млекопитающих в трансформированных экосистемах. Киев, 1992. С. 29–40.
50. *Canova L., Fasola M.* Communities of small mammals in six biotopes of northern Italy // Acta Theriol. 1991. V. 36. № 1–2. P. 73–86.
51. *Мухачева С.В., Лукьянов О.А.* Миграционная подвижность населения рыжей полевки в градиенте техногенных факторов // Экология. 1997. № 1. С. 34–39.

*ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 1, с. 77–80*

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

*УДК 598.115.33/591.3.5*

# ВНЕСЕЗОННАЯ ОТКЛАДКА ЯИЦ У ЗАКАВКАЗСКОЙ ГЮРЗЫ *MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA* (REPTILIA: SERPENTES: VIPERIDAE) – ЭТО СПЕРМОАДАПТАЦИЯ ИЛИ ЭМБРИОАДАПТАЦИЯ?

**© 2021 г. Т. М. Искендеров***

*Институт зоологии НАН Азербайджана, AZ-1004, Баку, ул. А. Аббасзаде, проезд 1128, квартал 504*

**e-mail: tavakkul@zoology.science.az*

Поступила в редакцию 01.10.2019 г.
После доработки 11.01.2020 г.
Принята к публикации 04.02.2020 г.

*Ключевые слова:* закавказская гюрза, повторное спаривание, хранение спермы, оплодотворение, откладка яиц, эмбриональная диапауза, адаптивное значение

**DOI:** 10.31857/S0367059721010054

Изучение адаптивных особенностей репродуктивной деятельности рептилий имеет большое значение для познания их эволюции. В процессе эволюции у рептилий появились разные способы и стратегии размножения, благодаря которым они смогли освоить разные экологические среды на суше.

В литературе нередко обсуждаются адаптивные особенности размножения разных видов рептилий, в том числе способность длительного хранения спермы в половых путях самки, наличие эмбриональной диапаузы и возможные механизмы этих репродуктивных явлений [1–7]. Длительное хранение сперматозоидов в половых путях самки характерно для многих позвоночных [1, 2], а также многих видов рептилий [2, 3]. Например, в работе [4] обсуждается репродуктивная биология некоторых видов семейства Viperidae юго-восточной Бразилии, в которой указывается, что спаривание не происходит синхронно с овуляцией и хранение спермы является обязательным компонентом репродуктивного цикла. Отмечается также о наличии эмбриональной диапаузы у некоторых видов рептилий [5–7]. Выдвигается гипотеза о том, что под воздействием внешней среды срабатывает особый механизм материнского организма, и эмбриональное развитие временно останавливается. Например, было доказано [7], что у черепах *in vitro* прекращением подачи кислорода развивающему зародышу его развитие временно приостанавливается. Способность временно приостанавливать эмбриональное развитие является важной репродуктивной стратегией в размножении яйцекладущих рептилий, у которых после откладки яиц отсутствует забота о потомстве [6, 7].

Биологию размножения закавказской гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832) изучали многие авторы [8–10], однако репродуктивные адаптивные особенности рассматривались редко [10, 11]. Закавказская гюрза является яйцекладущим видом, и стратегия ее размножения заключается в том, что на определенной стадии эмбрионального развития яйца откладываются наружу и следующий этап эмбриогенеза до вывода детенышей протекает во внешней среде.

Как подвид, обитающий в умеренно теплом климате, в отличие от тропических и субтропических видов цикл размножения у закавказской гюрзы сезонный: начинается со спаривания весной (апрель–май) сразу после зимовки, продолжается откладкой яиц летом (июнь–июль) и завершается появлением выводков в июле–августе. В зависимости от климатических условий года сроки наступления указанных репродуктивных фаз могут варьировать в пределах 0.5–1.0 мес. Вместе с тем в репродуктивной деятельности гюрзы наблюдаются явления, которые не характерны для ее размножения. К таким явлениям относятся выявленные нами случаи внесезонной откладки яиц, а также повторное спаривание. Повторное спаривание закавказской гюрзы в осенний период отмечается и в литературе, причем указывается, что в этот период самцы имеют вполне активные сперматозоиды [1, 2]. Случаи повторной откладки яиц у гюрзы неоднократно наблюдались нами во время полевых и стационарных исследований.

Цель настоящей работы – рассмотрение и обсуждение следующих вопросов: Чем заканчивается повторное спаривание гюрзы в природе, приводит ли оно к появлению нового поколения в том же году размножения? Чем объясняется откладка яиц вне сезона размножения и в чем заключается адаптивное значение этих репродуктивных явлений?

Для изучения биологии размножения и разведения исследовали репродуктивную деятельность закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtuse*

Dwigubsky, 1832) в осенний период (октябрь–ноябрь) в природе (Гобустанское плато), а также в неволе. Для проведения наблюдений в неволе были отловлены взрослые самки в разные годы и в разных количествах (всего 57 экз.). Отловленных самок содержали в серпентариях Центра "Зоотоксины" Минздрава Азербайджанской Республики, в клетках группами по 3–4 особи при температуре 29–31°C. Для кормления змей использовались белые лабораторные мыши (18–20 г), суточные цыплята (30–35 г), домовые воробьи (*Passer domesticus*). Наблюдения за репродуктивной активностью самок проводили вне сезона размножения.

**Повторное (осеннее) спаривание или попытка к повторному размножению.** Как сказано выше, в репродуктивной деятельности гюрзы встречаются случаи повторного спаривания. Однако количество повторных (осенних) спариваний или попыток к спариванию среди наблюдаемых нами особей очень низкое (1–2%), тогда как в летний период встречаемость спаривающихся пар составляла 15–20%.

Однопиковый цикл размножения современной гюрзы является результатом ее адаптации к условиям среды обитания с умеренным климатом и возник в процессе эволюции. В естественных условиях после повторного осеннего спаривания дальнейшее развитие оплодотворенных яйцеклеток, откладка яиц, а также их дальнейшая естественная инкубация во внешней среде возможны лишь при наличии оптимальных температурных условий (25–30°C). Однако климатические условия для Южного Кавказа в осенний период в природе относительно прохладные – температура снижается до 18–20 (днем) и 12–14°C (ночью), что неблагоприятно для естественной инкубации яиц гюрзы. Змеи в это время начинают готовиться к зимней спячке. Поэтому нет оснований рассматривать повторное спаривание современной гюрзы как начало повторного размножения. Это можно рассматривать лишь как попытку к повторному размножению, что, видимо, является проявлением своего рода "генетической памяти" о способах размножения своих недавних предков. Ведь в начале географического формирования (верхний миоцен) климат Южного Кавказа, в том числе и Азербайджана, был тропическим, с преобладанием ландшафтов саванн [2]. По-видимому, близкие предки современных рептилий закавказского региона, в том числе гюрзы, вели иной образ жизни и сохраняли активность в течение всего года, поэтому были способны к вторичному размножению. Однако изменение климатических условий в регионе, появление цикличности в образе жизни (зимняя спячка и активная фаза) привели соответственно к новым приспособительным особенностям в размножении современных рептилий, в том числе закавказской гюрзы, в результате чего они потеряли способность к повторному размножению. Повторное спаривание, приняв адаптивный характер, видимо, частично сохранилось и может играть определенную роль в репродуктивной деятельности современной гюрзы. По-видимому, оно может быть оценено как способ для обеспечения самок материалом спермы, который в следующем сезоне используется для размножения без участия самцов.

**Откладка яиц вне сезона размножения.** В процессе исследования некоторые самки закавказской гюрзы, отловленные осенью и содержащиеся при благоприятных условиях в неволе без самцов, зимой откладывали нормальные яйца с развитыми эмбрионами. Из 57 самок, пойманных в разные годы осенью (октябрь–ноябрь) и содержащихся в неволе при благоприятных температурных условиях, 10 экз. (17.5%) в зимние месяцы (декабрь–февраль) откладывали яйца с развитыми эмбрионами (всего 67 яиц): 1 самка в 1983 г. – 3 шт.; 2 самки в 1985 г. – 18 шт.; 4 самки в 1995 г. – 24 шт.; 2 самки в 2000 г. – 14 шт.; 1 самка в 2014 г. – 8 шт. Количество яиц в кладках варьировало в пределах 3–8 шт. В момент откладки были сняты морфометрические показатели яиц и определены стадии развития эмбрионов к моменту откладки. По морфометрическим признакам яйца, отложенные вне сезона размножения, статистически значимо не отличались от нормальных кладок летнего периода ($P > 0.05$): количество яиц в кладках, их вес и размеры были почти идентичными (см. табл. 1). По критериям уровня эмбрионального развития гюрзы [3] были определены стадии развития эмбрионов к моменту откладки яиц: они находились, как и в летний сезон, на стадиях образования зачатка языка (см. рис. 1). Эти яйца в дальнейшем были успешно инкубированы и получены полноценные жизнеспособные выводки.

Как указано выше, процентное соотношение количества самок, которые откладывали зимой яйца, было невысоким – всего 17.5%, но это значительно выше, чем количество повторных (осенних) спариваний (1–2%). Следовательно, в зимних оплодотворениях яйцеклеток участвовали не только материалы спермы осеннего спаривания, но и сперма, хранившаяся в половых путях самки от предыдущего спаривания. Откладка в неволе полноценных яиц в зимние месяцы дает основание предполагать, что самки были отловлены беременными или забеременели в неволе. Таким образом, для объяснения внесезонной откладки яиц в неволе теоретически можно рассматривать две версии.

Первая версия заключается в том, что в природе осенью после повторного спаривания происходит оплодотворение яйцеклеток. Однако из-за отсутствия благоприятных температурных условий во внешней среде развитие оплодотворенных яйцеклеток приостанавливается, и яйцеклетки переходят в состояние эмбриональной диапаузы. В природе оплодотворенные яйцеклетки, находясь в яйцеводах самки, переживают зимовку в состоянии диапаузы, и только в следующем сезоне

**Таблица 1.** Количество и параметры яиц закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*), отложенных в сезон (лето) и вне сезона (зима) размножения

| Время размножения | Кол-во яиц в кладке, шт. | Масса яиц, г | | Длина яиц, мм | | Ширина яиц, мм | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | min–max | $M \pm m$ | min–max | $M \pm m$ | min–max | $M \pm m$ |
| В сезон размножения (лето) | 6 | 17.5–20.5 | 19.1 ± 0.9 | 38.2–46.0 | 40.6 ± 1.1 | 26.0–31.5 | 28.7 ± 0.6 |
| | 8 | 15.7–19.0 | 17.2 ± 0.6 | 36.0–43.3 | 39.4 ± 0.8 | 21.5 –27.0 | 24.4 ± 0.8 |
| | 12 | 14.5–17.5 | 16.4 ± 0.7 | 35.5–41.4 | 38.8 ± 0.9 | 20.5–26.4 | 22.9 ± 0.5 |
| | 5 | 21.0–25.5 | 23.1 ± 1.8 | 44.3–52.5 | 48.2 ± 1.8 | 26.8–33.0 | 30.0 ± 1.3 |
| | 4 | 24.1–28.4 | 25.6 ± 2.1 | 48.2–54.2 | 50.1 ± 2.1 | 28.0–33.5 | 32.8 ± 1.9 |
| | 11 | 16.3–20.1 | 18.3 ± 1.2 | 31.7–40.2 | 36.4 ± 2.8 | 21.5 –27.0 | 24.6 ± 0.9 |
| | 14 | 15.3–18.5 | 17.9 ± 0.9 | 34.4–39.4 | 37.5 ± 1.9 | 20.9–28.4 | 23.8 ± 1.1 |
| | 6 | 18.1–22.4 | 20.8 ± 1.3 | 45.1–53.3 | 48.2 ± 1.2 | 27.8–34.0 | 29.4 ± 1.3 |
| | 8 | 14.8–18.1 | 16.7 ± 1.7 | 36.4–39.3 | 38.6 ± 1.8 | 21.8–27.6 | 23.4 ± 1.3 |
| **Всего** | **8.6 ± 3.4** | **14.5–28.4** | **19.8 ± 2.1** | **31.7–54.2** | **42.4 ± 2.6** | **20.5–34.0** | **27.1 ± 1.4** |
| Вне сезона размножения (зима) | 7 | 19.5–22.8 | 21.5 ± 0.5 | 40.5–43.0 | 41.3 ± 0.7 | 28.4–31.1 | 29.0 ± 0.5 |
| | 9 | 18.3–22.3 | 19.5 ± 0.9 | 38.7–41.5 | 40.1 ± 0.8 | 24.5–27.5 | 25.6 ± 0.7 |
| | 6 | 21.1–24.2 | 22.4 ± 0.7 | 42.5–46.0 | 43.7 ± 0.9 | 29.0–32.7 | 30.8 ± 1.1 |
| | 6 | 20.5–21.8 | 21.0 ± 0.6 | 41.9–43.1 | 42.6 ± 1.0 | 30.2–31.8 | 31.1 ± 0.4 |
| | 8 | 13.8–17.1 | 15.7 ± 1.7 | 35.4–39.3 | 37.6 ± 1.8 | 22.1–27.6 | 25.1 ± 1.3 |
| **Всего** | **7.8 ± 2.7** | **13.8–24.2** | **19.8 ± 1.8** | **35.4–46.0** | **42.1 ± 2.4** | **22.1–32.7** | **27.8 ± 1.9** |

размножения, с наступлением благоприятных внешних условий, возобновляют свое развитие. В эксперименте благоприятные условия были созданы в неволе путем нивелирования искусственных условий содержания. В обоих случаях с возникновением благоприятных внешних условий эмбриональное развитие яйцеклеток восстанавливалось и продолжался процесс подготовки яиц к откладке.

Таким образом, внесезонная откладка яиц дает основание предполагать, что в репродуктивной деятельности закавказской гюрзы существует эмбриональная диапауза, которую можно рассматривать как специфическую форму репродуктивного приспособления (эмбриоадаптация) к условиям среды обитания, возникшую в процессе эволюции вида.

Вторая версия заключается в том, что в неволе происходит оплодотворение яйцеклеток, созревших раньше времени, сперматозоидами, сохраненными в стенках яйцеводов самки в состоянии покоя. В природных условиях у гюрзы созревание ооцитов и появление готовых к оплодотворению яйцеклеток происходят весной. Однако содержание самок в неволе при благоприятных температурных условиях в зимние время ооциты созревают раньше. Возможно, этому способствует и достаточно высокая пищевая активность гюрз в неволе. Активное питание приводит к увеличению количества питательных веществ и гормонов в крови, необходимых для активизации репродуктивной деятельности, в результате чего созревание ооцитов ускоряется. Таким образом,

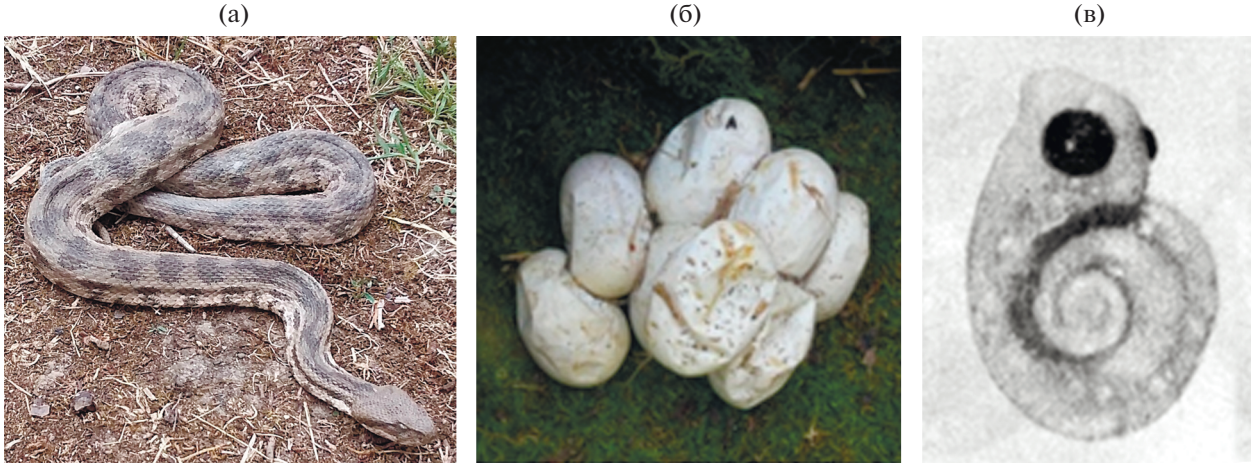



**Рис. 1.** Закавказская гюрза *Macrovipera lebetina obtusa* (а), ее кладка (б) и эмбрион в день откладки яиц на стадии образования зачатка языка (в).

сперматозоиды, сохраненные в половых путях самки, в зимние время оплодотворяют яйцеклетки, и в дальнейшем происходит откладка яиц (спермоадаптация).

Способность самки сохранять сперму долгое время в яйцеводах (спермоадаптация), как и эмбриональную диапаузу (эмбриоадаптация), можно рассматривать как одну из специфических форм репродуктивного приспособления гюрзы к условиям среды обитания. Эти репродуктивные приспособления возникли в процессе эволюции вида и служат сохранению численности и выживанию вида.

Несомненно, для аргументированного объяснения изложенных выше вопросов о репродуктивных особенностях закавказской гюрзы (эмбриоадаптация или спермоадаптация) и познания их механизма требуются исследования разных уровней, включая цито-гистологические и клеточно-молекулярные. Вместе с тем выдвинутые версии причин внесезонных откладок яиц у гюрзы могут служить стимулом для проведения более глубоких исследований, которые позволят выявить биохимический и молекулярный характер изменения сезонной активности репродуктивных органов (яичники и семенники), а также их продуктов (половые клетки и оплодотворенная клетка), раскрыть механизм адаптивных процессов в размножение рептилии.

## ВЫВОДЫ

1. Закавказская гюрза (*Macrovipera lebetina obtusa*), характеризующаяся однопиковым циклом размножения, иногда осенью повторно спаривается, и в этот период самцы гюрзы в половых путях имеют вполне активные сперматозоиды. Материалы спермы могут долго храниться благополучно в половых путях самки (спермоадаптация).

2. После осеннего спаривания оплодотворенные яйцеклетки, из-за отсутствия благоприятных погодных условий, переходят в состояние эмбриональной диапаузы, восстанавливая свое развитие при возникновении оптимальных условий (эмбриоадаптация).

3. Адаптивное значение спермо- и эмбриоадаптаций заключается в увеличении репродуктивного потенциала вида, поскольку позволяют самкам гюрзы в следующем сезоне размножения выводить поколение без участия самцов. Благодаря этим репродуктивным способностям поддерживается численность особей в популяциях, тем самым обеспечивается выживание вида.

4. Репродуктивные особенности, несомненно, управляются особыми механизмами материнского организма, которые происходят в зависимости от благополучности экологического и физиологического состояний самок. Однако для раскрытия этих механизмов необходимо проведение ряда гистологических и биохимических исследований, изучение молекулярных и биохимических основ функционирования репродуктивных органов, их сезонной активности.

5. Указанные репродуктивные особенности открывает новые перспективы в решении проблем воспроизводства закавказской гюрзы в неволе, что может способствовать развитию дальнейших экспериментальных исследований по изучению вопросов размножения рептилий в неволе.

Автор выражает глубокую признательность за ценные советы и помощь при подготовке статьи для публикации заместителю директора по научно-исследовательской работе “Сочинского национального парка” докт. биол. наук Б.С. Туниеву, ведущему научному сотруднику Института зоологии НАН Азербайджана канд. биол. наук Н.Э. Новрузову, а также уважаемым рецензентам.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Максудов Г.Ю.* Длительное переживание сперматозоидов в половых путях самок позвоночных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. 26 с.
2. *Holt W.V.* Mechanisms of sperm storage in the female reproductive tract: an interspecies comparison // Reproduction in domestic animals. 2011. V. 46. Append. 2. Special issue: SI. P. 68–74.
3. *Barras Veronica A., Rojas Claudio A., Almeida-Santos Selma M.* Coupling plugs and male sperm storage in *Bothrops cotiara* (Serpentes, Viperidae) // Herpetological J. 2017. V. 27. Issue 1. P. 115–119.
4. *Almeida-Santos Selma Maria, Barros Veronica Alberto, Rojas Claudio Auqusto* et al. Reproductive Biology of the Brazilian Lancehead, *Bothrops moojeni* (Serpentes, Viperidae), from the State of Sao Paulo, Southeastern Brazil // South Americ. J. of Herpetology. 2017. V. 12(2). P. 174–181.
5. *Anthony R. Rafferty, Richard D. Reina.* Arrested embrionic development: a review of strategies to delay hatching in egg-laying reptilies // Proc. R. Soc. B. 2012. V. 279. P. 2299–2308.
6. *Anthony R. Rafferty, Roger G. Evans, T. Franciscus Scheelings, Richard D. Reina.* Limited oxygen availability in utero may constrain the evolution of live birth in reptiles // The Amer. Natur. 2013. V. 181. № 2. P. 245–253.
7. *Fordham D., Georges A., Corey B.* Compensation for inundation-induced embryonic diapause in a freshwater turtle: achieving predictability in the face of environmental stochasticity: Issue Functional Ecology. 2006. V. 20. Issue 4. P. 670–677.
8. *Алиев Т.Р.* Ядовитые змеи Азербайджана (эколого-фаунистические исследования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1974. 21 с.
9. *Алекперов А.М.* Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Изд-во “Элм”, 1978. 263 с.
10. *Наджафов Дж.А., Искендеров Т.М.* Особенности биологии размножения закавказской гюрзы (*Vipera lebetina obtuse* Dw.) // Зоол. журн. 1994. Т. 74. Вып. 6. С. 79–84.
11. *Iskenderov T.M.* Reproductive biology of levant viper (Serpentes: *Macrovipera lebetina obtuse* Dwigubsky, 1832) // International J. of Zoology Studies. 2018. V. 3. Issue 1. P. 142–144.