

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2021

| | |
|--|-----|
| Результат воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ: упорядоченное или случайное исчезновение видов? <i>В. В. Акатов, Т. В. Акатова, Д. Ф. Афанасьев, Т. Г. Ескина, Е. Г. Сушкова, С. Г. Чефранов</i> | 243 |
| Реакция разных тест-объектов на экспериментальное загрязнение почв нефтью <i>С. А. Бузмаков, Д. Н. Андреев, А. В. Назаров, Е. А. Дзюба, И. Е. Шестаков, М. С. Куюкина, А. А. Елькин, Д. О. Егорова, Ю. В. Хотяновская</i> | 254 |
| Влияние антропогенных факторов на способность узкочерепной полевки (<i>Lasiopodomys gregalis</i>) адаптироваться к условиям неволи <i>П. А. Задубровский, А. В. Васина, Е. В. Новикова, Е. Ю. Кондратюк, Л. Л. Мацкало, Е. А. Новиков</i> | 263 |
| Антропогенное воздействие на настоящих тюленей (Carnivora: Phocidae) в устье залива Пильтун (о. Сахалин) <i>П. А. Пермяков, А. М. Трухин</i> | 271 |
| Динамика населения птиц-дуплогнезdnиков в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере среднеуральского медеплавильного завода) <i>Е. А. Бельский, А. Г. Ляхов</i> | 278 |
| Многолетняя динамика зараженности шуки паразитами <i>Triaenophorus crassus</i> и <i>T. nodulosus</i> (Plathelminthes, Cestoda) в Рыбинском водохранилище: влияние гидростроительства и потепления климата <i>А. Е. Жохов, М. Н. Пугачева</i> | 289 |
| Население обыкновенной бурозубки (<i>Sorex araneus</i> , Eulipotyphla) и кормообеспеченность ее местообитаний в экологически контрастной среде <i>Л. Е. Лукьянова, Н. Л. Ухова, О. В. Ухова, Ю. В. Городилова</i> | 298 |

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

| | |
|--|-----|
| Влияние <i>Solidago canadensis</i> на видовое разнообразие фитоценозов Белорусского Полесья <i>А. П. Гусев</i> | 312 |
| Нерезидентная активность бурозубок (<i>Sorex araneus</i> , Eulipotyphla): массовое мечение <i>Е. Б. Григоркина, Г. В. Оленев</i> | 316 |

УДК 581.524.12

РЕЗУЛЬТАТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ДОМИНАНТОВ НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ: УПОРЯДОЧЕННОЕ ИЛИ СЛУЧАЙНОЕ ИСЧЕЗНОВЕНИЕ ВИДОВ?

© 2021 г. В. В. Акатов^{a, *}, Т. В. Акатова^b, Д. Ф. Афанасьев^c, Т. Г. Ескина^b,
Е. Г. Сушкова^c, С. Г. Чефранов^a

^aМайкопский государственный технологический университет, Россия 385000 Майкоп, ул. Первомайская, 191

^bКавказский государственный природный биосферный заповедник, Россия 385000 Майкоп, ул. Советская, 187

^cАзово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“АзНИИРХ”), Россия 344002 Ростов-на-Дону, ул. Береговая, 216

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2020 г.

После доработки 17.01.2021 г.

Принята к публикации 25.01.2021 г.

Рассмотрен вопрос о характере (случайном или упорядоченном) исчезновения видов в растительных сообществах в результате роста участия доминантов. В качестве объектов изучения были выбраны 15 участков сообществ разных типов: прирусловых отмелей рек, лесных полей, степей, субальпийских и альпийских лугов Западного Кавказа, макрофитобентоса Азовского моря. Использованы два подхода: 1-й – данные по пробам биомассы, отобраным с микроучастков сообществ с разным участием доминирующего вида, были сопоставлены с сериями модельных ценозов со случайным распределением видов; 2-й – сравнили группы проб с разным участием доминанта, но благодаря разному числу проб в группах с равной суммарной биомассой сопутствующих видов. В результате хорошо выраженный эффект упорядоченного исчезновения видов был выявлен только на трех участках (с доминированием *Rubus caesius*, *Glycyrrhiza glabra* и *Solidago canadensis*). В остальных случаях распределение видов по микроучасткам с разным участием доминанта имело случайный характер. Это означает, что рост участия доминантов ведет преимущественно к неизбирательному вытеснению других видов.

Ключевые слова: травяные сообщества, макрофитобентос, доминирование, видовое богатство, видовой пул, нулевые модели

DOI: 10.31857/S036705972104003X

Считается, что доминирующие виды существенно ограничивают локальное видовое богатство растительных сообществ, по крайней мере в стабильных продуктивных местообитаниях [1–8], но не ясно, способны ли они влиять на видовое богатство крупных участков растительного покрова, а значит, при усилении их позиций представлять угрозу фитообразию регионов в целом [9, 10]. Сделано предположение [11–13], что это может зависеть от степени различия видов растений по устойчивости к данному фактору. Если преимущества одних видов перед другими выражены хорошо, то рост степени доминирования на микроучастках ценозов будет сопровождаться исключением из них главным образом одних и тех же (менее устойчивых) видов растений (упорядоченное вымирание – [14, 15]), что приведет к их исчезновению на крупных участках сообществ. Если же такие преимущества выражены

слабо, то рост участия доминантов приведет к исключению из микроучастков главным образом разных видов (случайное вымирание – [14, 15]), что не окажет значительного влияния на видовое богатство сообществ в целом (размер их видового пула), хотя снизит встречаемость сопутствующих видов и соответственно может сделать их более уязвимыми к воздействию других факторов, например фитофагов, флуктуаций среды, фрагментации и т.д.

Так преимущественно случайно или упорядоченно исчезают виды растений с микроучастков растительных сообществ при усилении позиции доминантов? На эту проблему обратили внимание лишь в последние годы, а в качестве объектов изучения были использованы в основном чужеродные доминанты и растительные сообщества, наиболее часто подвергающиеся заселению такими видами [2, 9–13, 16]. Мы рассмотрели этот во-

прос на примере фитоценозов разных типов и преимущественно аборигенных доминантов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район и объекты исследования. Район исследования включал предгорье и горные массивы Западного Кавказа (бассейны рек Белая и Абин), западную часть Кубано-Приазовской низменности, мелководный участок Таманского залива Азовского моря. Объектом изучения были выбраны 15 однородных участков растительных сообществ с хорошо выраженным доминированием определенного вида, участие которого тесно связано с видовым богатством на микроплощадках: 1) три участка сообществ альпийских лугов с доминированием *Geranium gymnocaulon*, *Kobresia capillifolia* и *Alchemilla retinervis* (бассейн р. Белой, г. Оштен, 2230–2400 м над ур. м.); 2) три – субальпийских лугов с доминированием *Inula grandiflora*, *Calamagrostis arundinacea* и *Alchemilla persica* (бассейн р. Белой, г. Оштен, 2015–2025 м); 3) четыре – нижнегорных лесных полян с доминированием *Botriochloa ischaemum* и *Calamagrostis epigeios* (бассейн р. Белой, хр. Скалистый, 500 и 797 м), *Solidago canadensis* и *Rubus caesius* (террасы р. Белой, 192 и 204 м); 4) один – горных степей с доминированием *Agropyron pinifolium* (бассейн р. Абин, г. Шизе, 530 м); 5) один – сообщества береговой зоны соленого лимана с доминированием *Glycyrrhiza glabra* (дельта р. Кубань, окрестности хут. Прорвенский, 1 м); 6) два – сообщества старой прирусловой отмели р. Белой с доминированием *Echinochloa crus-galli* и *Setaria viridis* (189 и 196 м); 7) один – макрофитобентос горизонта фотфильной растительности сублиторали Таманского залива Азовского моря с доминированием *Zostera noltei* (глубина 1.0–2.5 м).

В соответствии с полимодельной концепцией Б.М. Миркина [4] сообщества альпийских, субальпийских и нижнегорных лугов могут быть отнесены к CRS-модели организации [4, 17, 18]. Они сформированы в относительно стабильных и продуктивных местообитаниях и характеризуются доминированием многолетних конкурентно мощных видов. Из них *Botriochloa ischaemum* и *Calamagrostis epigeios* хорошо известны своей способностью ограничивать видовое богатство ценозов на небольших участках. Считается, что они сокращают ресурсы и пространство, доступные для других видов, а также ограничивают их проникновение в сообщества путем накопления мощного слоя ветоши [3, 6]. *Agropyron pinifolium* – многолетний злак, стерильные побеги которого образуют плотную дерновину [19]. Чужеродный вид *Solidago canadensis* (родина Северная Америка) способен образовывать густые заросли с плотностью побегов более 300 экз/м². Растение выделяет дитерпеноиды, которые ингибируют рост се-

янцев других видов [20, 21]. *Glycyrrhiza glabra* также образует густые заросли высотой от 0.8 до 1.5 м, а *Rubus caesius* – многолетний полукустарник со стелющимися по субстрату и укореняющимися побегами, формирующими над его поверхностью плотный полог.

Сообщества макрофитобентоса с доминированием высших водных растений (*Zostera noltei*) формируются на песчаных и илистых отложениях в олигосапробных условиях, при относительно невысокой освещенности, испытывают достаточно мощное волновое изреживание. Сообщества прирусловых отмелей рек сформированы на низкопродуктивном субстрате (песок, галька) и характеризуются высокой частотой нарушений. Ценозы обоих типов могут быть отнесены к RS-модели организации. При этом проективное покрытие доминирующих видов в них местами достигает 80–90%.

Методы сбора и анализа фактического материала. В пределах однородных участков наземных сообществ с доминированием определенного вида было заложено по 25–30 площадок размером 0.5 × 0.5 м, в пределах морского участка – 20 таких же площадок. Часть площадок была заложена регулярным способом в виде одной или двух трансект, включающих 10 площадок, другие – сериями по 5–10 шт. на участок. Во втором случае выбирали варианты микроучастков сообществ с высоким и низким проективным покрытием доминирующих видов, которое оценивали визуально. Отобранные с каждой площадки пробы биомассы были разобраны по видам и взвешены. Для каждой пробы были определены степень доминирования (относительная биомасса доминирующего вида – D), сухая биомасса сопутствующих видов (W_s) и число видов (S). Тесноту связи между значениями этих показателей в сериях проб определяли путем расчета коэффициента корреляции рангов Спирмена. Общая характеристика участков сообществ приведена в табл. 1.

Преобладающий характер воздействия (избирательный или неизбирательный) определенного доминанта на сопутствующие виды оценивали на основе двух подходов. В соответствии с первым для каждой серии проб, отобранной на участке растительного сообщества, были сформированы по три серии модельных ценозов со случайным распределением видов. Их построение производилось в среде Excel из пакета Microsoft Office версии 2013. Каждый модельный ценоз представлял собой бинарный вектор размера N (общее число видов, выявленных в пробах соответствующей серии). Каждый элемент вектора принимал значение 1 (присутствие определенного вида) или 0 (его отсутствие). Выбор конкретного значения осуществлялся в соответствии с формулой

Таблица 1. Характеристика участков растительных сообществ

| Доминанты (константные виды) | <i>n</i> | <i>N</i> | $S_{\min}-S_{\max}$ | $D_{\min}-D_{\max}$ | <i>r</i> |
|---|----------|----------|---------------------|---------------------|----------|
| <i>Alchemilla retinervis</i> (<i>Myosotis alpestris</i> , <i>Cirsium simplex</i> , <i>Phleum alpinum</i>) | 25 | 28 | 3–16 | 0.24–0.99 | –0.788 |
| <i>Kobresia capillifolia</i> (<i>Festuca ovina</i> , <i>Carex tristis</i> , <i>Polygonum carneum</i>) | 25 | 28 | 4–14 | 0.23–0.96 | –0.839 |
| <i>Geranium gymnocaulon</i> (<i>Rumex arifolius</i> , <i>Phleum alpinum</i> , <i>Ranunculus caucasicus</i>) | 25 | 43 | 9–23 | 0.13–0.93 | –0.495 |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> (<i>Vicia grossheimii</i> , <i>Betonica macrantha</i>) | 30 | 39 | 5–17 | 0.20–0.94 | –0.565 |
| <i>Inula grandiflora</i> (<i>Chaerophyllum roseum</i> , <i>Campanula latifolia</i> , <i>Poa longifolia</i>) | 30 | 26 | 5–14 | 0.18–0.92 | –0.645 |
| <i>Alchemilla persica</i> (<i>Betonica macrantha</i> , <i>Pimpinella rhodantha</i> , <i>Centaurea abbreviata</i>) | 30 | 58 | 16–32 | 0.21–0.81 | –0.733 |
| <i>Botriochloa ischaemum</i> (<i>Dorycnium intermedium</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Polygala anatolica</i>) | 25 | 48 | 6–17 | 0.23–0.93 | –0.647 |
| <i>Calamagrostis epigeios</i> (<i>Carex tomentosa</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Lathyrus pratensis</i>) | 25 | 31 | 3–14 | 0.30–0.93 | –0.612 |
| <i>Rubus caesius</i> (<i>Poa angustifolia</i> , <i>Calystegia silvatica</i> , <i>Coronilla varia</i>) | 30 | 28 | 4–13 | 0.14–0.98 | –0.630 |
| <i>Solidago canadensis</i> (<i>Elytrigia repens</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Carex contigua</i>) | 25 | 33 | 4–16 | 0.28–0.98 | –0.661 |
| <i>Agropyron pinifolium</i> (<i>Convolvulus cantabrica</i> , <i>Sideritis montana</i> , <i>Allium saxatile</i>) | 30 | 34 | 5–13 | 0.26–0.94 | –0.733 |
| <i>Glycyrrhiza glabra</i> (<i>Elytrigia elongata</i> , <i>Asperula humifusa</i> , <i>Achillea nobilis</i>) | 25 | 18 | 2–11 | 0.34–0.77 | –0.593 |
| <i>Echinochloa crus-galli</i> (<i>Melilotus hirsutus</i> , <i>Setaria viridis</i> , <i>Polygonum persicaria</i>) | 25 | 36 | 2–14 | 0.63–0.99 | –0.616 |
| <i>Setaria viridis</i> (<i>Medicago lupulina</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Melilotus hirsutus</i>) | 25 | 21 | 2–9 | 0.45–0.98 | –0.647 |
| <i>Zostera noltei</i> (<i>Zostera marina</i> , <i>Pneophyllum fragile</i> , <i>Cladophora albida</i>) | 20 | 18 | 2–7 | 0.50–0.99 | –0.602 |

Примечание. *n* – число проб; *N* – общее число видов в серии проб; $S_{\min}-S_{\max}$ – минимальное и максимальное число видов растений на микроучастках 0.25 м² (в пробах); $D_{\min}-D_{\max}$ – минимальное и максимальное значения степени доминирования; *r* – значения коэффициента корреляции рангов Спирмена между *D* и *S* (все значения статистически значимы на уровне $P < 0.05$). Названия видов сосудистых растений приводятся по А.И. Галушко [35], макроводорослей – согласно глобальной базе данных по таксономии и номенклатуре водорослей AlgaeBase [36].

$$y(x) = \begin{cases} 1, & \text{если } 0 \leq x < Fr, \\ 0, & \text{если } Fr \leq x \leq 1, \end{cases} \quad (1)$$

где *x* – равномерно распределенная случайная величина, а *Fr* – вероятность вида быть обнаруженным в модельном ценозе, равная его фактической встречаемости в соответствующих сериях проб. В качестве *x* использовался встроенный генератор случайных чисел. Генерация повторялась до тех пор, пока не достигалась фиксация 20, 25 или 30 модельных ценозов (в зависимости от размера соответствующей серии природных ценозов) с видовым богатством (числом значений 1) как у соответствующих ценозов природной серии. Каждому модельному ценозу с определенным числом видов задавалась степень доминирования соответствующего фактического ценоза. Таким способом для каждой серии проб были сформированы по три серии модельных ценозов, которые соответствовали им одновременно по структуре встречаемости видов и видовому богатству. При этом в модельных сериях размер видовой пулы у всех ценозов (*N*) независимо от их видового богатства (соответственно степени доминирования) был одним и тем же,

т.е. каждый вид модельной серии независимо от его встречаемости имел шанс быть обнаруженным в любом ценозе.

Поскольку сопутствующие виды растений с низкой устойчивостью к воздействию доминанта не могут иметь высокую встречаемость в сериях проб биомассы, объектом тестирования стали виды со средней и низкой встречаемостью. Мы предположили, что в случае разной устойчивости этих видов к воздействию доминанта и преимущественно упорядоченного их исчезновения в ответ на рост его участия большая часть из них будет встречаться в пробах биомассы с более низкой степенью доминирования (пределы их распространения на градиенте *D* будут расположены преимущественно в области меньших значений), чем это можно было бы ожидать, если бы их распределение по пробам определялось случайными процессами, т.е. как в сериях модельных ценозов. Если распределение видов по пробам определяется случайными процессами, то соотношение числа случаев, когда они были бы обнаружены в пробах с более низким и более высоким участием до-

минанта, чем в модельных ценозах, должно быть близко к 1 : 1.

Сравнение серий природных и модельных ценозов осуществляли в следующей последовательности: 1) пробы каждой серии и соответствующие им модельные ценозы были ранжированы по росту участия доминирующего вида; 2) для каждого сопутствующего вида со средней и низкой встречаемостью (условно менее 0.6) определено наиболее высокое (пороговое) значение степени доминирования в пробах с его присутствием (DM_F) и три аналогичных значения для модельных серий (DM_E); 3) для каждого вида определены три разности между значениями этих показателей ($DM_E - DM_F = \Delta DM$); 4) используя критерий χ^2 , оценена статистическая значимость отклонения соотношения числа положительных и отрицательных значений ΔDM для рассматриваемых видов от 1 : 1. Если данное отклонение оказывалось статистически незначимым, то соотношение положительных и отрицательных значений ΔDM оценивалось только для видов с низкой встречаемостью (менее 0.3).

Для проверки эффективности данного метода мы дополнительно сформировали 48 серий по 25 модельных ценозов. В основу формирования 12 из них был заложен механизм, предполагающий упорядоченное исчезновение видов в ответ на рост степени доминирования: 1) снижение по этой причине видового богатства ценозов (S) сопровождается снижением размера их видового пула (N) условно в 3, 2, 1.5 и 1.25 раза; 2) более крупные пулы полностью включают виды меньших пулов; 3) видовой состав ценозов с заданными значениями S является случайной выборкой из соответствующих им по размеру пулов (N). Максимальные значения N в модельных сериях (18, 31 и 48 видов) соответствовали общему числу видов растений в природных сериях с относительно низким, средним и высоким видовым богатством.

Для определения видового состава ценозов (набора значений 1 и 0 в таблице размером $1 \times N$) использовался генератор случайных чисел, описываемый функцией

$$y(x) = \begin{cases} 1, & \text{если } 0 \leq x < S/N, \\ 0, & \text{если } S/N \leq x \leq 1, \end{cases} \quad (2)$$

где x – равномерно распределенная случайная величина, а S/N – вероятность видов быть обнаруженными в ценозе с заданными значениями S и N . Видовое богатство этих ценозов представляло случайное число, математическое ожидание которого было равно задаваемому значению S . Поскольку каждая конкретная реализация случайной величины могла отличаться от этого значения, генерация повторялась до тех пор, пока не достигалась фиксация 25 модельных ценозов с

видовым богатством (числом значений), равным задаваемому.

Для каждого варианта серии модельных ценозов, сформированных на основе предположения об упорядоченном исчезновении видов в ответ на рост степени доминирования, используя алгоритм, описанный выше (1), были сгенерированы по три серии ценозов со случайным распределением видов. Сравнение серий модельных ценозов, сформированных на основе разных предположений, было выполнено таким же способом, как сравнение природных серий с модельными, т.е. путем анализа значений ΔDM , рассчитанных для видов со встречаемостью менее 0.6.

В основу второго подхода были положены представления энергетической (energy-diversity) гипотезы [22, 23]. В соответствии с ней количество доступной энергии (продуктивность местообитаний) может ограничивать число сосуществующих видов путем лимитирования плотности их особей. Это предполагает, что сообщества со сходной продуктивностью должны характеризоваться близким видовым богатством. В качестве суррогата показателя продуктивности сообществ недревесных видов растений обычно используют надземную сухую биомассу в период ее максимального развития.

Из данной гипотезы также следует, что чем значительнее участие доминирующих видов в формировании фитоценозов, тем меньше ресурсов остается другим (сопутствующим) видам, тем ниже их суммарная биомасса и соответственно меньшее число их особей оказывается на участках, тем ниже видовое богатство сообществ. В случае, если соотношение между участием доминанта и числом сопутствующих видов определяется только данным механизмом (неизбирательное вытеснение видов), вероятность присутствия каждого вида сообщества в группах проб с разным участием этого доминанта, но с равной суммарной биомассой сопутствующих видов (благодаря разному числу проб в группах) должна быть одинаковой. Соответственно соотношение числа видов сообщества, обнаруженных и не обнаруженных в данных группах проб (с низким и высоким участием доминанта) также должно быть примерно одинаковым. Напротив, если часть видов сообщества не способна произрастать на участках с высоким участием доминанта (например, из-за значительного изменения им условий произрастания: сильного затенения, мощного слоя ветоши и т.д.), то число видов, обнаруженных на таких участках, должно быть меньше, а не обнаруженных – больше, чем на участках с низким его участием, но со сходной суммарной биомассой.

Процедура оценки степени правомерности данных предположений включала следующие

Таблица 2. Результаты сопоставления границ распространения видов на градиенте степени доминирования (D) в сериях модельных сообществ, сформированных на основе предположения об упорядоченном исчезновении видов, и в соответствующих им сериях модельных сообществ, сформированных на основе предположения о случайном исчезновении видов

| № | $N_{\max} - N_{\min}$ | $S_{\min} - S_{\max}$ | F | n | Число (доля) случаев | | χ^2 |
|----|-----------------------|-----------------------|------|-----|----------------------|-----------------|----------|
| | | | | | $\Delta DM > 0$ | $\Delta DM < 0$ | |
| 1 | 18–6 | 9–4 | <0.6 | 15 | 28(0.70) | 12(0.30) | 6.40* |
| 2 | 18–9 | 9–4 | <0.3 | 6 | 15(0.94) | 1(0.06) | 12.25* |
| 3 | 18–12 | 9–4 | <0.3 | 7 | 11(0.65) | 6(0.35) | 1.47 |
| 4 | 18–14 | 9–4 | <0.3 | 7 | 13(0.65) | 7(0.35) | 1.80 |
| 5 | 31–11 | 16–8 | <0.6 | 25 | 56(0.85) | 10(0.15) | 32.06* |
| 6 | 31–16 | 16–8 | <0.3 | 11 | 21(0.78) | 6(0.22) | 8.33* |
| 7 | 31–21 | 16–8 | <0.3 | 11 | 21(0.72) | 8(0.28) | 5.83* |
| 8 | 31–25 | 16–8 | <0.3 | 10 | 16(0.57) | 12(0.43) | 0.57 |
| 9 | 48–16 | 25–12 | <0.6 | 40 | 79(0.72) | 30(0.28) | 22.03* |
| 10 | 48–24 | 25–12 | <0.6 | 43 | 74(0.65) | 39(0.35) | 10.84* |
| 11 | 48–32 | 25–12 | <0.6 | 43 | 61(0.64) | 35(0.36) | 7.04* |
| 12 | 48–38 | 25–12 | <0.3 | 9 | 21(0.78) | 6(0.22) | 8.33* |

Примечание. № – номер серии модельных сообществ, сформированных на основе предположения об упорядоченном исчезновении видов; $N_{\max} - N_{\min}$ и $S_{\min} - S_{\max}$ – заданные пределы варьирования размера видовой пулы и видовой богатства сообществ в данной серии (предполагалось, что варьирование размера видовой пулы и видовой богатства обусловлено произвольно заданным ростом степени доминирования от 0.20 до 0.92); F – встречаемость видов; n – число видов с определенной встречаемостью; $\Delta DM = DM_E - DM_{OR}$, где DM_{OR} – наиболее высокое значение степени доминирования в модельных ценозах с присутствием определенного вида, сформированных на основе предположения об упорядоченном исчезновении видов, DM_E – аналогичное значение в сериях модельных ценозов со случайным распределением видов; * – фактические значения χ^2 превышают критические для $P < 0.05$.

действия: 1) для каждого из 15 участков сообществ была сформирована группа из пяти проб биомассы с наиболее низким участием доминанта и для каждой из них определена суммарная биомасса сопутствующих видов; 2) сформирована группа проб с наиболее высоким участием доминанта, в которой суммарная сухая биомасса сопутствующих видов примерно соответствовала значениям этой характеристики в группе проб с низким его участием; 3) соотношение числа видов, обнаруженных и не обнаруженных в пробах с низким участием доминанта, рассматривалось как ожидаемое для проб с высоким его участием. Статистическую значимость различий этих соотношений оценивали с использованием критерия χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из табл. 1, во всех сериях проб биомассы, отобранных на изученных участках растительных сообществ, относительная биомасса доминирующих видов (степень доминирования) и число видов в пробах варьируют в широких пределах. При этом связь между значениями этих характеристик на большинстве участков является высокой и во всех случаях статистически значимой.

Результаты сопоставления границ распространения видов на градиенте степени доминирования

(D) в сериях модельных сообществ, сформированных на основе предположения об упорядоченном исчезновении видов, и в соответствующих им сериях модельных сообществ, сформированных на основе предположения о случайном исчезновении видов, приведены в табл. 2. Из нее следует, что в случае упорядоченного исчезновения видов с ростом участия доминанта большая часть видов со встречаемостью в сериях менее 0.6 или 0.3 обнаруживается в ценозах с более низкой степенью доминирования (в области меньших значений на градиенте D), чем в модельных сериях со случайным распределением видов (т.е. значения ΔDM являются преимущественно положительными). Причем если рост степени доминирования сопровождается трех- или двукратным снижением размера видовой пулы, то данное различие во всех случаях является статистически достоверным для $P < 0.05$; при снижении размера пулы в 1.5 раза – в ценозах с высоким и средним видовым богатством (максимальный размер пулов равен 48 и 31 видам соответственно), в 1.25 раза – только с высоким. Рис. 1 иллюстрирует полученный результат на примере серий модельных ценозов 9–12 (см. табл. 2).

Таким образом, результаты табл. 2 свидетельствуют о том, что если рост участия доминанта ведет к снижению размера видовой пулы более чем

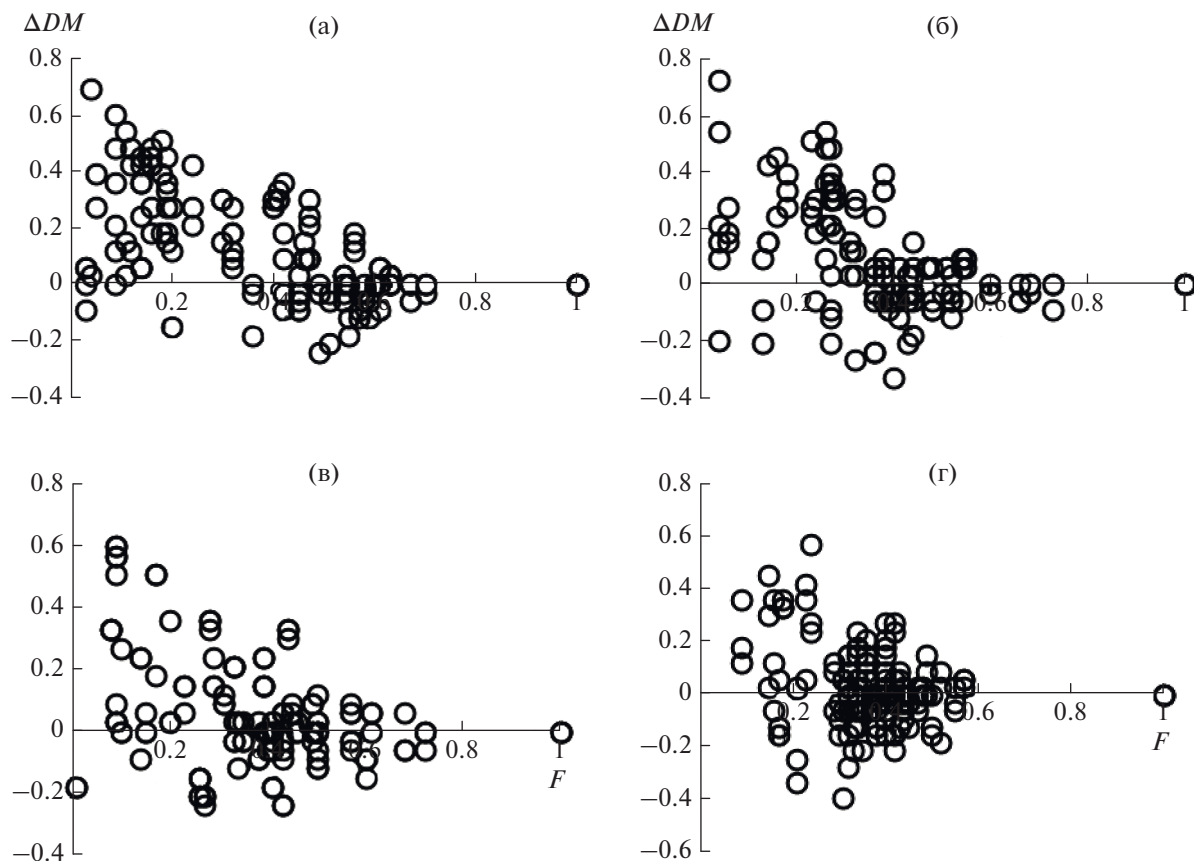


Рис. 1. Соотношение между встречаемостью видов в модельных сериях (F) и значениями показателя ΔDM : $\Delta DM = DM_E - DM_{OR}$, где DM_{OR} — наиболее высокое значение степени доминирования в модельных ценозах с присутствием определенного вида, сформированных на основе предположения об упорядоченном исчезновении видов; DM_E — аналогичное значение в сериях модельных ценозов со случайным распределением видов; а, б, в, г — рост степени доминирования сопровождается снижением размера видового пула в 3, 2, 1.5 и 1.25 раза (серии модельных ценозов 9, 10, 11 и 12 в табл. 2).

в 1.25, 1.5 и 2 раза в ценозах с относительно высоким, средним и низким видовым богатством соответственно, то этот эффект может быть выявлен предложенным способом. Результаты его использования применительно к 15 участкам сообществ с доминированием определенных видов приведены в табл. 3, а в качестве иллюстрации для некоторых из них — на рис. 2. Видно, что в сериях проб с доминированием *Rubus caesius* и *Glycyrrhiza glabra* для видов со встречаемостью менее 0.6, а также с доминированием *Solidago canadensis* для видов со встречаемостью менее 0.3 число положительных значений ΔDM выше, чем отрицательных, причем их соотношение статистически значимо отличается от 1 : 1 ($P < 0.05$).

Похожая ситуация наблюдается на участках альпийских лугов с доминированием *Kobresia capillifolia* и *Geranium gymnocaulon*, а также субальпийских лугов с доминированием *Calamagrostis arundinacea*. Большая часть сопутствующих видов этих сообществ со встречаемостью менее 0.3 обнаруживается в пробах с более низкой степенью до-

минирования, чем в модельных сериях, однако наблюдаемые различия не достоверны для $P < 0.05$. В других сериях проб соотношение положительных и отрицательных значений ΔDM близко к 1 : 1, либо число отрицательных значений этого показателя несколько выше, чем положительных. Чтобы уточнить полученный результат для участков с доминированием *K. capillifolia*, *G. gymnocaulon* и *C. arundinacea*, мы дополнительно сгенерировали для каждого из них еще по три серии модельных ценозов и повторили процедуру тестирования. Однако, несмотря на рост числа ΔDM примерно в два раза, значения χ^2 существенно не изменились. В частности, на участке с доминированием *K. capillifolia* для видов со встречаемостью менее 0.3 число положительных значений ΔDM оказалось равным 56, отрицательных — 39 ($\chi^2 = 3.04$); с доминированием *G. gymnocaulon* — 63 против 50 ($\chi^2 = 1.50$), *C. arundinacea* — 86 против 64 ($\chi^2 = 3.23$).

Таблица 3. Результаты сопоставления границ распространения видов на градиенте роста степени доминирования (D) в сериях проб биомассы и модельных ценозов, сформированных на основе предположения о случайном исчезновении видов

| Доминанты | F | n | Число (доля) случаев | | χ^2 |
|----------------------------------|------|-----|----------------------|-----------------|----------|
| | | | $\Delta DM > 0$ | $\Delta DM < 0$ | |
| <i>Alchemilla retinervis</i> | <0.3 | 18 | 21(0.47) | 24(0.53) | 0.20 |
| <i>Kobresia capillifolia</i> | <0.3 | 20 | 30 (0.63) | 18(0.37) | 3.00 |
| <i>Geranium gymnocaulon</i> | <0.3 | 22 | 31(0.57) | 23(0.43) | 1.19 |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | <0.3 | 29 | 42(0.58) | 30(0.42) | 2.00 |
| <i>Inula grandiflora</i> | <0.3 | 12 | 13(0.48) | 14(0.52) | 0.04 |
| <i>Alchemilla persica</i> | <0.3 | 31 | 45(0.52) | 42(0.48) | 0.10 |
| <i>Botriochloa ischaemum</i> | <0.3 | 31 | 31(0.42) | 43(0.58) | 1.95 |
| <i>Calamagrostis epigeios</i> | <0.3 | 24 | 27(0.50) | 27(0.50) | 0.00 |
| <i>Rubus caesius</i> | <0.6 | 15 | 30(0.73) | 11(0.27) | 8.81* |
| <i>Solidago canadensis</i> | <0.3 | 25 | 40(0.63) | 23(0.37) | 4.59* |
| <i>Agropyron pinifolium</i> | <0.3 | 20 | 25(0.52) | 23(0.48) | 0.08 |
| <i>Glycyrrhiza glabra</i> | <0.6 | 12 | 25(0.76) | 8(0.24) | 8.76* |
| <i>Echinochloa crus-galli</i> | <0.3 | 26 | 26(0.44) | 33(0.56) | 0.83 |
| <i>Setaria viridis</i> | <0.3 | 15 | 17(0.45) | 21(0.55) | 0.42 |
| <i>Zostera noltei</i> | <0.3 | 15 | 13(0.38) | 21(0.62) | 1.88 |

Примечание. F – встречаемость видов в пробах; n – число видов с определенной встречаемостью (менее 0.6 или 0.3); $\Delta DM = DM_E - DM_F$, где DM_F – наиболее высокое значение степени доминирования в пробах с присутствием определенного вида, DM_E – аналогичное значение в сериях модельных ценозов со случайным распределением видов; * – фактические значения χ^2 превышают критические для $P < 0.05$.

В табл. 4 приведены данные о среднем числе сопутствующих видов растений в отдельных пробах и общем числе таких видов в их группах, сформированных на основе двух признаков: 1) существенно разное участие доминанта (наиболее низкое и наиболее высокое); 2) равная суммарная (для групп проб) биомасса сопутствующих видов растений. Группы проб с низким участием доминантов состояли из 5 шт., с высоким участием – 9–18 шт. Как видно из таблицы, среднее число видов в пробах с низким участием доминантов ожидаемо выше, чем с высоким (в 1.4–2 раза). Однако общее число видов в сравниваемых группах проб отличается в меньшей степени и разнонаправленно. Причем только в группах проб с высоким участием *Rubus caesius*, *Glycyrrhiza glabra*, *Solidago canadensis* и *Geranium gymnocaulon* обнаружено значительно меньшее число видов (разница достоверна для $P < 0.05$), чем в соответствующих им группах проб с низким их участием.

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, для оценки характера исчезновения видов в ответ на усиление позиции доминантов мы изучили 15 участков сообществ, сформированных в местообитаниях разных типов. Результаты анализа данных показали, что хорошо выраженный

(выявленный на основе двух подходов) эффект упорядоченного исчезновения видов присутствует только на 3 из 15 участков, а именно с доминированием *Rubus caesius*, *Glycyrrhiza glabra* и *Solidago canadensis*. Это может означать, что такие доминанты избирательно воздействуют на сопутствующие виды растений, и рост их участия может привести к существенному снижению размера видового пула сообществ. Два из них – *S. canadensis* и *G. glabra* – способны образовывать высокие и густые заросли и, по-видимому, вытеснять в первую очередь виды, более уязвимые к изменению светового режима. По мнению М. Hejda et al. [2], именно такие доминанты оказывают наиболее сильное воздействие на другие виды травяных ценозов. Скорее всего, такой же механизм (дифференцированная реакция видов на изменение освещенности) является причиной низкого видового богатства сообществ с сомкнутым пологом *R. caesius*.

Однако во всех остальных сообществах (в том числе с доминированием видов, известных как мощные конкуренты: *Botriochloa ischaemum* и *Calamagrostis epigeios* [3, 6]) сопутствующие виды, по-видимому, слабо отличаются по устойчивости к воздействию рассматриваемого фактора. В результате низкое видовое богатство ценозов с высокой степенью их доминирования является результатом преимущественно случайного, а не

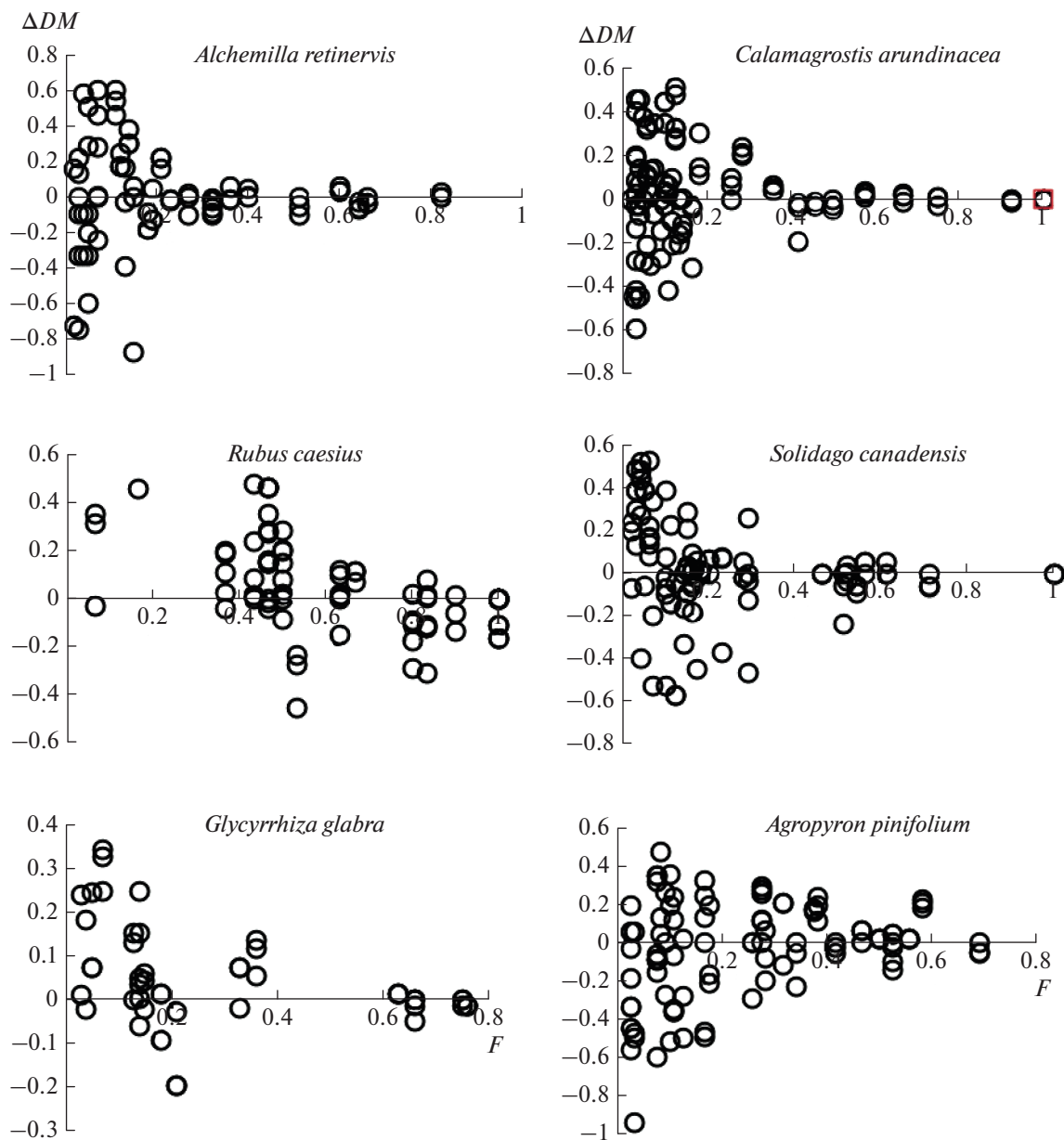


Рис. 2. Соотношение между встречаемостью видов в серии проб биомассы с доминированием определенного вида (F) и значениями показателя ΔDM : $\Delta DM = DM_E - DM_F$, где DM_F – наиболее высокое значение степени доминирования в пробах с присутствием определенного вида; DM_E – аналогичное значение в сериях модельных ценозов со случайным распределением видов.

упорядоченного исчезновения видов. В этом случае сообщества с разным участием доминантов должны характеризоваться примерно одинаковыми по размеру видовыми пулами. Соответственно на небольших участках сообществ с низкой степенью доминирования потенциально может произрастать столько же видов, как и на более крупных участках с высокой степенью доминирования. Таким образом, наши результаты позволяют предположить, что во многих, возможно в большинстве растительных сообществ

разных моделей организации, рост относительного участия доминантов может угрожать многим другим видам только в том случае, если площадь этих сообществ невелика.

Полученные нами данные согласуются с результатами оценки регионального воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ, представленными в ряде других публикаций. В частности, ранее мы сопоставили [24] видовое богатство и размер видового пула древостоев Западного Кавказа с низкой и высокой сте-

Таблица 4. Видовое богатство в группах проб с разным участием доминантов, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов

| Доминанты | N_s | Низкое участие доминанта | | | | | Высокое участие доминанта | | | | |
|----------------------------------|-------|--------------------------|------|-------|------|--------|---------------------------|------|-------|------|--------|
| | | n | D | W_s | S | N'_s | n | D | W_s | S | N'_s |
| <i>Alchemilla retinervis</i> | 27 | 5 | 0.39 | 280.5 | 11.4 | 24 | 17 | 0.85 | 280.8 | 6.8 | 21 |
| <i>Kobresia capillifolia</i> | 27 | 5 | 0.42 | 104.4 | 12.8 | 23 | 16 | 0.83 | 104.2 | 6.7 | 21 |
| <i>Geranium gymnocaulon</i> | 42 | 5 | 0.44 | 169.1 | 19.4 | 35 | 10 | 0.77 | 169.1 | 13.2 | 29* |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | 38 | 5 | 0.25 | 751.2 | 11.6 | 22 | 18 | 0.77 | 751.8 | 8.1 | 28 |
| <i>Inula grandiflora</i> | 25 | 5 | 0.22 | 571.6 | 11.8 | 20 | 13 | 0.74 | 572.8 | 7.8 | 19 |
| <i>Alchemilla persica</i> | 57 | 5 | 0.27 | 340.3 | 28.0 | 49 | 13 | 0.74 | 339.7 | 18.5 | 47 |
| <i>Botriochloa ischaemum</i> | 49 | 5 | 0.37 | 197.4 | 14.4 | 25 | 15 | 0.76 | 198.1 | 10.5 | 43 |
| <i>Calamagrostis epigeios</i> | 30 | 5 | 0.38 | 303.8 | 9.8 | 19 | 13 | 0.79 | 303.2 | 6.2 | 21 |
| <i>Rubus caesius</i> | 27 | 5 | 0.23 | 427.8 | 10.0 | 20 | 10 | 0.78 | 427.2 | 5.5 | 9* |
| <i>Solidago canadensis</i> | 33 | 5 | 0.38 | 317.4 | 12.8 | 27 | 14 | 0.85 | 316.6 | 6.8 | 21* |
| <i>Agropyron pinifolium</i> | 33 | 5 | 0.30 | 230.5 | 11.4 | 24 | 15 | 0.74 | 230.9 | 7.5 | 25 |
| <i>Glycyrrhiza glabra</i> | 17 | 5 | 0.39 | 590.1 | 9.4 | 15 | 9 | 0.72 | 590.9 | 4.7 | 9* |
| <i>Echinochloa crus-galli</i> | 33 | 5 | 0.70 | 30.0 | 8.4 | 18 | 10 | 0.92 | 29.5 | 4.2 | 14 |
| <i>Setaria viridis</i> | 20 | 5 | 0.51 | 48.3 | 6.4 | 14 | 15 | 0.83 | 48.4 | 4.3 | 15 |
| <i>Zostera noltei</i> | 17 | 5 | 0.59 | 16.4 | 5.0 | 9 | 13 | 0.86 | 16.0 | 3.5 | 15 |

Примечание. n – число проб в группах; D – средняя для пробы степень доминирования; W_s – суммарная биомасса сопутствующих видов в группах проб; S – среднее для пробы число видов; N_s – общее число сопутствующих видов в сериях проб; N'_s – число сопутствующих видов, обнаруженных в группах проб с разным участием доминанта; * – соотношение N'_s и $(N_s - N'_s)$ в группах проб с высоким участием доминанта ниже, чем в группах проб с низким его участием, причем это различие статистически значимо (критерий χ^2 , $P < 0.05$).

пенью доминирования. Результаты показали, что первые характеризуются более высоким видовым богатством, чем вторые, при этом размер их видовой пула за некоторым исключением является сходным. Аналогичные выводы были сделаны в ряде обзоров, посвященных воздействию на видовое богатство растительных сообществ чужеродных доминантов [11, 25]. Мета-анализу были подвергнуты данные полевых исследований и экспериментов, выполненных на площадках разного размера. Обнаружено, что такие виды обычно снижают видовое богатство сообществ, но сила этого эффекта ослабевает по мере увеличения пространственного масштаба исследования (размера используемой площадки). Было сделано предположение [11], что это следствие либо неизбирательного воздействия данного фактора на разные виды, либо большей устойчивости к такому воздействию редких видов по сравнению с обычными.

Дополнительно К.Т. Powell et al. [12] сопоставили участки лесных биомов разных типов (штаты Гавайи, Миссури и Флорида, США) с доминированием чужеродных видов растений (проективное покрытие $>90\%$) со сходными по условиям произрастания участками лесов, но с доминированием аборигенных растений, участие которых было ниже.

Воздействие чужеродных и аборигенных видов на биоразнообразии в разном пространственном масштабе оценивали путем сопоставления кривых регрессии “площадь—число видов”. Результаты показали, что сообщества с доминированием чужеродных видов характеризуются относительно низким видовым богатством на небольших участках, но более высокой скоростью накопления видов при увеличении их площади по сравнению с сообществами с доминированием аборигенных видов. В итоге на крупных участках сообществ с доминированием чужеродных и аборигенных видов видовое богатство оказывается близким.

По мнению К.Т. Powell et al., выявленная ими закономерность имеет универсальный характер, с чем, однако, не согласны авторы работ [10, 26]. На основе анализа двух групп данных по лесным, луговым и пустынным ценозам территории Северной Америки (США) они показали [26], что имеет место широкий континуум в соотношении реакции растительных сообществ на воздействие чужеродных доминантов в разном пространственном масштабе. Об этом свидетельствуют и некоторые другие результаты. Например, данные по растительным сообществам Чехии [2] показывают, что внедрение в сообщества чужеродных доминантов, достигающих более высокого по-

крытия, чем аборигенные, ведет к большему или меньшему (в зависимости от вида растения), но примерно пропорциональному снижению их видового богатства на участках разной площади. По мнению D.P. Rijal et al. [27], в растительных сообществах северной Скандинавии с доминированием *Heracleum persicum* (родина – Иран) способны произрастать лишь несколько высокорослых местных видов, что, по-видимому, является результатом избирательного вытеснения им других видов.

Неоднозначность как опубликованных ранее, так и наших результатов может быть вызвана особенностями воздействия тех или иных доминантов на сопутствующие виды растений [9, 28]. В одних случаях это выражается в сокращении ими пространства и ресурсов на микроучастках, в других – в трансформации ими местообитаний путем накопления слоя опада, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы и т.д. Доминанты, способные существенно изменять условия произрастания для других видов, называют эдификаторами [29], в инвазионной экологии – “видами-трансформерами” [9, 28, 30]. Сделано предположение [9], что среди чужеродных видов растений “трансформеры” составляют около 10%. В частности, к ним относится изученный нами *Solidago canadensis* [30]. Однако способность других таких видов избирательно воздействовать на сопутствующие виды растений требует проверки. Например, она не была выявлена у *Acer negundo* – древесного вида североамериканского происхождения, который относят к этой категории (исследование было проведено в урбанизированных лесах г. Екатеринбург) [16].

Кроме того, необходимо учитывать, что результаты воздействия доминирующих видов на крупные участки растительных сообществ могут определяться не только особенностями их биологии (эдификаторными возможностями), но и условиями среды либо особенностью самих сообществ [31–33]. Этот аспект проблемы более актуален для видов, способных доминировать в местообитаниях разных типов, таких, например, как *Botriochloa ischaetum*, *Solidago canadensis* или *Rubus caesius*. Известно также, что местные виды растений более устойчивы к воздействию аборигенных доминантов, чем чужеродных, поскольку имеют длительный период совместного существования [32–34]. В пользу этого представления свидетельствуют и наши результаты, поскольку одним из трех видов, предположительно способных избирательно влиять на другие виды, оказался *Solidago canadensis* – пришелец из Северной Америки. Однако в целом знания об этом также очень ограничены.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных ис-

следований (гранты № 16-04-00228 и 20-04-00364). Мы благодарны профессору М. Рейманеку (M. Rejmánek) за рекомендацию обратить внимание на роль доминантов в ограничении видового богатства на крупных участках растительного покрова и за помощь в поиске публикаций по этой проблеме.

Авторы признательны неизвестным рецензентам за тщательный анализ статьи и рекомендации по ее улучшению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology. 2008. V. 89. № 6. P. 1510–1520.
2. Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities // J. Ecol. 2009. V. 97. P. 3393–3403.
3. Somodi I., Virágh K., Podani J. The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland // Applied Vegetation Science. 2008. V. 11. №. 2. P. 187–194.
4. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
5. Csergő A.M., Demeter L., Turkington R. Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: do dominant species matter? // PLoS ONE. 2013. V. 8. №. 8: e73533.oi:10.1371.
6. Bartha S., Szentes Sz., Horváth A. et al. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // Applied Vegetation Science. 2014. V. 17. № 2. P. 201–213.
7. Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Weger M.J.A. No other species can replace them: evidence for the key role of dominants in an alpine *Festuca varia* grassland // J. of Vegetation Science. 2017. V. 28. P. 674–683.
8. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чепранов С.Г. Связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. 2018. № 4. С. 264–274. [Акатов В.В., Акатова Т.В., Чепранов С.Г. The relationship of dominance and evenness with productivity and species richness in plant communities with different organization models // Russ. J. Ecol. 2018. V. 49. № 4. P. 296–305.]
9. Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // Vegetation Ecology, Second Edition / Eds. van der Maarel E., Chichester J.F. United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 387–424.
10. Rejmánek M., Stohlgren T.J. Scale-dependent impacts of invasive species: a reply to Chase et al. (2015) // Biol. Lett. 2015. V. 11: 20150402. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0402>

11. Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // Amer. J. Bot. 2011. V. 98. № 3. P. 539–548.
12. Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // SCIENCE. 2013. V. 339. P. 316–318.
13. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Степень доминирования и видовое богатство в растительных сообществах с высокой и низкой интенсивностью межвидовой конкуренции // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78. № 4. С. 52–64. [Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Degree of dominance and species richness in plant communities with high and low intensity of interspecies competition // Biol. Bull. Rev. 2018. V. 8. № 5. P. 389–400.]
14. Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L. et al. Extinction and ecosystem function in the marine benthos // Science. 2004. V. 306. P. 1177–1180.
15. Gross K., Cardinale B.J. The functional consequences of random vs. ordered species extinctions // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 409–418.
16. Веселкин Д.В., Дубровин Д.И. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. 2019. № 5. С. 323–331. [Veselkin D.V., Dubrovin D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // Russ. J. Ecol. 2019. V. 50. № 5. P. 413–421.]
17. Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // J. Veg. Sci. 1998. V. 9. P. 27–40.
18. Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г. Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 6. С. 435–443.
19. Cabi E., Karabacak E., Çingay B. *Agropyron pinifolium* Nevski (Poaceae): a new species record for the flora of Turkey // Biological Diversity and Conservation. 2015. V. 8. № 1. P. 90–93.
20. Weber E. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. // Flora. Switzerland. 2000. V. 195. P. 123–134.
21. Морозова О.В., Виноградова Ю.К. *Solidago canadensis* – Золотарник канадский // Самые опасные виды России (Топ-100) / Под ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросяна В.Г., Хляп Л.А. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 688 с.
22. Wright D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory // Oikos. 1983. V. 41. P. 496–506.
23. Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // Amer. Nat. 1998. V. 152. P. 510–529.
24. Акатов В.В. Состав, видовое богатство и размер видового пула моно- и олигодоминантных древостоев Западного Кавказа // Растительность России. 2018. № 32. С. 3–18.
25. Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterraneantype ecosystems: A meta-analysis // Progress in Physical Geography. 2009. V. 33. P. 319–338.
26. Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness // Biol. Lett. 2014. V. 10: 20130939. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0939>
27. Rijal D.P., Alm T., Inger L.N., Alsos G. Giant invasive *Heracleum persicum*: Friend or foe of plant diversity? // Ecology and Evolution. 2017. V. 7. P. 4936–4950.
28. Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. V. 6. P. 93–107.
29. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
30. Виноградова Ю.К., Майоров С.П., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
31. Vítková M., Müllerová J., Sádlo J. et al. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // Forest Ecology and Management. 2017. V. 384. P. 287–302.
32. Hejda M., Štajerová K., Pyšek P. Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than native range? // J. of Biogeography. 2017. V. 44. P. 18–27.
33. Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // Ecography. 2001. V. 24. P. 633–644.
34. Rejmánek M., Simberloff D. Origin matters // Environmental Conservation. 2017. V. 44. № 2. P. 97–99.
35. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1978. Т. 1. 320 с.; 1980. Т. 2. 352 с.; 1980. Т. 3. 328 с.
36. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase, Worldwide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2020. <http://www.algaebase.org>

УДК 574.2

РЕАКЦИЯ РАЗНЫХ ТЕСТ-ОБЪЕКТОВ НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВ НЕФТЬЮ

© 2021 г. С. А. Бузмаков^{a, *}, Д. Н. Андреев^a, А. В. Назаров^{a, b}, Е. А. Дзюба^a, И. Е. Шестаков^a, М. С. Куюкина^{a, b}, А. А. Елькин^{a, b}, Д. О. Егорова^{a, b}, Ю. В. Хотяновская^a

^aПермский государственный национальный исследовательский университет, Россия 614990 Пермь, ул. Букирева, 15

^bИнститут экологии и генетики микроорганизмов – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН, Россия 614081 Пермь, ул. Голева, 13

*e-mail: buzmakov2012@gmail.com

Поступила в редакцию 23.11.2020 г.

После доработки 08.12.2020 г.

Принята к публикации 11.12.2020 г.

Исследовали сравнительную реакцию организмов разных трофических уровней на экспериментальное загрязнение нефтью нескольких типов почв. Образцы дерново-подзолистой, светло-серой, дерново-карбонатной, темно-серой и пойменной почв в лабораторных условиях загрязняли нефтью (в концентрации 1–5 и 100–300 г/кг) и определяли ее воздействие на гетеротрофные почвенные бактерии и высшие растения (*Lepidium sativum*, *Triticum aestivum*, *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*). Изучали также влияние водных вытяжек из нефтезагрязненных почв на *Chlorella vulgaris* и *Daphnia magna*. Установлено, что сельскохозяйственные *Lepidium sativum* и *Triticum aestivum* более устойчивы к низкому (1–5 г/кг почвы) уровню загрязнения нефтью, чем проростки таежного дерева *Picea obovata*. Обнаружено увеличение численности гетеротрофных бактерий при добавлении в почву нефти в концентрациях до 5 г/кг почвы и снижение при повышенном (100–300 г/кг почвы) добавлении нефти. Во всем диапазоне протестированных концентраций нефти выявлено снижение морфологического разнообразия гетеротрофных бактерий. С использованием водных вытяжек из нефтезагрязненных почв установлена низкая чувствительность теста на выживаемость *Daphnia magna* и неоднозначный ответ микроводорослей *Chlorella vulgaris* на внесение нефти в почву. Наиболее устойчивой к нефтезагрязнению оказалась пойменная, а наиболее уязвимыми – дерново-карбонатная и светло-серая почвы.

Ключевые слова: нефтяное загрязнение, почва, биотестирование, фитотоксичность, гидробионты, гетеротрофные бактерии

DOI: 10.31857/S0367059721040053

Нефтяное загрязнение почв в результате аварийных разливов нефти и ненадлежащего обращения с нефтесодержащими отходами – актуальная экологическая проблема в нефтедобывающих регионах. При оценке состояния загрязненных почв часто используются методы биотестирования, основанные на регистрации реакций тест-организмов на воздействие загрязняющих веществ в лабораторных условиях. Быстрота отклика и высокая чувствительность тест-организмов позволяют получить информацию об экотоксичности загрязнителей до появления явных признаков нарушений в загрязненной экосистеме. Корректный результат биотестирования обычно достигается при использовании нескольких тест-организмов из разных систематических групп, однако продолжается дискуссия о необходимом и достаточном наборе биотестов для определения чувствительности почвенных экосистем к нефтя-

ному загрязнению [1–4]. Наиболее информативными показательными организмами считаются сельскохозяйственные и дикорастущие высшие растения, но также широко применяется тестирование с помощью параметров состояния микроорганизмов и гидробионтов. В частности, гидробионты используются при определении токсичности водной вытяжки из нефтезагрязненной почвы для оценки ее влияния на сопредельную водную среду [5]. Сложным объектом для биотестирования, требующим особого, отличного от зональных почв, подхода из-за необходимости учета возможной миграции нефти считаются пойменные почвы [6]. Важной проблемой остается интегрирование данных биотестирования и химического анализа загрязненной почвы с учетом экологических особенностей, характерных для почв определенного типа, в частности степени сорбции нефтяных углеводородов в зависимо-

Таблица 1. Агрохимические и физико-химические показатели почв

| Показатели состояния почв* | Почва | | | | |
|--|--|--|--|--|---|
| | дерново-подзолистая | дерново-карбонатная | светло-серая | темно-серая | пойменная |
| Координаты отбора | 57°37' 0.505" с.ш., 57°22' 15.582" в.д. | 57°23' 39.559" с.ш., 57°5' 16.904" в.д. | 57°24' 36.065" с.ш., 57°6' 12.834" в.д. | 57°31' 40.451" с.ш., 56°56' 9.078" в.д. | 57°22' 5.135" с.ш., 57°7' 56.510" в.д. |
| C _{орг} , % | 1.2 | 4.0 | 2.8 | 6.0 | 2.0 |
| Гумус, % | 2.1 | 6.9 | 4.8 | 10.3 | 3.4 |
| pH _{вод} | 5.7 | 7.8 | 5.6 | 5.8 | 4.4 |
| pH _{сол} | 4.7 | 7.0 | 4.5 | 4.8 | 3.3 |
| NO ₃ подв, мг/100 г | 1.7 | 5.1 | 4.7 | 8.6 | 2.2 |
| P ₂ O ₅ подв, мг/100 г | 0.9 | 3.1 | 1.8 | 3.1 | 0.5 |
| K ₂ O _{подв} , мг/100 г | 7.9 | — | 8.5 | 12.1 | 0.5 |
| H, мг-экв/100 г | 3.4 | — | 5.6 | 14.3 | 11.7 |
| ЕКО, мг-экв/100 г | 10.2 | 42.1 | 26.4 | 45.3 | 23 |
| V, % | 66 | — | 82 | 68 | 49 |

* H – гидролитическая кислотность, V – степень насыщенности основаниями; ЕКО – емкость катионного обмена.

сти от содержания гумуса, состояния почвенного микробиоценоза, а также минерально-органического состава, определяющего буферную емкость и развитие растений [7].

Цель настоящей работы – сравнение реакции тест-культур на экспериментальное загрязнение нефтью разных типов почв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методика включала последовательное решение задач по отбору образцов почвы различного типа, их физико-химическому анализу, подбору доз загрязнения нефтью, постановке токсикологических экспериментов с гетеротрофными бактериями, одноклеточными водорослями, сосудистыми растениями и низшими ракообразными. Затем определяли интегральную чувствительность исследуемых почв к нефтяному загрязнению.

Район отбора и анализ почвенных образцов. Поскольку для Пермского края характерно большое разнообразие почв [8], образцы дерново-подзолистой, дерново-карбонатной, светло-серой, темно-серой и пойменной почв отбирали в юго-восточных районах края (табл. 1) из верхних горизонтов (U1/A1) с глубины 0–20 см. Физико-химические свойства и агрохимические показатели (C_{орг}, гумус, NPK) почв определяли с помощью общепринятых в почвоведении методов.

Внесение нефти и определение ее содержания в почве и водных вытяжках. Для экспериментального загрязнения отобранных почв в лабораторных условиях использовали нефть ($\rho = 872.0 \text{ кг/м}^3$;

концентрация хлористых солей 303.5 мг/дм^3 ; серы 2.2%) из Соловатовского месторождения, которую вносили в концентрации 1, 2, 3 и 5 г/кг почвы, а при микробиологических исследованиях ряд был продолжен повышенными концентрациями – 100 и 300 г/кг.

Содержание нефтепродуктов в почве и водных вытяжках из нее определяли гравиметрическим методом [9, 10]. Использовали методику теплой хлороформенной экстракции общего битумоида, осуществляемой с помощью лабораторной системы экстракции Buchi В-811 (Швейцария) в режиме “Soxhlet Warm – теплый Сокслет”. Остаточное содержание нефтепродуктов рассчитывали по разнице концентраций хлороформенного битумоида в нефтезагрязненной и контрольной (без внесения нефти) почвах и соответствующих водных вытяжках.

Для определения численности и морфологического разнообразия гетеротрофных почвенных бактерий использовали чашечный метод Коха. Посев серийных 10-кратных разведений водных суспензий почвенных образцов проводили согласно [12] на селективную для данной эколого-трофической группы среду LB [13] через 48 ч после загрязнения почвы нефтью. Культивирование проводили в термостате ТС-1/20 СПУ при 28°C в течение 5–14 сут. Морфологическое разнообразие бактериальных колоний описывали согласно [12].

Фитотоксичность почвы в отношении сосудистых растений. Вегетационный хронический эксперимент проводили согласно стандартной методике определения фитотоксичности почвы [11]. В качестве тест-культур для определения степени

уязвимости сельскохозяйственных почв использовали кресс-салат посевной (*Lepidium sativum* L.) и пшеницу мягкую (*Triticum aestivum* L.), а ель сибирскую (*Picea obovata* Ledeb.) и сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) — для почв лесного фонда. Растения выращивали в течение 14 сут при стандартных условиях [11]. Всхожесть семян составляла не менее 95%.

В качестве наиболее чувствительного критерия фитотоксического действия нефтезагрязнения использовали изменение длины корней проростков на 20% и более относительно контрольных вариантов. Для этого определяли действующие концентрации (ДК) нефтепродуктов в почве, приводящие к 20%-ному (ДК₂₀) снижению измененных параметров тест-культур.

Токсичность водных вытяжек из почвы для гидробионтов. Влияние водных вытяжек из нефтезагрязненных почв на жизнеспособность гидробионтов определяли в остром токсикологическом опыте с использованием тест-культур микроводорослей *Chlorella vulgaris* Beijer [14] и низших ракообразных *Daphnia magna* Straus [15]. В качестве контролей применяли водные вытяжки из чистых почв. Выращивание хлореллы проводили на 10%-ной среде Тамия в многокюветном культиваторе водорослей, оснащенный измерителем оптической плотности (ОП) суспензии непосредственно в кюветах. Токсичность вытяжек оценивали по снижению на 20% и более (подавление роста) или увеличению на 30% и более (стимуляция роста) величины ОП культуры водоросли после 22 ч роста.

Культуру дафний выращивали в климатостатах в контролируемых условиях среды [15], биотестирование проводили с помощью устройства для экспонирования, оценивая острую токсичность водных вытяжек из почв по уровню смертности рачков. Количество живых и мертвых особей определяли методом прямого счета. Критерием острой токсичности служила гибель 50% и более дафний за 48 ч.

Статистический анализ. Статистическую обработку данных проводили с помощью свободного программного обеспечения RStudio. Для представления данных использовали средние значения и ошибки среднего ($m \pm SE$). Для оценки взаимосвязи между концентрацией нефти в почве и исследуемыми переменными применяли коэффициент линейной корреляции Пирсона (где r — коэффициент корреляции и p — статистическая значимость). Средние значения результатов параллельных измерений использовали в качестве учетных единиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика почв. В работе использована не насыщенная основаниями *дерново-подзолистая*

почва, которая отличалась тяжелосуглинистым гранулометрическим составом, кислой реакцией, пониженной обеспеченностью гумусом и элементами питания растений (табл. 1). *Дерново-карбонатная* почва характеризовалась повышенным содержанием гумуса, слабощелочной реакцией среды, преобладанием в поглощающем комплексе Са и Mg, высокой емкостью катионного обмена (ЕКО) и относительно низким содержанием подвижного P₂O₅. Насыщенная основаниями *светло-серая лесная* почва отличалась средним содержанием гумуса, низким уровнем обеспеченности подвижным P, имела среднюю обеспеченность подвижным K и слабокислую реакцию, а *темно-серая лесная* почва при слабокислой реакции среды — рекордно высоким содержанием гумуса и самыми высокими среди исследованных почв показателями содержания подвижного N, P и K, не насыщена основаниями, имеет высокую ЕКО. *Пойменная* почва, формирующаяся в условиях регулярного затопления паводковыми водами, имела резко кислую реакцию среды, низкое содержание гумуса и сравнительно низкую обеспеченность элементами питания, а также средние показатели ЕКО.

Результаты определения остаточного содержания нефтепродуктов в исследованных почвах показали, что контрольные образцы почв (без внесения нефти) характеризовались фоновым содержанием общего битумоида на уровне 0.4–0.8 г/кг сухой почвы, при этом для пойменной почвы был зарегистрирован наиболее высокий (1.7 г/кг почвы) фоновый уровень содержания природных углеводородов (табл. 2).

Гетеротрофные почвенные бактерии. Оценка влияния нефтяного загрязнения на численность гетеротрофных почвенных бактерий свидетельствовала об усилении их развития в присутствии низких (до 5 г/кг почвы) концентраций нефти (табл. 3). При этом численность гетеротрофов в дерново-подзолистой, темно-серой и пойменной почвах повышалась в 2–10 раз по сравнению с контролем. Высокие концентрации нефти (100 и 300 г/кг почвы), характерные для аварийных нефтеразливов, напротив, угнетали почвенный бактериоценоз, что наиболее сильно (>400-кратное снижение численности бактерий) проявлялось в дерново-карбонатной и светло-серой почвах.

Анализ морфологического разнообразия показал, что нефтяное загрязнение во всем диапазоне концентраций приводило к снижению биоразнообразия гетеротрофных бактерий (см. табл. 3). Наиболее сильная обратная зависимость ($r = -0.96$) данного признака от концентрации нефти выявлена в отношении дерново-подзолистой почвы, а наиболее слабая ($r = -0.55$) — темно-серой. Таким образом, показатель биоразнообразия является, очевидно, чувствительным критерием степени

Таблица 2. Остаточное содержание нефтепродуктов в экспериментально загрязненных нефтью почвах, г/кг почвы

| Доза внесенной в почвы нефти | Почва* | | | | |
|------------------------------|---------------------|---------------------|--------------|-------------|-----------|
| | дерново-подзолистая | дерново-карбонатная | светло-серая | темно-серая | пойменная |
| 0 (контроль) | 0.5 ± 0.1 | 0.8 ± 0.1 | 0.5 ± 0.2 | 0.4 ± 0.2 | 1.7 ± 0.2 |
| 1.0 | 1.2 ± 0.1 | 1.9 ± 0.2 | 1.6 ± 0.1 | 1.2 ± 0.3 | 2.5 ± 0.2 |
| 2.0 | 2.3 ± 0.2 | 3.2 ± 0.4 | 2.7 ± 0.2 | 2.2 ± 0.2 | 3.6 ± 0.2 |
| 3.0 | 3.1 ± 0.4 | 3.9 ± 0.2 | 3.6 ± 0.4 | 3.2 ± 0.2 | 4.2 ± 0.1 |
| 5.0 | 5.1 ± 0.4 | 5.2 ± 0.1 | 5.2 ± 0.5 | 4.8 ± 0.4 | 5.8 ± 0.1 |

* Приведены данные ($m \pm SE$) трех параллельных определений.

Таблица 3. Влияние экспериментального загрязнения почвы нефтью на показатели гетеротрофных бактерий

| Тип почвы | Концентрация нефти, г/кг почвы | | | | | | Коэффициент корреляции (r) | Уровень значимости (p) | Действующая концентрация нефти (DK_{20}), г/кг |
|--|---|-----------|----------|-----------|------------|--------------|--------------------------------|----------------------------|--|
| | 0 | 1.0 | 3.0 | 5.0 | 100 | 300 | | | |
| | численность*, $\times 10^6$ КОЕ/г почвы | | | | | | | | |
| Дерново-подзолистая | 3.5 ± 0.4 | 15 ± 1.7 | 15 ± 0.1 | 11 ± 1.0 | 6.8 ± 0.5 | 1.4 ± 0.1 | -0.68 | 0.135 | 25.4 |
| Дерново-карбонатная | 14 ± 1.6 | 38 ± 2.2 | 19 ± 0.1 | 9.5 ± 1.7 | 1.7 ± 0.2 | 0.03 ± 0.005 | -0.63 | 0.177 | 14.0 |
| Светло-серая | 24 ± 2.8 | 18 ± 1.5 | 14 ± 0.1 | 31 ± 2.9 | 0.2 ± 0.02 | 0.06 ± 0.007 | -0.75 | 0.082 | 53.9 |
| Темно-серая | 3.5 ± 0.2 | 11 ± 0.8 | 10 ± 1.4 | 34 ± 3.7 | 11 ± 1.3 | 2.6 ± 0.2 | -0.41 | 0.417 | 13.4 |
| Пойменная | 3.5 ± 0.2 | 3.6 ± 0.1 | 14 ± 1.2 | 7.4 ± 0.8 | 1.4 ± 0.1 | 0.1 ± 0.03 | -0.59 | 0.218 | 63.8 |
| Число морфотипов бактериальных колоний | | | | | | | | | |
| Дерново-подзолистая | 13 | 12 | 12 | 12 | 10 | 8 | -0.96 | 0.002 | 12.0 |
| Дерново-карбонатная | 12 | 10 | 10 | 10 | 9 | 8 | -0.79 | 0.06 | 9.4 |
| Светло-серая | 20 | 12 | 11 | 11 | 5 | 5 | -0.68 | 0.137 | 10.2 |
| Темно-серая | 9 | 8 | 8 | 6 | 8 | 6 | -0.55 | 0.257 | 12.2 |
| Пойменная | 13 | 11 | 9 | 8 | 8 | 5 | -0.79 | 0.063 | 9.3 |

* Приведены данные ($m \pm SE$) трех параллельных определений.

нарушенности почвенной экосистемы под воздействием нефтяного загрязнения.

Высшие сосудистые растения. Анализ результатов вегетационного хронического эксперимента выявил обратную зависимость между длиной корней высших растений и содержанием нефтепродуктов в почве (табл. 4). Самая сильная обратная корреляция установлена в отношении кресс-салата (от $r = -0.92$ до $r = -0.98$) и ели (от $r = -0.91$ до $r = -0.98$), что свидетельствует о высокой информативности результатов биотестирования с использованием данных тест-культур. При этом проростки ели отличались максимальной чувствительностью к внесению нефти в почву ($DK_{20} = 2.1-3.3$ г/кг), тогда как проростки сосны неоднозначно реагировали на нефтезагрязнение

(значения DK_{20} колебались от 3.2 до 17.3 г/кг). Более устойчивыми по сравнению с елью оказались сельскохозяйственные культуры (значения DK_{20} составляли 2.3-3.9 и 2.9-4.2 г/кг для кресс-салата и пшеницы соответственно).

Обнаружено сходство показателей фитотоксичности нефтезагрязненных почв в отношении разных тест-культур. Так, ингибирование роста корней практически всех использованных в работе видов растений было максимальным при нефтезагрязнении дерново-подзолистой почвы, что коррелировало с низким содержанием в ней органического углерода и гумуса (см. табл. 1). В то же время выявленная при фитотестировании относительная устойчивость пойменной почвы к нефтяному загрязнению (в 1.1-1.9 раз выше других

Таблица 4. Длина (см) корней проростков через 14 суток культивирования при разной концентрации нефти в почве

| Тип почвы | Концентрация нефти*, г/кг почвы | | | | | Коэффициент корреляции (r) | Уровень значимости (p) | Действующая концентрация нефти (ДК ₂₀), г/кг |
|-----------------------------|---------------------------------|------------|------------|------------|------------|----------------------------|------------------------|--|
| | 0 | 1.0 | 2.0 | 3.0 | 5.0 | | | |
| <i>Lepidium sativum</i> L. | | | | | | | | |
| Дерново-подзолистая | 2.8 ± 0.5 | 3.1 ± 0.5 | 2.4 ± 0.4 | 2.3 ± 0.4 | 0.8 ± 0.5 | -0.92 | 0.026 | 2.3 |
| Дерново-карбонатная | 3.5 ± 0.7 | 2.9 ± 0.5 | 2.9 ± 0.5 | 2.3 ± 0.4 | 1.4 ± 0.5 | -0.98 | 0.002 | 2.5 |
| Светло-серая | 3.3 ± 0.5 | 2.8 ± 0.3 | 2.7 ± 0.4 | 2.4 ± 0.3 | 1.3 ± 0.3 | -0.98 | 0.004 | 2.4 |
| Темно-серая | 3.1 ± 0.4 | 3.1 ± 0.4 | 2.7 ± 0.2 | 2.3 ± 0.2 | 1.7 ± 0.3 | -0.98 | 0.003 | 2.6 |
| Пойменная | 3.3 ± 0.4 | 3.2 ± 0.5 | 2.9 ± 0.5 | 2.7 ± 0.5 | 1.6 ± 0.4 | -0.96 | 0.008 | 3.9 |
| <i>Triticum aestivum</i> L. | | | | | | | | |
| Дерново-подзолистая | 13.9 ± 6.1 | 14.7 ± 2.5 | 15.5 ± 3.8 | 11.3 ± 2.8 | 5.6 ± 0.5 | -0.86 | 0.060 | 2.9 |
| Дерново-карбонатная | 15.7 ± 4.6 | 17.9 ± 5.1 | 13.0 ± 1.7 | 12.9 ± 2.6 | 10.6 ± 2.9 | -0.86 | 0.060 | 3.4 |
| Светло-серая | 12.9 ± 3.1 | 15.7 ± 2.7 | 12.5 ± 1.5 | 11.7 ± 2.1 | 6.6 ± 1.2 | -0.86 | 0.060 | 3.7 |
| Темно-серая | 11.9 ± 3.1 | 12.3 ± 2.2 | 9.9 ± 1.4 | 8.5 ± 3.2 | 8.6 ± 3.3 | -0.87 | 0.052 | 3.1 |
| Пойменная | 17.1 ± 3.2 | 15.9 ± 6.5 | 14.8 ± 4.1 | 12.3 ± 5.0 | 12.4 ± 1.8 | -0.92 | 0.020 | 4.2 |
| <i>Picea obovata</i> L. | | | | | | | | |
| Дерново-подзолистая | 3.1 ± 0.4 | 3.0 ± 0.3 | — | 1.7 ± 0.2 | 1.5 ± 0.3 | -0.95 | 0.049 | 2.1 |
| Дерново-карбонатная | 2.7 ± 0.7 | 2.4 ± 0.3 | 2.2 ± 0.4 | 1.7 ± 0.2 | 1.7 ± 0.4 | -0.93 | 0.020 | 2.4 |
| Светло-серая | 3.1 ± 0.3 | 2.9 ± 0.4 | 2.1 ± 0.3 | 1.6 ± 0.2 | 1.6 ± 0.2 | -0.91 | 0.030 | 2.2 |
| Темно-серая | 3.1 ± 0.2 | 2.9 ± 0.2 | 2.1 ± 0.2 | 1.6 ± 0.5 | 1.6 ± 0.2 | -0.91 | 0.030 | 2.2 |
| Пойменная | 2.7 ± 0.2 | 2.4 ± 0.2 | 2.2 ± 0.4 | 1.7 ± 0.2 | 1.4 ± 0.4 | -0.98 | 0.002 | 3.3 |
| <i>Pinus sylvestris</i> L. | | | | | | | | |
| Дерново-подзолистая | 2.9 ± 0.4 | 2.6 ± 0.6 | 2.6 ± 0.6 | 2.8 ± 0.5 | 2.6 ± 0.4 | -0.46 | 0.430 | 17.3 |
| Дерново-карбонатная | 3.0 ± 0.5 | 3.8 ± 0.7 | 3.0 ± 0.3 | 3.2 ± 0.6 | 2.3 ± 0.5 | -0.67 | 0.210 | 5.4 |
| Светло-серая | 2.9 ± 0.4 | 3.1 ± 0.4 | 2.5 ± 0.5 | 2.0 ± 0.6 | 2.2 ± 0.4 | -0.80 | 0.210 | 3.2 |
| Темно-серая | 3.6 ± 0.8 | 4.0 ± 0.6 | 2.9 ± 0.5 | 2.5 ± 0.5 | 2.5 ± 0.5 | -0.83 | 0.080 | 3.2 |
| Пойменная | 3.1 ± 0.4 | 2.9 ± 0.5 | 2.8 ± 0.5 | 2.8 ± 0.6 | 2.5 ± 0.4 | -0.97 | 0.005 | 6.5 |

* Приведены данные ($m \pm SE$) четырех параллельных определений.

почв) согласуется с высоким фоновым содержанием в ней углеводородных компонентов (см. табл. 2).

Токсичность водных вытяжек из почв. Возможное влияние нефтяного загрязнения почвы на соприкасающую водную среду определяли по токсичности водных вытяжек из нефтезагрязненной почвы для гидробионтов. Как видно из табл. 5, вытяжки из образцов всех исследованных почв, включая контрольные, содержали нефтепродукты в очень низкой (0.065–0.27 мг/л) концентрации. Не выявлено строгой корреляции между количеством битумоида, выделенного хлороформной экстракцией из водной фазы, и концентрацией внесенной в почву нефти. Также не выявлено достоверных различий по содержанию битумоида в водных вытяжках из почв различного типа.

Результаты биотестирования водных вытяжек с использованием микроскопических водорослей *Chlorella vulgaris* показали (табл. 6) достоверное увеличение (в 1.4–2.6 раза) плотности культуры в присутствии неразбавленных вытяжек из чистых почв и более выраженное (в 2.0–3.5 раза) стимулирование роста клеток неразбавленными вытяжками из почв с максимальным (5 г/кг почвы) уровнем нефтяного загрязнения. Пропорциональное снижение оптической плотности культуры при разбавлении вытяжек из нефтезагрязненных почв указывало на возможный дозозависимый характер стимулирующего эффекта, поэтому расчет пороговой концентрации (ДК₃₀) выполнен по уравнениям линейной регрессии между содержанием нефти в почве и ростом культуры водорослей.

При биотестировании почвенных вытяжек, как контрольных, так и с разным уровнем нефте-

Таблица 5. Содержание битумоида в водных вытяжках почв, экспериментально загрязненных нефтью, мг/л

| Доза внесенной нефти, г/кг почвы | Почва* | | | | |
|----------------------------------|---------------------|---------------------|---------------|---------------|---------------|
| | дерново-подзолистая | дерново-карбонатная | светло-серая | темно-серая | пойменная |
| 0 (контроль) | 0.110 ± 0.031 | 0.074 ± 0.024 | 0.077 ± 0.008 | 0.075 ± 0.024 | 0.126 ± 0.034 |
| 1.0 | 0.160 ± 0.040 | 0.123 ± 0.033 | 0.202 ± 0.048 | 0.066 ± 0.023 | 0.124 ± 0.034 |
| 2.0 | 0.184 ± 0.045 | 0.202 ± 0.048 | 0.070 ± 0.023 | 0.065 ± 0.022 | 0.112 ± 0.031 |
| 3.0 | 0.115 ± 0.032 | 0.272 ± 0.062 | 0.095 ± 0.028 | 0.094 ± 0.028 | 0.131 ± 0.035 |
| 5.0 | 0.153 ± 0.039 | 0.210 ± 0.050 | 0.096 ± 0.028 | 0.135 ± 0.036 | 0.203 ± 0.048 |

* Приведены данные ($m \pm SE$) трех параллельных определений.

Таблица 6. Реакция тест-культуры *Chlorella vulgaris* (по изменению оптической плотности) при биотестировании водных вытяжек из нефтезагрязненных почв

| Тип почвы | Коэффициент разбавления водной вытяжки* | | | | | Коэффициент корреляции (r) | Уровень значимости (p) | Действующая концентрация нефти (ДК ₃₀), г/кг |
|---------------------|---|-------|-------|-------|-------|--------------------------------|----------------------------|--|
| | 81 | 27 | 9 | 3 | 0 | | | |
| Дерново-подзолистая | 0.174 | 0.194 | 0.204 | 0.234 | 0.256 | -0.90 | 0.037 | 3.8 |
| | 0.251 | 0.278 | 0.324 | 0.356 | 0.364 | | | |
| Дерново-карбонатная | 0.186 | 0.202 | 0.208 | 0.250 | 0.332 | -0.81 | 0.099 | 2.7 |
| | 0.195 | 0.241 | 0.340 | 0.505 | 0.558 | | | |
| Светло-серая | 0.158 | 0.177 | 0.220 | 0.260 | 0.358 | -0.63 | 0.249 | 2.3 |
| | 0.233 | 0.239 | 0.286 | 0.425 | 0.628 | | | |
| Темно-серая | 0.176 | 0.220 | 0.233 | 0.274 | 0.306 | -0.78 | 0.119 | 3.2 |
| | 0.204 | 0.230 | 0.288 | 0.410 | 0.451 | | | |
| Пойменная | 0.190 | 0.203 | 0.259 | 0.327 | 0.460 | -0.68 | 0.204 | 6.6 |
| | 0.218 | 0.245 | 0.287 | 0.405 | 0.576 | | | |

* Приведены данные четырех параллельных определений: в числителе – чистая почва (контроль), в знаменателе – почва, загрязненная нефтью в концентрации 5 г/кг. Среднее значение оптической плотности культуры микроводорослей в дистиллированной воде составляло 0.180.

загрязнения, на тест-культуре *Daphnia magna* погибших особей выявлено не было, что указывало на отсутствие острого токсического воздействия. Следовательно, дафниевый тест не пригоден для биотестирования почвы с низким уровнем нефтяного загрязнения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Влияние нефтяного загрязнения на гетеротрофные почвенные бактерии. Важным критерием экологического состояния почвы на загрязненной территории является динамика численности почвенного бактериоценоза, в частности гетеротрофной эколого-трофической группы аэробных бактерий [3, 7, 20].

Низкие (1–5 г/кг почвы) концентрации нефти оказывали нейтральное или стимулирующее воздействие на численность гетеротрофных бактерий использованных в работе почв (за исключением дерново-карбонатной). При высоком уров-

не нефтезагрязнения (100 и 300 г/кг почвы) наблюдалось подавление численности гетеротрофов в трех из пяти исследованных почвах. Многие исследователи также отмечают сложный нелинейный характер динамики общей численности почвенной микробиоты при низком уровне нефтяного загрязнения стимулирование роста углеводородокисляющих бактерий или отсутствие выраженного общетоксического эффекта [2, 3].

Наиболее чувствительным и информативным показателем неблагоприятного состояния почвенного микробиоценоза служит изменение качественного состава популяции, отражающее перераспределение доминантных форм, быстро адаптирующихся к условиям загрязнения.

С использованием простого метода учета различных по морфологии бактериальных колоний, выросших на агаризованной среде LB, нами выявлена четкая обратная корреляция между показателем разнообразия гетеротрофных бактерий и концентрацией нефти в исследованных почвах.

При этом в диапазоне концентраций нефти 1–5 г/кг почвы коэффициенты корреляции составили от –0.68 для дерново-карбонатной до –0.96 для пойменной почвы.

Первоочередной реакцией почвенного бактериоценоза в ответ на нефтяное загрязнение, очевидно, является снижение видового разнообразия и перераспределение трофических групп, в частности от фототрофов (цианобактерий) и азотфиксаторов (*Azotobacter*) к углеводородокисляющим фирмикутам, протеобактериям и азитобактериям [3, 20]. Однако в хронически загрязненных углеводородами почвах и при проведении долгосрочных работ по биоремедиации часто происходит формирование специализированных микробных сообществ нефтедеструкторов, характеризующихся даже более высоким видовым разнообразием, чем соответствующие “чистые” почвы [21]. В этом случае надежными биоиндикаторами служат представители отдельных таксонов, например актинобактерий рода *Rhodococcus* (*R. ruber*, *R. apacus*, *R. erythropolis*), количественно определяемых в нефтезагрязненной почве прямой ПЦР-детекцией [22].

Реакция тест-культуры высших растений на нефтяное загрязнение почв. Лесные экосистемы часто испытывают наиболее существенное негативное воздействие нефтяного загрязнения почвы. Наиболее чувствительны к токсичному воздействию нефти хвойные древесные растения на ранних этапах развития [16]. По нашим данным, проростки ели отличались самой высокой чувствительностью к нефтезагрязнению, о чем свидетельствовали минимальные ($DK_{20} = 2.1–3.3$ г/кг) величины действующей концентрации нефти, приводящие к 20%-ному уменьшению длины корней. Более высокая устойчивость, в зависимости от типа почвы, выявлена у сосны, что согласуется с ранее опубликованными данными [16] о влиянии нефтезагрязненной воды на прорастание семян хвойных пород. Учитывая сильную обратную корреляцию (от –0.91 до –0.98) между концентрацией нефти и длиной корней проростков, ель может быть рекомендована в качестве чувствительной и надежной тест-культуры для биотестирования почв лесных зон, загрязненных нефтью и нефтепродуктами.

Представление о том, что лесные экосистемы могут загрязняться в большей степени, чем сельскохозяйственные [17], не подтверждается экспериментальными данными. Так, исследованные нами сельскохозяйственные культуры – кресс-салат и пшеница – были более устойчивы к нефтезагрязнению всех пяти типов почв, чем основная лесобразующая порода – ель.

По литературным данным, концентрация нефти, вызывающая торможение роста корней кукурузы (*Zea mays*), составляет 10–11 г/кг почвы

[4, 18], фасоли (*Phaseolus nipponensis* Ohwi) – 10 г/кг [18], пшеницы (*Triticum aestivum* L.) – 16 г/кг [4], маша (*Vigna radiata* L.) – 10 г/кг [19]. Следует отметить, что в работах [18, 19] отсутствуют данные о влиянии на растения нефти в концентрации ниже 10 г/кг почвы. Полученные нами более низкие (2–4 г/кг почвы) пороговые концентрации нефти в отношении сельскохозяйственных культур свидетельствуют о недооцененной потенциальной опасности “низкого” уровня нефтезагрязнения и необходимости дальнейшего исследования фитотоксичности нефти в данном диапазоне концентраций с расширением спектра фитокультур и исследуемых почв.

Реакция гидробионтов на нефтяное загрязнение почв. Культуры гидробионтов – зеленой протокковой водоросли *Chlorella vulgaris* и ветвистых пресноводных рачков *Daphnia magna* – обычно сходным образом реагируют на наличие в воде экотоксиканта [23]. Однако наши результаты определения токсичности водных вытяжек из нефтезагрязненных почв выявили различную реакцию – стимулирование роста водорослей и отсутствие изменений числа жизнеспособных особей дафний при воздействии низких концентраций нефти (1–5 г/кг почвы). Возможно, это связано с пониженной растворимостью нефтяных углеводородов в воде, потерями во время фильтрации, а также их прочной сорбцией органическим веществом почвы. На последнее, в частности, указывают наиболее низкие (0.065–0.135 мг/л) концентрации битумоида в вытяжках из темносерой лесной почвы, характеризующейся самым высоким содержанием гумуса из исследованных почв (см. табл. 1 и 5).

В литературе встречается чрезвычайно широкий диапазон (от 0.002 до 10 000 мг/л) токсичных концентраций нефти и нефтепродуктов для водорослей и водных растений, включая стимулирующие эффекты нефти при низких концентрациях [24]. В работе [25] сообщается о способности *Chlorella vulgaris* очищать воду от нефти, при этом доза нефти 20 г/л оказывала стимулирующее воздействие на рост водоросли. Аналогичные результаты получены Romero et al. [26] при исследовании процесса биодеградации нефти в воде культурой *Chlorella* sp. Наши результаты и данные литературы указывают на ограниченную возможность использования дозозависимого стимулирования культуры хлореллы для определения нижнего порогового уровня нефтезагрязнения почвы.

При оценке острой токсичности нефти в отношении *Daphnia magna* достоверный токсический эффект отмечен при дозах выше 100 мг/л, а при концентрации 400 мг/л и выше дафнии гибнут через 96 ч [27]. В работе [5] при действии на дафний водорастворимых нефтяных фракций гибель 50% особей в течение 48 ч зарегистрирована лишь при

Таблица 7. Результаты определения пороговых концентраций нефти (г/кг почвы) с использованием выбранных биотических критериев

| Тип почв | Используемые тест-организмы | | | |
|---------------------|-----------------------------|-----|------------------------|----------|
| | кресс-салат | ель | гетеротрофные бактерии | хлорелла |
| Дерново-подзолистая | 2.3 | 2.1 | 12.0 | 3.8 |
| Дерново-карбонатная | 2.5 | 2.4 | 9.4 | 2.7 |
| Светло-серая лесная | 2.4 | 2.2 | 10.2 | 2.3 |
| Темно-серая лесная | 2.6 | 1.9 | 12.2 | 3.2 |
| Пойменная | 3.9 | 3.3 | 9.3 | 6.6 |

уровне загрязнения от 254 до 640 мг/л. Таким образом, результаты наших исследований подтверждают данные о том, что низкие концентрации нефтяных углеводородов безопасны для дафний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментально определенные и рассчитанные на основании полученных результатов показатели чувствительности использованных тест-организмов к воздействию нефтезагрязненных почв сведены в табл. 7 для сравнения и выбора критических параметров при определении максимально допустимых уровней нефтяного загрязнения почв различного типа.

Как видно из табл. 7, фитотоксичность в отношении высших растений – наиболее чувствительный к нефтезагрязнению параметр для всех исследованных почв. В частности, тесты на прорастание кресс-салата посевного и ели сибирской, характеризующиеся высокой чувствительностью результатов, могут использоваться при оценке уязвимости для нефтяного загрязнения почв сельскохозяйственного назначения и лесного фонда соответственно. Показатели разнообразия почвенного бактериоценоза оказались в 2.4–6.4 раза менее чувствительными по сравнению с фитотестом. Однако, учитывая относительную простоту постановки опыта и информативность результатов, используемый нами метод биотестирования, основанный на подсчете морфологически различающихся бактериальных колоний, может быть полезен для экспрессной оценки состояния почвы, свежезагрязненной в результате небольших проливов нефти и нефтепродуктов. Полученные результаты биотестирования с использованием различных гидробионтов свидетельствуют о существенных ограничениях применения данного метода при низком уровне нефтезагрязнения почвы, которые могут частично преодолеваться использованием большего объема взятой для анализа почвы или более чувствительных культур гидробионтов и их физиологических характеристик [28]. При этом установленные по стимулированию роста хло-

реллы водными вытяжками пороговые уровни концентрации нефти в почве были сопоставимы с данными, полученными при тестировании на высших растениях.

Таким образом, в результате проведенного биотестирования установлена различная реакция использованных тест-культур на воздействие сравнительно низких концентраций нефти в экспериментально загрязненной почве. Выявленные различия определяются не только разным порогом чувствительности организмов к воздействию экотоксиканта, но и такими физико-химическими свойствами почв, как содержание органического углерода и гумуса, фоновый уровень углеводородных компонентов и поглощающая способность почвы в отношении нефтяных углеводородов.

Публикация подготовлена в рамках реализации Программы деятельности научно-образовательного центра мирового уровня “Рациональное недропользование” на 2019–2024 годы (распоряжение Правительства РФ от 30 апреля 2019 г. № 537) и при финансовой поддержке РФ (грант № 18-14-00140).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ахметзянова Л.Г., Селивановская С.Ю., Латыпова В.З.* Лабораторное моделирование рекультивации нефтезагрязненных почв для определения допустимого остаточного содержания нефтепродуктов // Учен. зап. Казанского ун-та. Естественные науки. 2010. Т. 152. Кн. 4. С. 68–77.
2. *Лифшиц С.Х., Чалая О.Н.* Разработка критериев для определения допустимого остаточного содержания нефтезагрязнений в почвах // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2013. № 8-2. С. 228–230.
3. *Колесников С.И., Жаркова М.Г., Казеев К.Ш.* и др. Оценка экотоксичности тяжелых металлов и нефти по биологическим показателям чернозема // Экология. 2014. № 3. С. 163–173.
4. *Tang J.C., Wang M., Wang F.* et al. Eco-toxicity of petroleum hydrocarbon contaminated soil // J. of Environmental Sciences. 2011. V. 23. № 5. P. 845–851.
5. *Martinez-Jeronimo F., Villasenor R., Rios G.F., Espinosa-Chavez F.* Toxicity of the crude oil water-soluble frac-

- tion and kaolin-adsorbed crude oil on *Daphnia magna* (Crustacea: Anomopoda) // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 2005. V. 49. № 3. P. 343–352.
6. Мотузова Г.В. Загрязнение почв и сопредельных сред. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2000. 71 с.
 7. Терехова В.А., Пукальчик М.А., Яковлев А.С. “Триадный” подход к экологической оценке городских почв // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1145–1152. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14090123>
 8. Национальный атлас почв Российской Федерации. М.: Астрель, АСТ, 2001. 632 с.
 9. ПНД Ф 16.1.41-04. Количественный химический анализ почв. Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах почв гравиметрическим методом. М.: Министерство природных ресурсов РФ, 2004. 12 с.
 10. Другов Ю.С. Экологические анализы при разливах нефти и нефтепродуктов: Практическое руководство / Другов Ю.С., Родин А.А. 2-е изд., перераб. и доп. М.: БИНОМ. ЛЗ, 2017. 270 с.
 11. ГОСТ Р ИСО 22030-2009. Качество почвы. Биологические методы. Хроническая фитотоксичность в отношении высших растений. М.: Стандартинформ, 2019.
 12. Герхардт Ф. (ред.). Методы общей бактериологии. М.: Мир, 1983. Т. 1–3.
 13. Ausbel F.M., Brent R., Kingston R.E. et al. Short Protocols in Molecular Biology. Third ed. N.Y.: John Wiley and Sons, 1995. 450 p.
 14. ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.10-04, Т 16.1:2:2.3:3.7-04. Методика измерений оптической плотности культуры водоросли хлорелла (*Chlorella vulgaris* Beijer) для определения токсичности питьевых, пресных природных и сточных вод, водных вытяжек из грунтов, почв, осадков сточных вод, отходов производства и потребления. М.: Федеральная служба по надзору в сфере природопользования, 2014. 37 с.
 15. ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.12-06, Т 16.1:2:2.3:3.9-06. Методика измерений количества *Daphnia magna* Straus для определения токсичности питьевых, пресных природных и сточных вод, водных вытяжек из грунтов, почв, осадков сточных вод, отходов производства и потребления методом прямого счета. М.: Федеральная служба по надзору в сфере природопользования, 2014. 39 с.
 16. Донец Е.В., Григорьев А.И. Влияние нефтяного загрязнения на прорастание семян хвойных пород // Лесоведение. 2008. Т. 5. С. 18–21.
 17. Яковлев А.С., Евдокимова М.В. Экологическое нормирование почв и управление их качеством // Почвоведение. 2011. № 5. С. 582–596.
 18. Baek K.H., Kim H.S., Oh H.M. et al. Effect of crude oil, oil components and bioremediation on plant growth // J. of Environmental Science and Health. Part A. 2004. V. 39. № 9. P. 2465–2472.
 19. Masakorala K., Yao J., Chandankere R. et al. Effects of petroleum hydrocarbon contaminated soil on germination, metabolism and early growth of green gram, *Vigna radiata* L. // Bull. of Environmental Contamination and Toxicology. 2013. V. 91. P. 224–230.
 20. Abed R.M.M., Al-Kindi S. Effect of disturbance by oil pollution on the diversity and activity of bacterial communities in biological soil crusts from the Sultanate of Oman // Applied Soil Ecology. 2017. V. 110. P. 88–96. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.10.009>
 21. Bergsveinson J., Perry B.J., Simpson G.L. et al. Spatial analysis of a hydrocarbon waste-remediating landfarm demonstrates influence of management practices on bacterial and fungal community structure // Microbial Biotechnology. 2019. V. 12(6). P. 1199–1209. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13397>
 22. Kuyukina M.S., Ivshina I.B., Kamenskikh T.N. et al. Survival of cryogel-immobilized *Rhodococcus* cells in crude oil-contaminated soil and their impact on biodegradation efficiency // International Biodeterioration & Biodegradation. 2013. V. 84. P. 118–125. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2012.05.035>
 23. Zhang C., Zhang S., Zhu L. et al. The acute toxic effects of 1-alkyl-3-methylimidazolium nitrate ionic liquids on *Chlorella vulgaris* and *Daphnia magna* // Environmental Pollution. 2017. V. 229. P. 887–895. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.07.055>
 24. Lewis M., Pryor R. Toxicities of oils, dispersants and dispersed oils to algae and aquatic plants: Review and database value to resource sustainability // Environmental Pollution. 2013. V. 180. P. 345–367. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.05.001>
 25. Kalhor A.X., Movafeghi A., Mohammadi-Nassab A.D. et al. Potential of the green alga *Chlorella vulgaris* for biodegradation of crude oil hydrocarbons // Marine Pollution Bull. 2017. V. 123. P. 286–290. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.045>
 26. Romero D.V., Cordero A.P., Garizado Y.O. Biodegradation activity of crude oil by *Chlorella* sp. under mixotrophic conditions // Indian J. of Science and Technology. 2018. V. 11. № 29. P. 1–8. <https://doi.org/10.17485/ijst/2018/v11i29/127832>
 27. Lennuk L., Kotta J., Taits K., Teeveer K. The short-term effects of crude oil on the survival of different size-classes of cladoceran *Daphnia magna* (Straus, 1820) // Oceanologia. 2015. V. 57. P. 71–77. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2014.10.003>
 28. Bownik A. Physiological endpoints in daphnid acute toxicity tests // Science of the Total Environment. 2019. V. 700. 134400. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134400>

УДК 591.52:574.24

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА СПОСОБНОСТЬ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ (*LASIOPRODOMYS GREGALIS*) АДАПТИРОВАТЬСЯ К УСЛОВИЯМ НЕВОЛИ

© 2021 г. П. А. Задубровский^{а, *}, А. В. Васина^б, Е. В. Новикова^а, Е. Ю. Кондратюк^а,
Л. Л. Мацкало^б, Е. А. Новиков^{а, б}

^аИнститут систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН,
Россия 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

^бНовосибирский государственный аграрный университет,
Россия 630036 Новосибирск, ул. Добролюбова, 130

*e-mail: etolog@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2020 г.

После доработки 03.06.2020 г.

Принята к публикации 13.08.2020 г.

Для проверки предположения о более успешной адаптации к неволе животных, обитающих в местообитаниях с высокой антропогенной нагрузкой, неполовозрелых особей узкочерепной полевки, отловленных на территории Карасукского стационара ИСиЭЖ СО РАН и за его пределами, содержали в условиях лаборатории. Животные, отловленные в непосредственной близости от рабочих и жилых строений, быстро набирали вес, однако смертность у них была выше, чем у особей, отловленных на периферии стационара и за его пределами. Самую высокую выживаемость демонстрировали особи, отловленные на периферии стационара, — они отличались большей пугливостью и высокой социальной аффилиативностью. Таким образом, особи узкочерепной полевки, родившиеся и выросшие в условиях высокой антропогенной нагрузки, легче адаптировались к условиям неволи, но имели более низкую выживаемость по сравнению с животными из местообитаний с умеренной и слабой антропогенной нагрузкой.

Ключевые слова: антропогенная нагрузка, domestикация, полевки, стресс, продолжительность жизни, поведение, энергообмен

DOI: 10.31857/S0367059721040120

Антропогенная трансформация ландшафтов в последние десятилетия становится одним из ведущих экологических факторов, обуславливающих нарушение структурной целостности экосистем и микроэволюционные процессы в популяциях отдельных видов [1]. Для многих видов позвоночных продемонстрировано повышение устойчивости к действию антропогенных стрессоров в урбанистических градиентах, хотя эта тенденция во многом зависит от адаптивных особенностей вида [2]. Можно предполагать, что одним из проявлений адаптации к действию антропогенных факторов будет способность выживать и размножаться под контролем человека. Однако данных об уровне и причинах смертности диких животных в процессе отлова и при последующем содержании в условиях неволи очень немного [3].

Наиболее подвержены гибели животные социальных видов, для которых изъятие из естественной среды обитания сопряжено с нарушением установившихся социальных связей. Кроме того,

гибель животных после отлова может быть вызвана и другими причинами — сменой диеты, инфекциями. Очевидно, что как вероятность гибели в неволе, так и успешность размножения зависят от видовых и индивидуальных особенностей животных [4]. Отбор, происходящий в процессе domestикации, в значительной степени связан с устойчивостью к действию стрессоров, неизбежных при изъятии животного из естественной среды обитания и частых контактах с человеком [5, 6]. Эмоциональная природа подобных стрессоров делает их последствия для содержащихся в неволе животных особенно ощутимыми [4]. Поэтому очевидно, что как поиск путей снижения стрессовых воздействий, так и выработка критериев подбора наиболее устойчивых фенотипов могут существенно повысить успех разведения диких животных под контролем человека.

К сожалению, вопрос о существовании в популяциях животных изменчивости по реакции на человека и о влиянии этой изменчивости на

Таблица 1. Половозрастной состав особей, отловленных в местообитаниях с разной антропогенной нагрузкой

| Антропогенная нагрузка | Самцы | | Самки | |
|------------------------|---------|----------|---------|----------|
| | молодые | взрослые | молодые | взрослые |
| Сильная | 10 | 0 | 9 | 1 |
| Умеренная | 8 | 1 | 10 | 4 |
| Слабая | 12 | 1 | 9 | 2 |

успешность доместикиации остается открытым. Выявление *ex situ* фенотипов, наиболее подходящих для доместикиации, позволило бы снизить потери, неизбежные при отлове и помещении диких животных в неволю, повысив тем самым эффективность мероприятий по сохранению редких и исчезающих видов.

Наиболее удобной моделью для изучения естественной изменчивости по способности к доместикиации является, очевидно, перемещение диких животных с известными свойствами в неволю и в дальнейшем контроль за их физическим состоянием, репродуктивным статусом и временем дожития. Для этой цели целесообразно использовать массовые виды с высокой плотностью популяций, обитающие в широком диапазоне значений экологических факторов, включая антропогенные. К числу таких видов можно отнести узкочерепную полевку (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779), имеющую обширный ареал и населяющую широкий спектр местообитаний. Так, на юге Западной Сибири данный вид доминирует в открытых местообитаниях степной и лесостепной зон [7, 8]. Семейно-групповой образ жизни и высокий территориальный консерватизм узкочерепной полевки делают ее удобной моделью для изучения пространственной неоднородности популяций. Высокая локальная плотность популяций, круглосуточная активность и легкость визуального обнаружения колоний [9, 10] позволяют отлавливать в короткие сроки значительное количество животных.

Цель нашей работы – выявление естественной изменчивости узкочерепной полевки, обусловленной уровнем антропогенной нагрузки, по способности адаптироваться к условиям лабораторного содержания. Исследовали популяционную группировку, обитающую в районе Карасукского стационара Института систематики и экологии СО РАН.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Узкочерепных полевок отлавливали на территории Карасукского стационара ИСиЭЖ СО РАН (53°43'48.1" с.ш., 77°52'00.4" в.д.) и за его пределами 7–9 августа 2019 г. Жилые колонии обнаруживали визуально, по наличию использо-

мых нор и свежих погрызов травы [10]. В каждой колонии на тропах, ведущих к жилым норам, и возле их отверстий устанавливали 5–10 трапиковых живоловок. Приманкой служили куски моркови. Ловушки оставляли открытыми в течение всего светлого времени суток, проверку производили ежечасно. Отловы проводили в трех типах местообитаний, различающихся по степени антропогенной нагрузки:

1. Рабочая зона стационара, подвергающаяся значительной антропогенной нагрузке в течение всех сезонов года, но преимущественно летом, когда на территории стационара может одновременно находиться до 100 человек (научные сотрудники, обслуживающий персонал, студенты, школьники). Здесь расположены лабораторные и жилые строения, складские помещения, гаражи, вольеры. Помимо присутствия людей, факторами беспокойства могут быть вибрация почвы и шум от работающей техники, ночное освещение. Растительный покров деградирован, высока доля рудеральной растительности, однако деятельность человека создает дополнительные источники пищи.

2. Периферийная зона стационара, подвергающаяся умеренной нагрузке. Антропогенное воздействие связано с эксплуатацией лабораторного корпуса и нескольких подсобных помещений в летнее время, парковкой нескольких единиц авто- и мототехники. Присутствуют посадки культурных растений, однако доминирует естественная разнотравно-злаковая растительность.

3. Зона слабой нагрузки находится за пределами огороженной части стационара. На расстоянии около 100 м от точек отлова проходит автодорога, являющаяся источником шума, периодически выпасается скот. Преобладает естественная разнотравно-полынно-злаковая и кустарниковая растительность.

Всего за три дня работы было отловлено 67 особей узкочерепной полевки при примерно равном численном соотношении во всех трех местообитаниях. Половозрастной состав пойманных животных приведен в табл. 1.

Сразу после отлова животных подвергали визуальному осмотру для определения пола и репродуктивного статуса, взвешивали и отбирали пробу фекалий для последующего лабораторного анализа. Половозрелых особей выпускали в природу в точке поимки. Всех неполовозрелых зверьков (58 особей) после передержки доставили в ИСиЭЖ СО РАН для дальнейшего лабораторного содержания. Животных содержали в индивидуальных клетках размером 30 × 20 × 20 см с подстилкой из опилок и ватой в качестве гнездового материала в вентилируемом подвальном помещении с комфортной температурой (18–22°C) и фиксированным режимом освещения (16D:8L), имитирующим зимние условия существования.

Это было необходимо для того, чтобы предотвратить преждевременное половое созревание молодых зверьков, принадлежащих к позднелетней (зимующей) когорте, и направить их развитие по естественной онтогенетической траектории. Кором служили свежая морковь, зелень, сено и зерновая смесь. Пища и вода предлагались *ad lib*.

После месячной передержки в лаборатории животные были подвергнуты процедуре тестирования, включающей набор стандартных поведенческих тестов: открытое поле (3-минутный тест на круглой арене диаметром 63 см и высотой стенки 35 см [11]); черно-белая камера (5-минутный тест, животное помещается в темный отсек (25 × 15 × 25 см), соединенный проходом (3 × 3 см) со светлым отсеком (25 × 30 × 25 см) [12]); однополюе парные ссаживания (10-минутный тест на круглой нейтральной арене диаметром 50 см и высотой стенки 35 см [13]). Тесты проводили с интервалом 5 дней. Поведение животных фиксировали на видеокамеру (Panasonic HC-V720M), полученный видеоматериал по тестам открытое поле и черно-белая камера анализировали с помощью программы Noldus EthoVision 3.1, при парном ссаживании визуально регистрировали частоты отдельных элементов поведения. Затем у животных измеряли величину стандартного и максимального обмена. Через 1 и 3 мес. после отлова проводили контрольные взвешивания. Все павшие особи были вскрыты для установления возможной причины гибели.

Величины стандартного и максимального энергообмена, а также способность к поддержанию температурного гомеостаза измеряли в респирометре закрытого типа: стандартный обмен – в термонейтральной зоне ($+26 \pm 1^\circ\text{C}$), максимальный – в условиях 15-минутного охлаждения в гелиево-кислородной (80 : 20) смеси при температуре $6 \pm 1^\circ\text{C}$. До начала и сразу после окончания измерения максимального обмена у животных измеряли ректальную температуру тела [14].

Для оценки фонового уровня гормонов стресса определяли содержание метаболитов кортикостерона в фекалиях, собранных в ловушках при изъятии из них животных. Интервалы между проверками ловушек (1 ч) были значительно меньше, чем время, необходимое для попадания гормонов в фекалии [15], что позволяло избегать стрессирующего влияния процедуры отлова. Содержание метаболитов гормона в фекалиях определяли с помощью иммуноферментного анализа, по стандартной технологии, использованной нами в предыдущих исследованиях [16].

Для статистического анализа результатов применяли стандартные методы вариационной статистики (пакет Statistica 6.0). Сравнение кривых дожития проводили методом Каплана-Мейера. По количеству поведенческих актов агрессивного

и аффилиативного поведения в тестах парного ссаживания рассчитывали соответствующие индексы. Результаты остальных поведенческих тестов обрабатывали с использованием компонентного анализа. Исходя из вклада поведенческих актов, первые две компоненты, полученные при анализе результатов теста открытого поля, интерпретировали как двигательную активность и эмоциональность; в тесте черно-белая камера первую компоненту интерпретировали как исследовательскую активность, вторую – как эмоциональность. Совместное влияние местообитания и пола животного на значения рассматриваемых показателей оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, влияние местообитания на динамику массы тела – с помощью дисперсионного анализа с повторными измерениями. Множественные сравнения средних значений проводили на основании результатов дисперсионного анализа с использованием HSD теста Тьюки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Дисперсионный анализ с повторными измерениями показал, что достоверное влияние на изменчивость массы тела животных оказывает уровень антропогенной нагрузки ($F_{2,44} = 4.7$; $P < 0.05$) и его совместное действие с повторностью измерения ($F_{4,88} = 5.1$; $P < 0.01$). В момент отлова зверьки из местообитаний с разным уровнем антропогенной нагрузки не различались по массе тела. Однако через 1 и 3 мес. после отлова особи, обитавшие на территории стационара на участках с высокой антропогенной нагрузкой, весили значительно больше, чем особи из местообитаний с умеренной и слабой нагрузкой, расположенных соответственно на периферии стационара и за его пределами (рис. 1).

Основными зарегистрированными причинами смерти в первые 7 мес. лабораторного содержания были истощение, избыточное ожирение, патологии сердечно-сосудистой, респираторной и пищеварительной систем. Анализ кривых выживания выявил достоверное влияние уровня антропогенной нагрузки на дожитие узкочерепных полевок в лаборатории ($X^2 = 6.7$; $P < 0.05$). Кумулятивная доля выживших на конец февраля 2020 г. была минимальна для особей из местообитаний с высокой антропогенной нагрузкой (рис. 2).

Двухфакторный дисперсионный анализ при использовании в качестве независимых переменных пола животного и уровня антропогенной нагрузки не выявил достоверного влияния изучаемых факторов на частоту проявления поведенческих актов, отражающих двигательную активность и эмоциональность в тесте открытого поля, эмоциональность в тесте черно-белая камера и агрессивность в тесте парного ссаживания (во всех случаях

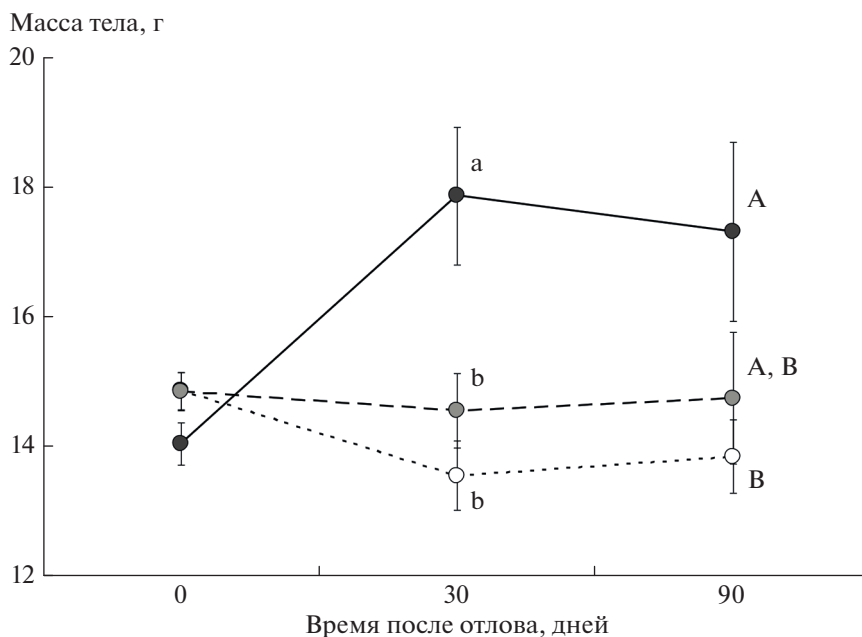


Рис. 1. Динамика массы тела при лабораторном содержании узкочерепных полевков из местообитаний с сильной (черные кружки, сплошная линия), умеренной (серые кружки, штрихпунктирная линия) и слабой (светлые кружки, пунктирная линия) нагрузкой. Случаи достоверных (Тьюки HSD тест; $P < 0.05$) различий средних значений массы тела, измеренной в одно и то же время, у особей из разных местообитаний помечены разными буквами.

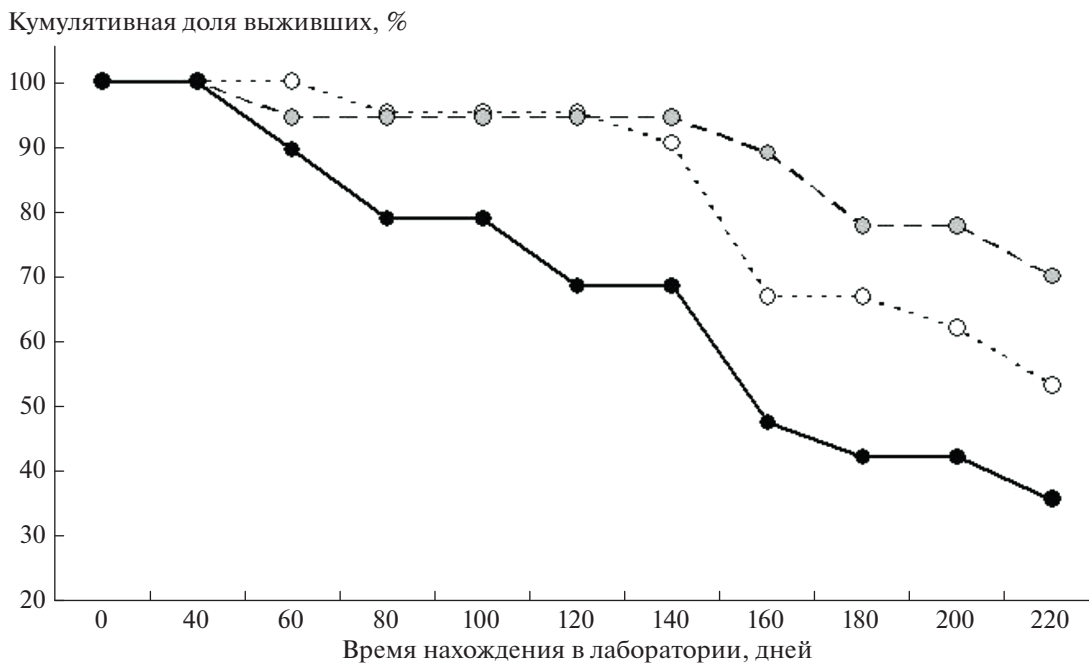


Рис. 2. Кумулятивная доля выживших особей из местообитаний с разной антропогенной нагрузкой при лабораторном содержании. Условные обозначения см. на рис. 1.

$P > 0.05$). Фактор антропогенной нагрузки оказывал достоверное влияние на исследовательскую активность в тесте черно-белая камера ($F_{2,47} = 3.7$; $P < 0.05$) и аффилиативное поведение животных в

тесте парного ссаживания ($F_{2,47} = 3.5$; $P < 0.05$). Особи из местообитаний с умеренной нагрузкой демонстрировали достоверно меньшее число актов исследовательского и достоверно большее

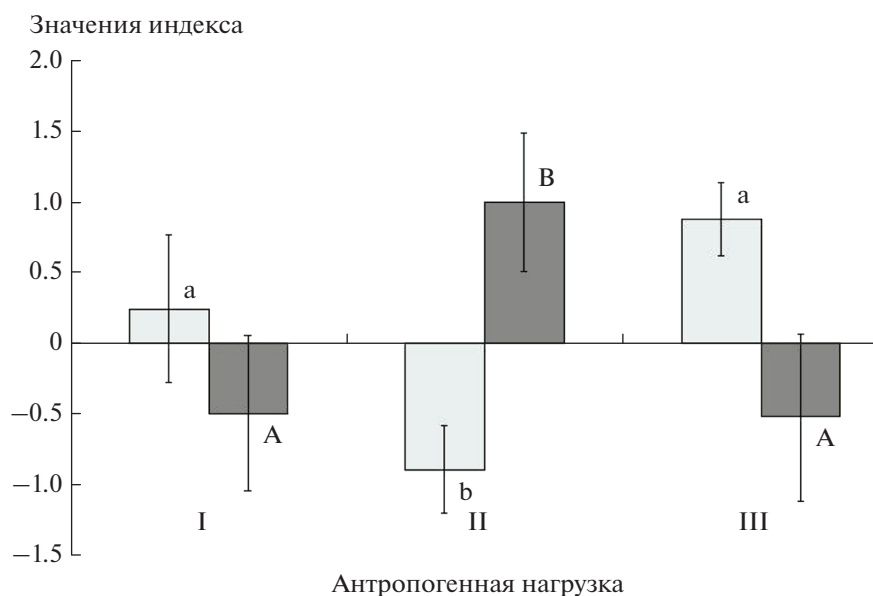


Рис. 3. Значения индексов исследовательского (светлые столбики) и affiliативного (темные столбики) поведения у особей из местообитаний с разной антропогенной нагрузкой: I – слабая, II – умеренная, III – сильная. Здесь и на рис. 4 случаи достоверных (Тьюки HSD тест; $P < 0.05$) различий средних значений одного и того же признака у особей из разных местообитаний помечены разными буквами.

число актов affiliативного поведения (рис. 3), чем особи остальных групп (тест Тьюки, $P < 0.05$).

Двухфакторный дисперсионный анализ не выявил влияния уровня антропогенной нагрузки на величину стандартного энергообмена, но показал значимый эффект пола животных ($F_{1,46} = 3.7$; $P < 0.05$): у самцов был достоверно более низкий стандартный обмен, чем у самок: 4.0 ± 0.2 и 4.5 ± 0.2 мл/г · ч соответственно ($t_{50} = 2.0$; $P < 0.05$). На величину максимального обмена достоверное влияние оказывала только степень антропогенной нагрузки ($F_{1,46} = 3.7$; $P < 0.05$): у особей из местообитания с высокой антропогенной нагрузкой были достоверно более низкие значения этого показателя (рис. 4), чем у особей двух других групп. Пол животного и степень антропогенной нагрузки на местообитание не оказывали статистически значимого влияния на разность ректальных температур, измеренных у животного до и после теста. Не выявлено статистически значимого влияния рассматриваемых факторов и на содержание метаболитов кортикостерона в фекалиях, собранных в живоловках в момент отлова в природе. Вместе с тем коэффициент вариации значений этого показателя у животных, отловленных в местообитаниях с высокой антропогенной нагрузкой (104.6%), был значительно выше, чем в местообитаниях с умеренной (73.6%) и низкой (57.5%) нагрузкой за счет выраженной правосторонней асимметрии частотного распределения значений.

Данные отловов в августе 2019 г. показывают, что, как и повсеместно в степной зоне Северной

Кулунды, в районе Карасукского стационара узкочерепная полевка является массовым видом грызунов [10]: на территории площадью около 6 га за три дня было отловлено 67 особей. И хотя учеты численности не входили в задачи исследования, тем не менее можно констатировать, что плотность популяции на данной территории как минимум превышает 10 особей на 1 га. Пространственно-этологическая структура изучаемой популяции типична для вида в целом: полевки формировали изолированные поселения, приуроченные к участкам предпочитаемой растительности. Количество отловленных в каждом таком поселении особей колебалось от 2 до 8, однако ограниченность периода отлова (не более 12 ч на одном месте) не позволила надежно оценить их состав. Тем не менее очевидно, что в конце лета в популяции численно преобладают неполовозрелые особи с примерно равным соотношением полов, как это было отмечено и в предыдущих исследованиях, посвященных изучению демографии узкочерепной полевки [9, 10]. Судя по встречаемости перезимовавших особей в отловах первой половины лета, продолжительность жизни зверьков позднелетних генераций в природе может достигать 12 мес., хотя значительная их часть погибает в течение холодного времени года по независящим от возраста причинам.

Можно предполагать, что в контролируемых условиях лаборатории риск гибели особи зависит от того, в каком состоянии она находилась в момент отлова, и прежде всего от ее исходного фи-

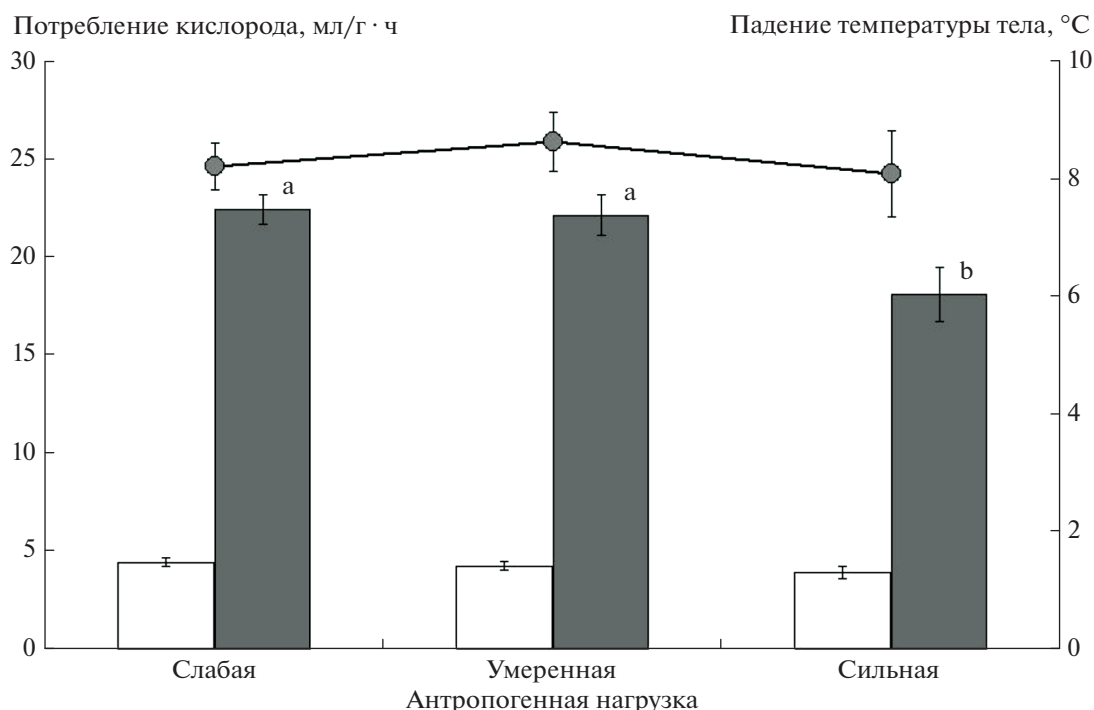


Рис. 4. Средние значения стандартного (светлые столбики), максимального (темные столбики) энергообмена и разности ректальных температур, измеренных до и после теста (линия), у особей из местообитаний с разной антропогенной нагрузкой.

зического состояния, упитанности, эндокринного и иммунного статуса.

Сравнение физического состояния, физиологического статуса и поведения узкочерепных полевок, отловленных в территориально смежных местообитаниях с разным уровнем антропогенной нагрузки, выявило существенные различия между населяющими их особями. Прежде всего это касается динамики массы тела, которая наряду с поведенческим репертуаром и уровнем стрессированности рассматривается как один из основных критериев благополучия животных при их содержании в неволе [17]. Неполовозрелые особи, отловленные на территории стационара в непосредственной близости от строений, по массе тела в момент отлова не отличались от особей, отловленных на периферии стационара и за его пределами, но быстро набирали массу и затем сохраняли ее на постоянном уровне в течение трех последующих месяцев. У особей, отловленных в местообитаниях с умеренной и слабой антропогенной нагрузкой, масса тела после отлова осталась неизменной или даже снижалась.

Можно предполагать, что на животных, живущих в непосредственной близости от человека, отлов и помещение в лабораторию не оказывают такого ощутимого стрессового воздействия, как на животных из естественных местообитаний. Оказавшись в комфортных условиях с неограни-

ченным доступом к калорийной пище, эти животные начали быстро накапливать жир. Наличие избыточного подкожного жира является значимым фактором терморегуляции, позволяя эндотермным животным поддерживать температурный гомеостаз без дополнительных энергозатрат на теплопродукцию [18]. Именно с этим, очевидно, связано отсутствие межгрупповых различий по разности ректальных температур, измеренных до и после холодного теста, при достоверно более низком уровне максимального обмена у особей из местообитаний с высокой антропогенной нагрузкой. Кроме того, необходимо учитывать, что жировая ткань является метаболически инертной и не влияет на величину энергообмена на уровне целого организма [19]. Тощую массу, более точно отражающую удельную интенсивность метаболизма, в данной работе мы не оценивали, но можно предполагать, что межгрупповые различия по этому показателю не были бы значительными.

Особи из местообитаний с разным уровнем антропогенной нагрузки достоверно не различались по фоновому уровню глюкокортикоидов, показателем которого является содержание метаболитов кортикостерона в фекалиях [20]. Тем не менее выраженная правосторонняя асимметрия распределения этого показателя у особей из местообитаний с высокой антропогенной нагрузкой

свидетельствует о том, что по крайней мере некоторые особи в момент отлова были достаточно сильно стрессированы. Поскольку временной промежуток от повышения секреторной активности надпочечников до поступления метаболитов глюкокортикоидов в фекалии составляет у мышевидных грызунов не менее 4–6 ч [15], можно полагать, что стресс в данном случае не был связан с процедурой отлова. Исходя из наблюдаемых частот распределения, можно предполагать, что особи, обитающие в непосредственной близости от строений, чаще других подвергаются стрессам, но достаточно быстро восстанавливают гормональный баланс.

Высокая стрессоустойчивость и быстрая адаптация к изъятию из естественной среды обитания узкочерепных полевок, живших рядом с человеком, не обеспечили, однако, их успешного выживания при длительном содержании в лаборатории. В первые месяцы после отлова смертность у особей, отловленных в местообитаниях с высокой антропогенной нагрузкой, была значительно выше, чем в двух других группах, однако причину их более высокой смертности при визуальном осмотре выявить не удалось. Лишь в одном случае гибель могла быть связана с избыточным ожирением. Тем не менее полученные данные отчетливо показывают, что обучение животного рядом с человеком еще не является гарантией его успешного содержания в неволе.

Интересны и результаты анализа поведения узкочерепных полевок в стандартных лабораторных тестах. В целом поведенческая реакция животных на экспериментально смоделированные эмоциональные стрессоры была однотипной, однако по ряду показателей животные из местообитаний с умеренной антропогенной нагрузкой достоверно отличались от остальных, демонстрируя пониженную исследовательскую мотивацию и большее “миролюбие” по отношению к конспецификам. Это свидетельствует о преобладании проактивного (пугливого) поведенческого типа [21] в местообитаниях, где контакты с человеком носят спорадический характер. Следует отметить, что именно эти особи лучше всего выживали в лаборатории в первые месяцы после отлова.

При анализе полученных результатов неизбежно возникает вопрос о непосредственных механизмах наблюдаемых различий по устойчивости животных к действию антропогенных факторов. Территориальная близость точек отлова и отсутствие естественных преград между ними исключают возможность существования нескольких изолированных и генетически разнородных внутривидовых группировок с разнонаправленными векторами отбора на стрессоустойчивость. С другой стороны, можно предположить, что расселение молодых зверьков в неоднородном

пространстве происходит направленно — в соответствии с их индивидуальными психофизиологическими особенностями: пугливые особи выселяются за пределы стационара, а более устойчивые к действию стрессоров перемещаются (или вытесняются) в зону с высокой антропогенной нагрузкой.

Следует также учитывать, что многие поведенческие и физиологические характеристики у млекопитающих программируются в раннем онтогенезе под воздействием стресс-стимулов, опосредованных реакцией материнского организма [22]. Поскольку объектами исследования были молодые зверьки, возраст которых на момент отлова не превышал 1–1.5 мес., можно предполагать, что их текущее физиологическое и эмоциональное состояние отражало интегрированную стрессированность беременных самок, величина которой варьировала в зависимости от местоположения колонии. Не исключено, что долгосрочные последствия стрессов, испытанных на ранних этапах онтогенеза, являлись одной из причин пониженной выживаемости зверьков, отловленных в местообитаниях с высокой антропогенной нагрузкой, при их лабораторном содержании.

Таким образом, при попытке выявить у узкочерепной полевки фенотип, оптимальный для лабораторного содержания, мы столкнулись с парадоксальным результатом. Особи, обитающие в условиях высокой антропогенной нагрузки и чаще других контактирующие с человеком, легче переносят отлов и транспортировку, однако по неясным до конца причинам имеют достаточно низкую остаточную продолжительность жизни в неволе. Наиболее пригодными для доместикации оказались узкочерепные полки, обитающие в условиях умеренной антропогенной нагрузки.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-04-00929). Авторы благодарят В.А. Шилов за содействие в организации полевых работ, И.А. Поликарпова и А.А. Халина — за помощь в получении фактических данных.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов. Методы отлова и содержания животных были адаптированы к особенностям биологии исследуемого вида, чтобы свести к минимуму вредные и стрессовые последствия содержания в неволе. Климатические режимы в лабораторных помещениях были комфортными для животных, рацион был сбалансированным и включал все питательные вещества, необходимые для нормального роста и развития. Помещения периодически стерилизовались с помощью кварцевой лампы. Фактор беспокойства был сведен к минимуму. Все экспериментальные процедуры выполнялись с осторожностью и в соответствии с местными и национальными законодательными требованиями. Протокол работы, утвержденный комиссией

по этике ИСиЭЖ СО РАН, соответствует положениям Хельсинкской декларации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *McKinney M.L.* Urbanization, biodiversity, and conservation: The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems // *Bioscience*. 2002. V. 52. № 10. P. 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052)
2. *Bonier F.* Hormones in the city: endocrine ecology of urban birds // *Hormones and Behavior*. 2012. V. 61. № 5. P. 763–772. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.03.016>
3. *Mason G.J.* Species differences in responses to captivity: stress, welfare and the comparative method // *Trends in Ecology & Evolution*. 2010. V. 25. № 12. P. 713–721. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.011>
4. *Walker M.D., Duggan G., Roulston N.* et al. Negative affective states and their effects on morbidity, mortality and longevity // *Animal Welfare*. 2012. V. 21. P. 497–509. <https://doi.org/10.7120/09627286.21.4.497>
5. *Беляев Д.К., Транезов О.В.* Связь селекционного изменения поведения с репродуктивными функциями у американской норки // *Журн. общ. биол.* 1986. Т. 47. № 4. С. 445–450.
6. *Трут Л.Н.* Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // *Вавиловский журн. генетики и селекции*. 2008. Т. 12. № 1-2. С. 7–18.
7. *Mal'kova M.G., Pal'chekh N.A., Yakimenko V.V., Kuz'min I.V.* The spatiotemporal structure of rodent populations in the Steppe Zone of Western Siberia // *Rus. J. of Ecology*. 2004. V. 35. № 1. P. 27–34.
8. *Дунал Т.А.* Мелкие млекопитающие // Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. С. 234–239.
9. *Pal'chekh N.A., Mal'kova M.G., Kuz'min I.V., Yakimenko V.V.* The structure of narrow-skulled vole (*Microtus gregalis* Pall.) colonies in Western Siberia // *Rus. J. of Ecology*. 2003. V. 34. № 5. P. 327–331.
10. *Задубровский П.А., Задубровская И.В., Потапов М.А.* и др. Типы поселений узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*) в Северной Кулунде и сезонная динамика их демографического состава // *Экология*. 2016. Т. 1. С. 71–76. <https://doi.org/10.7868/S0367059716010157>
11. *Задубровский П.А., Степанова А.В., Лопатина Н.В., Литвинов Ю.Н.* Поведение неполовозрелых скальных полевков двух видов (*Alticola strelzowi* и *A. tuvinicus*) в тесте “открытое поле” // *Сибирский экологич. журн.* 2017. Т. 24. № 3. С. 257–263. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170303>
12. *Costall B., Jones B.J., Kelly M.E.* et al. Exploration of mice in a black and white box: validation as a model of anxiety // *Pharmacol. Biochem. Behav.* 1989. V. 32. № 3. P. 777–785. [https://doi.org/10.1016/0091-3057\(89\)90033-6](https://doi.org/10.1016/0091-3057(89)90033-6)
13. *Потапов М.А., Задубровский П.А., Задубровская И.В.* и др. Мирнолюбивое и агрессивное поведение как факторы формирования видоспецифических семейно-групповых отношений у грызунов // *Докл. РАН*. 2014. Т. 454. № 4. С. 491–493. <https://doi.org/10.7868/S0869565214040306>
14. *Поликарпов И.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., Новиков Е.А.* Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // *Журн. общ. биол.* 2016. Т. 77. № 4. С. 284–292.
15. *Harper J.M., Austad S.N.* Fecal glucocorticoids: a non-invasive method of measuring adrenal activity in wild and captive rodents // *Physiological and Biochemical Zoology*. 2000. V. 73. № 1. P. 12–22. <https://doi.org/10.1086/316721>
16. *Novikov E., Kondratyuk E., Petrovski D.* et al. Reproduction, aging and mortality rate in social subterranean mole voles (*Ellobius talpinus* Pall.) // *Biogerontology*. 2015. V. 16. № 6. P. 723–732. <https://doi.org/10.1007/s10522-015-9592-x>
17. *The Welfare of Laboratory Animals.* Springer, 2007. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2271-5>
18. *Шмидт-Нельсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Т. 1. 416 с.
19. *Miller A.T. Jr., Blyth C.S.* Lean body mass as a metabolic reference standard // *J. of Applied Physiology*. 1953. V. 5. № 7. P. 311–316.
20. *Touma C., Palme R.* Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: the importance of validation // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2005. V. 1046. № 1. P. 54–74. <https://doi.org/10.1196/annals.1343.006>
21. *Réale D., Garant D., Humphries M.M.* et al. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level // *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sci.* 2010. V. 365. № 1560. P. 4051–4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
22. *Роговин К.А.* Стресс в раннем онтогенезе как адаптивное явление // *Журн. общ. биол.* 2019. Т. 80. № 2. С. 95–123. <https://doi.org/10.1134/S0044459619020064>

УДК 591.5

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ (CARNIVORA: PHOCIDAE) В УСТЬЕ ЗАЛИВА ПИЛЬТУН (о. САХАЛИН)

© 2021 г. П. А. Пермяков^а, *, А. М. Трухин^а

^аТихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
Россия 690041 Приморский край, г. Владивосток, ул. Балтийская, 43

*e-mail: ampermax@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2020 г.

После доработки 06.07.2020 г.

Принята к публикации 25.01.2021 г.

Исследование антропогенного воздействия на береговую агрегацию настоящих тюленей выполнено на лежбище, расположенном в устье залива Пильтун (северо-восток о-ва Сахалин). В безледовый период на лежбище залегают три вида пагофильных тюленей: морской заяц, кольчатая нерпа и ларга. Общее время наблюдений составило 492 сут – с июня по октябрь 2014–2017 гг. За это время было зарегистрировано 2445 случаев появления людей и транспортных средств вблизи лежбища, из них 514 были связаны с причинением тюленям беспокойства. Выявлено семь основных факторов антропогенного беспокойства, оценена степень беспокойства, причиняемого каждым фактором.

Ключевые слова: лахтак, акиба, ларга, безледовый период, лежбище, антропогенное беспокойство

DOI: 10.31857/S0367059721040089

Хозяйственная деятельность человека в местах обитания настоящих тюленей (Phocidae Gray, 1821) неразрывно связана с причинением беспокойства животным. Под беспокойством понимают действие внешних факторов, приводящее к изменению нормального поведения [1]. Измененное поведение может препятствовать нормальному протеканию таких важных этапов годового цикла, как репродукция, выкармливание потомства, линька и т.д., и ведет к росту индивидуальных энергетических затрат, что не может не оказывать негативного влияния на популяции тюленей в целом [2, 3]. Большая часть исследований по антропогенному беспокойству лаастоногих затрагивает влияние туристической активности на этих животных, причем изучались лишь немногие виды – обыкновенный тюлень (*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758), серый тюлень (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791), тюлень Уэдделла (*Leptonychotes weddellii* Lesson, 1826) [2, 4–8]. Дальневосточные фоциды слабо изучены в этом отношении.

Крупнейшее на о-ве Сахалин лежбище настоящих тюленей расположено в устье зал. Пильтун. В безледовый период его одновременно используют три вида пагофильных тюленей: морской заяц, или лахтак (*Erignathus barbatus* Erxleben, 1777), кольчатая нерпа, или акиба (*Pusa hispida* Schreber, 1775) и пестрая нерпа, или ларга (*Phoca largha* Pallas, 1811) [9, 10]. Лежбище используется ежегодно

на протяжении нескольких месяцев, пока береговая линия свободна ото льда.

Освоение биологических и минеральных ресурсов северного Сахалина сопровождалось появлением и работой вдоль побережья рыболовных артелей, установкой на шельфе буровых платформ, строительством береговой инфраструктуры и т.п. Неизбежным следствием промышленного развития района стал рост антропогенного воздействия на пильтунское скопление тюленей [11]. Помимо влияния индустриальных мероприятий, связанных с рыбным промыслом, нефтедобычей и т.п., заметно выросла частота появления у лежбища местного населения и туристов, поскольку строительство автодорожной сети повысило доступность района для легкового транспорта.

Во второй половине 1990-х гг. в устье зал. Пильтун были проведены исследования лежбища тюленей, однако вопросу антропогенного воздействия было уделено мало внимания. В качестве основных факторов беспокойства называли моторные лодки и вертолеты; кроме того, отмечали, что воздействие со стороны человека происходило в заливе постоянно, а интенсивность антропогенного пресса нарастала [11, 12].

Возможный рост беспокойства людьми пильтунской агрегации тюленей прогнозировался с началом строительства в 2015 г. в районе пос. Одопту (в 40 км от устья зал. Пильтун) комплекса нефтедобычи. Для выработки рекомендаций по сниже-

Таблица 1. Антропогенная активность вблизи лежбища тюленей в устье зал. Пильтун (2014–2017 гг.)

| Показатель | 2014 г. | 2015 г. | 2016 г. | 2017 г. | Всего |
|--|---------------|------------|------------|------------|------------|
| Продолжительность наблюдений, сут | 114 | 124 | 128 | 126 | 492 |
| Появление транспорта и пешеходов вблизи от лежбища, число случаев | 523 | 677 | 687 | 558 | 2445 |
| Частота регистраций людей вблизи от лежбища, число случаев в сутки | 5* (1–8)** | 4 (1–9) | 5 (2–8) | 3 (1–8) | 4 (1–8) |
| Причинение тюленям значительного беспокойства, число случаев | 115 | 188 | 123 | 88 | 514 |

* Медиана (Me).

** Интерквартильный диапазон (IQR).

нию возможного влияния строительных работ на пильтунское лежбище фотид в 2014 г. в устье залива было начато разностороннее изучение местного берегового скопления.

Целью данной работы было оценить степень антропогенного беспокойства, причиняемого скоплению тюленей в зал. Пильтун различными видами транспорта и пешеходами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование было выполнено в летне-осенние периоды 2014–2017 гг. Наблюдения вели со смотровой площадки маяка, расположенного в 1 км от устья залива. Во время наблюдений использовали оптические приборы Nikon (бинокли 8 × 40 и 20–60-кратную подзорную трубу). Фотоподтверждение эпизодов беспокойства тюленей вели при помощи камеры Nikon D810 со сменным объективом Tamron 150–600 мм. Общее время наблюдений составило 492 сут (табл. 1). За это время зарегистрировано 2445 случаев появления людей вблизи лежбища.

В целях количественной оценки беспокойства тюленей человеком регистрировали все случаи появления вблизи лежбища транспорта или пешеходов. Для дальнейшей статистической обработки использовали случаи, учтенные в пределах определенных радиусов от тюленей, которые рассчитывали, опираясь на существующие представления [6, 13]: для пешеходов они составили 200 м, для летательных аппаратов – 1500 м, для остальных видов транспорта – 500 м. Весь транспорт подразделяли на категории (также – “факторы антропогенного беспокойства”): легковой автотранспорт (квадроциклы, легковые автомобили и пр.), грузовой автотранспорт (грузовые автомобили, вездеходы и пр.), маломерные суда (моторные лодки, катера и пр.), вспомогательные суда (буксиры, плашкоуты и пр.), крупнотоннажные суда (океанические баржи, сухогрузы, теплоходы и пр.), летательные аппараты (вертолеты, БПЛА и пр.) и пешеходы.

В качестве маркера наступления беспокойства у тюленей использовали частоту сходов тюленей в воду под воздействием антропогенной активности. Выделяли два уровня реакции тюленей. Под слабой реакцией подразумевали отсутствие явно-го беспокойства в ответ на раздражитель. В подобных случаях тюлени могли настораживаться (поднимать головы, искать источник угрозы), но не покидали лежбище либо сходили только единичные особи. Под значительным беспокойством понимали случаи схода в воду всей залежки или значительной ее части (>10% залегающих особей). Следует отметить, что лахтаки демонстрировали заметно меньшую склонность к паническим сходам по сравнению с тюленями двух других видов. Тем не менее они были склонны покидать сушу при сходе в воду акибы, с которой часто формировали совместные залежки. В целом из-за малочисленности лахтака на лежбище особенности его реагирования на присутствие человека не повлияли на полученные нами результаты.

Заметим, что лежбище тюленей зал. Пильтун не имеет статуса особо охраняемого природного объекта, отчего использование местного воздушного пространства летательными аппаратами до недавнего времени не ограничивалось. По результатам первого рабочего сезона нами была дана рекомендация ограничить воздушный коридор высотой 600 м, что по нашим наблюдениям было достаточным для снижения до минимума беспокойства тюленей. Таким же образом рекомендации для снижения потенциального отрицательного воздействия на тюленей были даны операторам крупнотоннажных судов. Рекомендации учитывали особенности суточной динамики численности местной агрегации тюленей (снижение численности береговой агрегации тюленей при высоком приливе и в ночное время суток [10, 11]); работу крупнотоннажных судов в лимане было предложено приурочить ко времени максимальных приливов в темное и/или сумеречное время суток. В ходе работ наблюдатели отслеживали исполнение данных рекомендаций.

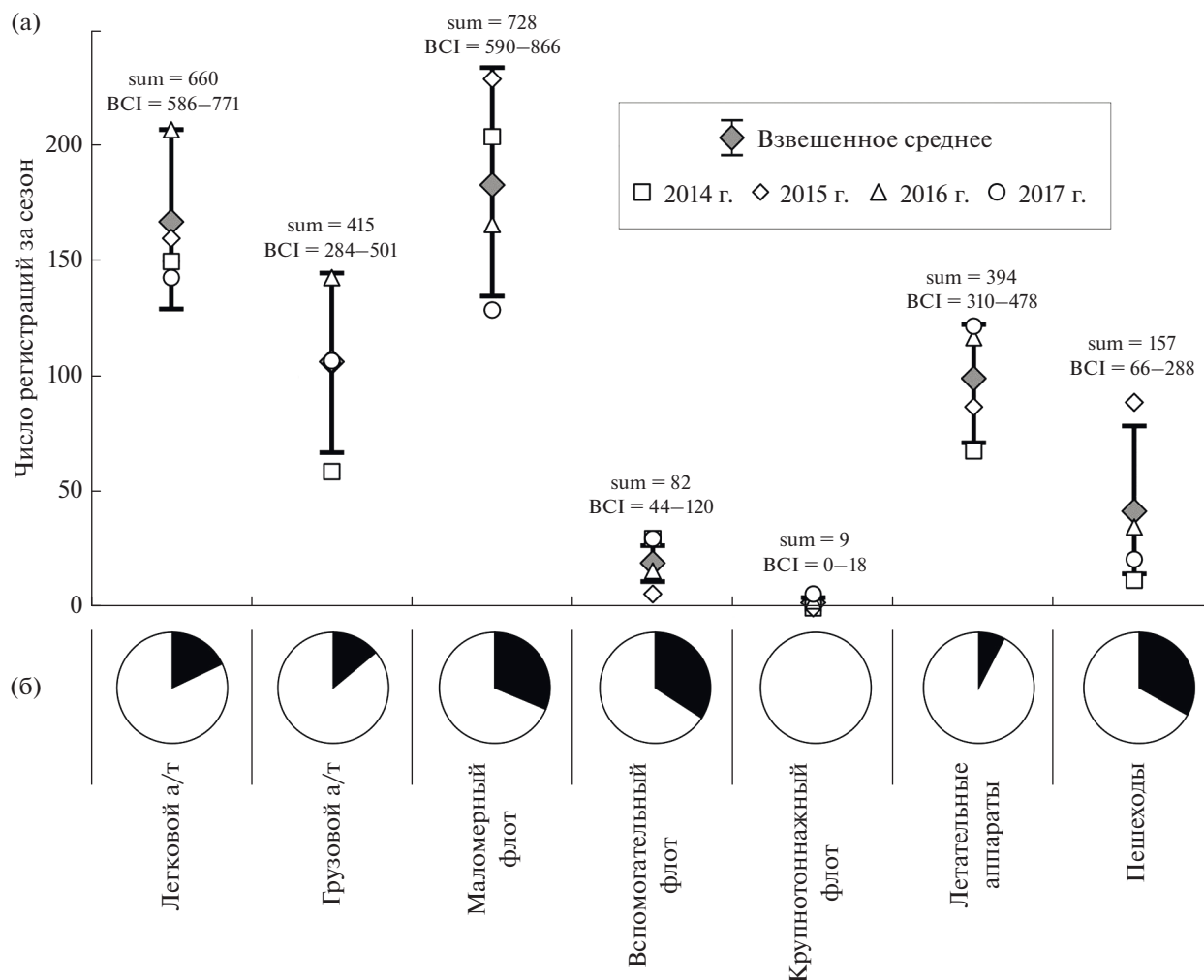


Рис. 1. Антропогенное воздействие на агрегацию тюленей по категориям транспорта (а): размахом указаны взвешенные средние и доверительные интервалы для взвешенных средних (перцентильный бутстреп), приведены суммарные значения по регистрациям за 2014–2017 гг. (sum) и доверительные интервалы для суммарных значений (BCI, перцентильный бутстреп); б – вероятность причинения тюленям значительного беспокойства (черные сектора) для каждой категории транспорта.

В качестве оценки центральной тенденции при описании данных использовали медиану (Me) и интерквартильный диапазон (IQR). Доверительные интервалы (95%) рассчитывали методом перцентильного бутстрепа (BCI, bootstrapped confidence interval) [14]. Статистическую обработку данных выполнили средствами MS Excel и статистического пакета GraphPad Prism.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Антропогенную активность регистрировали в районе лежбища почти ежедневно (Me = 4 регистрации/день; IQR = 1–8 регистраций/день) (табл. 1). Общее число регистраций с 2014 г. по 2017 г. составило sum = 2445 (от 523 до 687 регистраций за сезон). Источники беспокойства различались по количеству сезонных регистраций.

Наиболее обычными категориями транспорта в районе лежбища были маломерные суда (sum = 728) и легковой автотранспорт (sum = 660) (рис. 1а). За ними следовали грузовой автотранспорт (sum = 415) и летательные аппараты (sum = 394). Реже всего в районе лежбища регистрировали пешеходов (sum = 157), вспомогательные суда (sum = 82) и крупнотоннажные корабли (sum = 9).

В целом доля случаев (P), приведших к значительному беспокойству тюленей, составила 0.21 (BCI = 0.17–0.25). Вероятность причинения тюленям значительного беспокойства была неравноценной для различных категорий антропогенных раздражителей (рис. 1б). Наиболее высоким этот показатель был у пешеходов ($P = 0.33$, BCI = 0.15–0.54), кораблей вспомогательного флота ($P = 0.34$, BCI = 0.22–0.46) и маломерных судов ($P = 0.31$, BCI = 0.21–0.45). Реже беспокойство у

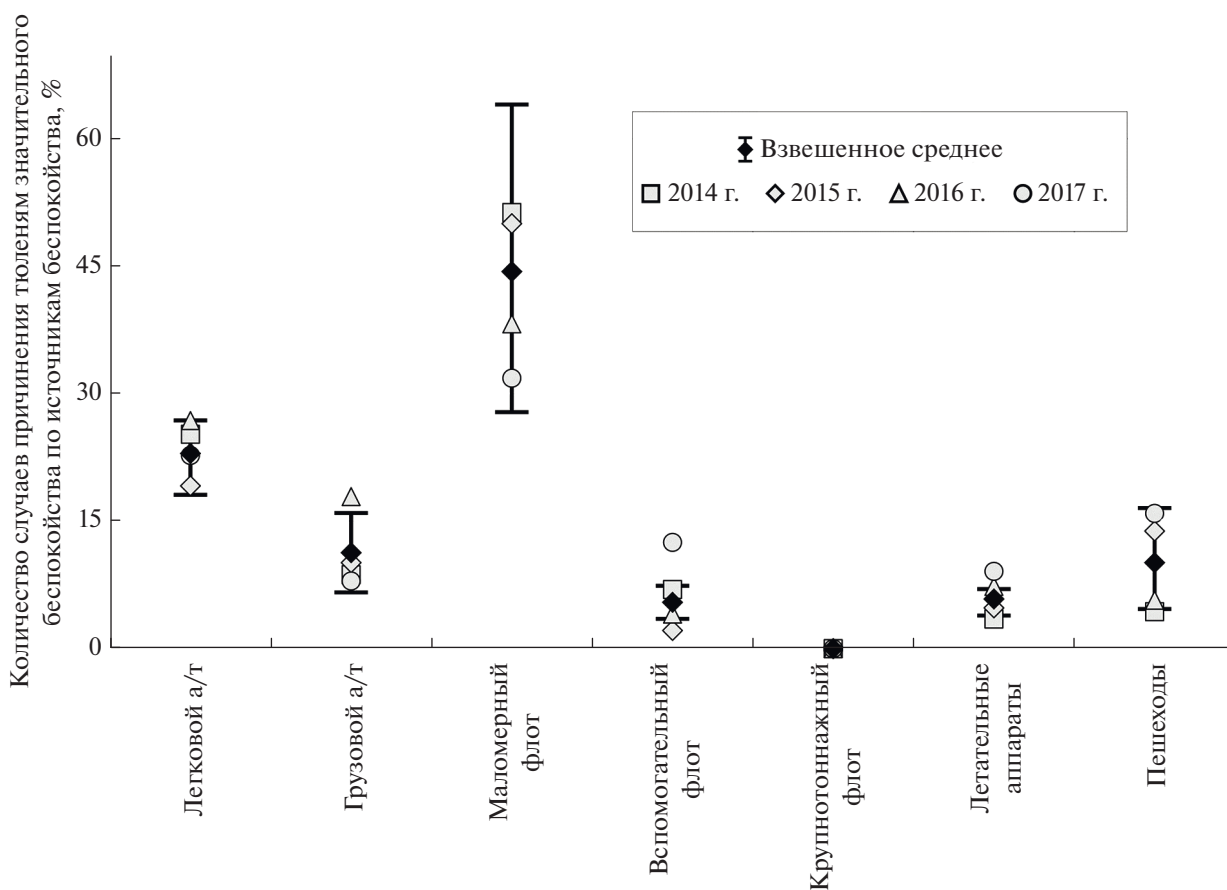


Рис. 2. Распределение случаев причинения тюленям значительного беспокойства разными категориями транспорта. Размахом указаны взвешенные средние и доверительные интервалы для взвешенных средних (перцентильный бутстреп).

тюленей вызывали легковой ($P = 0.18$, $BCI = 0.14-0.21$) и грузовой ($P = 0.14$, $BCI = 0.08-0.20$) автотранспорт. На появление в районе лежбища летательных аппаратов тюлени реагировали слабо ($P = 0.08$, $BCI = 0.05-0.09$). Крупнотоннажные корабли не вызывали реакции у тюленей, поскольку близко к берегу не подходили.

Всего за четыре сезона наблюдений было зарегистрировано 514 случаев причинения тюленям значительного беспокойства (см. табл. 1). Наибольшее число таких эпизодов было связано с лодками и катерами ($BCI = 28-64\%$) (рис. 2). На легковые автомобили пришлось примерно четверть эпизодов беспокойства тюленей ($BCI = 18-27\%$), несколько меньшее значение имели грузовой автотранспорт и пешеходы ($BCI = 7-16\%$ и $BCI = 5-17\%$ соответственно). Минимальным было давление со стороны кораблей вспомогательного флота и летательных аппаратов ($BCI = 4-7\%$ в обоих случаях). Крупнотоннажный флот не причинял беспокойства береговому скоплению тюленей.

В данный момент лежбище зал. Пильтун используется крупнейшей береговой агрегацией настоящих тюленей на о-ве Сахалин. Численность залегающих на нем тюленей заметно возросла между 1999 г. и 2014–2017 гг. ($Me = 172$ особи ($BCI = 126-256$ особей) в 1999 г. против $Me = 559$ особей ($BCI = 509-612$ особей) в 2014–2017 гг. [11, 15]). Скорее всего, рост численности произошел независимо от изменения уровня антропогенной активности и был обусловлен восстановлением популяций дальневосточных тюленей ледовых форм после отмены судового коммерческого промысла этих животных к концу прошлого столетия [16].

Ежегодно регистрировали более 500 случаев антропогенного воздействия на лежбище и его обитателей, при этом пятая часть всех случаев была сопряжена с причинением тюленям значительного беспокойства. К сожалению, данную оценку сложно вписать в исторический контекст из-за ограниченности специализированных исследований в зал. Пильтун в конце прошлого–начале нынешнего века. В опубликованных работах имеются качественные описания факторов ан-

тропогенного беспокойства [11, 12], что, с одной стороны, позволяет констатировать появление новых факторов беспокойства в последнее время (см. ниже), но, с другой, ничего не говорит о количественном выражении антропогенного воздействия в прошлом.

В начале 2000-х гг. в качестве основных источников беспокойства тюленей называли маломерный флот и летательные аппараты [11, 12]. Оба эти фактора по-прежнему действуют в районе залива, но в последние годы по мере увеличения туристической доступности района вследствие появления дорог, а также по мере его промышленного освоения к числу факторов добавились такие новые категории транспорта, как легковые автомобили и вспомогательные суда. Моторные лодки и катера по-прежнему остаются наиболее обычным видом транспортных средств на акватории залива. Для перемещающихся в лодках рыбаков и туристов нередко характерно умышленное причинение беспокойства тюленям в залежках, в том числе из хулиганских побуждений [17]. Крайне негативно на тюленей влияло перемещение водного транспорта в пределах 200 м от лежбища с ускорением, резкими переменаами направления галсов и изменениями скорости движения. Связанное с этим изменение звука работающего двигателя обычно приводило к паническому покиданию тюленями лежбища. Как одно из наиболее популярных средств передвижения и в качестве генератора повышенных техногенных шумов маломерный флот был главным источником беспокойства тюленей в нашем исследовании.

Свидетельством роста антропогенного беспокойства в районе лежбища может служить появление за последние полтора десятилетия новых видов человеческой активности. Так, в нашем исследовании джипы и грузовики оказались в числе наиболее часто регистрируемых наземных транспортных средств. Вероятность причинения тюленям беспокойства со стороны как легковых, так и грузовых автомобилей была низкой, что согласуется с опубликованными оценками беспокойства фотид на других лежбищах [6]. Отчасти это объясняется тем, что перемещение автотранспорта вблизи лежбища происходит по одним и тем же траекториям (дорогам), поэтому при отсутствии непосредственной угрозы происходило привыкание тюленей к данным факторам беспокойства. В целом уровень беспокойства, причиняемого животным как легковым, так грузовым автотранспортом, был умеренным.

В большинстве случаев отдельные люди или группы прибывали в район лежбища на автомобилях или лодках, затем покидали транспорт и целенаправленно приближались к тюленям для наблюдения за животными. Пешеходы почти всегда стремились подойти к животным на мини-

мальное расстояние, при этом бодрствующие тюлени демонстрировали настороженность уже с дистанций более 200 м и поголовно сходили в воду при приближении к ним людей ближе чем на 50 м. Острая реакция на пешеходов довольно характерна для залегающих на берегу тюленей [5, 6]. Это может быть связано с тем, что приближающиеся к тюленям люди отчасти имитируют поведение, свойственное хищникам. Схожее объяснение было предложено в отношении острой реакции тюленей на каяки [18]. В отдельных случаях пешеходы были вооружены огнестрельным оружием. Стрельбу в районе лежбища вели как по пернатой дичи, так и в направлении тюленей (в целях спугивания или добычи) [19, 20]. Известно, что стрельба вблизи мест залегания тюленей может иметь крайне негативные последствия для береговой агрегации [21]. Несмотря на высокую вероятность спугивания тюленей, уровень причиняемого пешеходами беспокойства был умеренным, поскольку их регистрации вблизи от лежбища происходили сравнительно редко из-за труднодоступности основных участков лежбища для людей, лишенных собственного транспорта.

Действия вспомогательных и крупнотоннажных судов, включая суда океанического класса, связаны с туризмом, логистическими операциями Тихоокеанского флота и промышленными разработками. К категории вспомогательных судов относили различные буксиры, самоходные плашкоуты и научно-исследовательские суда. Операции, проводимые судами вспомогательного флота, могли с высокой степенью вероятности причинять тюленям значительное беспокойство, поскольку почти во всех случаях были продолжительными. Однако в акватории залива вспомогательные суда появлялись редко, поэтому уровень оказываемого ими беспокойства оставался в целом небольшим. Соблюдение данных нами рекомендаций позволило исключить причинение тюленям беспокойства крупнотоннажными судами, которые в нашем исследовании были представлены курсирующими через устье залива океаническими баржами.

Вертолеты причиняли тюленям минимальное беспокойство. Предположительно это стало следствием соблюдения данных нами рекомендаций по изменению трасс пролетов авиатехники вдали от лежбища, на высоте не менее 600 м. На конец 1990-х гг. количественные оценки данного фактора беспокойства отсутствуют, поэтому судить о его многолетней динамике невозможно. Можно только предполагать, что два десятилетия назад авиация в районе лежбища использовалась значительно реже из-за несравненно меньшей интенсивности работ, проводимых местной индустрией.

За последние полтора–два десятилетия присутствие человека в устье зал. Пильтун возросло. Наиболее значимым источником беспокойства тюленей стал лодочный транспорт. Менее важную, но также заметную роль играют легковые автомобили. Остальные категории транспорта оказывают слабое беспокойство либо не оказывают его вовсе, поскольку соответствующий им транспорт редко появляется вблизи лежбища или для него характерна низкая вероятность причинения тюленям значительного беспокойства. Несмотря на постоянную близость человека и его возрастающую активность в устье залива, лежбище настоящих тюленей зал. Пильтун остается крупнейшим на о-ве Сахалин.

Работа выполнена сотрудниками Тихоокеанского океанологического института ДВО РАН в рамках темы государственного задания № АААА-А17-117030110038-5, на средства и при организационной поддержке компании Эксон Нефтегаз Лимитед.

Авторы признательны сотрудникам ЭНЛ М. Свиндоллу (M. Swindoll), Э.Н. Калинину, В.В. Ефремову, С.П. Стародымову, Е.В. Вяткиной, работа которых в значительной степени способствовала успешному выполнению нашего исследования. Г.В. Думенко решала проблемы, связанные с логистикой. Отдельная благодарность командованию войсковой части № 13178, предоставившему возможность проживания научной группы на Пильтунском маяке и начальнику маяка Д.А. Рожно за помощь в организации быта. Дополнительную полезную информацию предоставляли нам в разное время А.В. Бобков, В.В. Вертянкин, В.В. Черницын, С.В. Фомин, А.А. Шестаков, П. ван дер Волф (P. van der Wolf), а также А.Е. Волков, О.А. Сыченко и участники руководимой ими группы IFAW. В разное время с 2015 г. по 2017 г. в состав полевых групп, помимо авторов данной статьи, входили В.Г. Кавозг, П.Г. Маметьев, Н.В. Сулягин. Отдельную благодарность за помощь в сборе материалов авторы выражают А.И. Чеснокову. Авторы благодарят рецензента, корректная и объективная критика которого позволила значительно улучшить текст рукописи.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Suryan R.M., Harvey J.T.* Variability in reactions of Pacific harbor seals, *Phoca vitulina richardsi*, to disturbance // *Fishery Bulletin*. 1999. V. 97. № 2. P. 332–339. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-128.1>
2. *Kovacs K.M., Innes S.* The Impact of Tourism on Harp Seals (*Phoca groenlandica*) in the Gulf of St. Lawrence, Canada // *Applied Animal Behaviour Sci.* 1990. V. 26. P. 15–26. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(90\)90083-P](https://doi.org/10.1016/0168-1591(90)90083-P)
3. *Paterson W., Sparling C.E., Thompson D.* et al. Seals like it hot: Changes in surface temperature of harbour seals (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult // *J. of Thermal Biology*. 2012. V. 37. P. 454–461. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.03.004>
4. *Young C., Gende S.M., Harvey J.T.* Effects of vessels on harbor seals in Glacier Bay national park // *Tourism in Marine Environments*. 2014. V. 10. № 1–2. P. 5–20. <https://doi.org/10.3727/154427314X14056884441626>
5. *van Polanen Petel T., Giese M., Hindell M.* A preliminary investigation of the effect of repeated pedestrian approaches to Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) // *Applied Animal Behaviour Sci.* 2008. V. 112. P. 205–211. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2007.07.005>
6. *Osinga N., Nussbaum S.B., Brakefield P.M.* et al. Response of common seals (*Phoca vitulina*) to human disturbances in the Dollard estuary of the Wadden Sea // *Mammalian Biology*. 2012. V. 77. № 4. P. 281–287. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.02.005>
7. *Wilson S.C.* The impact of human disturbance at seal haul-outs: A literature review for the Seal Conservation Society, 2013. 43 p.
8. *Cates K., Acevedo-Gutiérrez A.* Harbor seal (*Phoca vitulina*) Tolerance to vessels under different levels of boat traffic // *Aquatic Mammals*. 2017. V. 43. № 2. P. 193–200. <https://doi.org/10.1578/AM.43.2.2017.193>
9. *Трухин А.М.* Поливидовые береговые лежбища ледовых форм тюленей и методы идентификации их видового состава // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 2001. С. 242–243.
10. *Bradford A.L., Weller D.W.* Spotted seal haul-out patterns in a coastal lagoon on Sakhalin Island, Russia // *Mammal Study*. 2005. V. 30. P. 145–149. [https://doi.org/10.3106/1348-6160\(2005\)30\[145:SSH-PIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3106/1348-6160(2005)30[145:SSH-PIA]2.0.CO;2)
11. *Трухин А.М., Блохин С.А.* Особенности функционирования поливидового лежбища настоящих тюленей (Phocidae) в районе добычи углеводородного сырья на шельфе острова Сахалин // *Экология*. 2003. № 4. С. 316–322.
12. *Соболевский Е.И.* Распределение численности тюленей в заливе Пильтун (Северо-Восточный Сахалин) в летне-осенний период // *Биология моря*. 2004. Т. 30. Вып. 4. С. 312–315. <https://doi.org/10.1134/S0134347519010108>
13. *Born E.W., Riget F.F., Dietz R.* Escape responses of hauled out ringed seals (*Phoca hispida*) to aircraft disturbance // *Polar Biology*. 1999. V. 21. № 3. P. 171–178. <https://doi.org/10.1007/s003000050349>
14. *Efron B., Tibshirani R.J.* An Introduction to the Bootstrap. London: Chapman & Hall, 1993. 456 p.
15. *Трухин А.М., Пермяков П.А.* Динамика численности сообщества настоящих тюленей семейства Phocidae в заливе Пильтун (остров Сахалин) в ледовый период 1999 и 2014–2017 годов // *Биология моря*. 2019. Т. 45. Вып. 1. С. 3–7. <https://doi.org/10.1134/S0134347519010108>

16. Трухин А.М. Ларга. Владивосток: Дальнаука, 2005. 246 с.
17. Permyakov P., Trukhin A. Extent of anthropogenic impact on earless seals in Piltun Bay mouth (Sakhalin) depending on the type of disturbance // Proc. 21st Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. San Francisco, California, USA, 2015.
18. Henry E., Hammill M.O. Impact of small boats on the haulout activity of harbour seals (*Phoca vitulina*) in Mé-tis Bay, Saint Lawrence Estuary, Québec, Canada // Aquatic Mammals. 2001. V. 27. № 2. P. 140–148
19. Пермяков П.А., Трухин А.М. Беспокойство обыкновенных тюленей (*Phocidae* Gray, 1821) людьми на летнем лежбище залива Пильтун (о. Сахалин) в неледový период 2014 г. // Океанологические исследования VII: Конференция молодых ученых. Владивосток: Дальнаука, 2016. С. 181–184.
20. Permyakov P.A., Trukhin A.M. Disturbance of seals by anthropogenic activity at the haul out of Piltun Bay (Sakhalin Isl.) // Proc. PICES-2017 Annual Meeting: Environmental changes in the North Pacific and impacts on biological resources and ecosystem services. Vladivostok, 2017. P. 180.
21. Shibuya M., Kobayashi M., Shitamichi Y. et al. Changes in haul-out use by spotted seals (*Phoca largha*) on Rebun Island, Hokkado, Japan, in response to controls on harmful animals // Russ. J. of Marine Biology. 2016. V. 42. № 4. P. 341–350.
<https://doi.org/10.1134/S106307401604009X>

УДК 574.34:582.281.2:[504.5:669.2/.8]

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ-ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ В УСЛОВИЯХ СОКРАЩЕНИЯ ПРОМЫШЛЕННЫХ ВЫБРОСОВ (НА ПРИМЕРЕ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА)

© 2021 г. Е. А. Бельский^а, *, А. Г. Ляхов^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

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

Поступила в редакцию 30.09.2020 г.

После доработки 08.12.2020 г.

Принята к публикации 14.12.2020 г.

На основе многолетних непрерывных наблюдений (1989–2020 гг.) проанализирована динамика видового богатства, плотности гнездования и структуры населения птиц, заселяющих искусственные гнездовья, в условиях сокращения (в 50 раз) атмосферных выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. В зоне сильного загрязнения (импактной) общая плотность меньше, чем в фоновой зоне, в лиственном лесу, тогда как в хвойном различий между зонами не было. Общая плотность населения дуплогнездников в импактной зоне увеличилась за 30-летний период, особенно в лиственном лесу в 2010–2020 гг., после существенного сокращения промышленных выбросов. Плотность гнездования двух самых массовых видов изменялась разнонаправленно: у мухоловки-пеструшки увеличивалась, а у обыкновенной горихвостки уменьшалась. Это привело к смене доминантов в импактной зоне: горихвостку, доминировавшую до 2012 г., сменила мухоловка-пеструшка. Различия динамики плотности видов, вероятно, связаны с начавшимся восстановлением растительного покрова вблизи завода, благоприятным для мухоловки-пеструшки, но не горихвостки.

Ключевые слова: Средний Урал, медеплавильный завод, сокращение выбросов, многолетняя динамика, плотность гнездования, дуплогнездники, *Ficedula hypoleuca*, *Phoenicurus phoenicurus*

DOI: 10.31857/S0367059721040041

Промышленное загрязнение среды подавляет воспроизводство птиц, оказывая токсическое действие на взрослых птиц и птенцов, а также изменяя местообитания, кормовую базу птиц, резистентность особей к инфекциям и паразитам [1–7]. В последние десятилетия в большинстве стран происходит уменьшение промышленных выбросов в результате совершенствования технологий и/или сокращения производства. Снижение техногенной нагрузки в нарушенных экосистемах запускает процессы восстановления, изучение которых привлекает все большее число исследователей. Объектами этих работ были почва [8], древесный, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы [9–13], эпифитные лишайники [14], почвенные, герпетобионтные беспозвоночные и филлофаги [15–18], мелкие млекопитающие [19–21] и птицы [22–25]. Как правило, у птиц исследовали репродуктивные и физиолого-биохимические показатели. Лишь единичные публикации посвящены восстановлению населения лесных птиц при ослаблении техногенной нагрузки [26], хотя актуальность таких работ не вызывает сомнений. В качестве модельного объ-

екта этих исследований можно использовать сообщества видов-дуплогнездников, охотно заселяющих искусственные гнездовья. Видовой состав, плотность и структура населения птиц-дуплогнездников связаны с условиями среды [27], что позволяет использовать эту группу для поиска общих закономерностей посттехногенного восстановления населения птиц.

Изменение плотности гнездования и структуры населения лесных дуплогнездников в условиях промышленного загрязнения изучали многие авторы [28–32]. Большинство исследований ограничены периодом в несколько лет, более продолжительные единичны. Многолетние наблюдения в Германии [29] приходятся на период стабильно высоких выбросов и продолжающейся деградации лесных экосистем. Работы по изучению многолетней динамики сообществ дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов нам не известны.

Плотность гнездового населения многих видов зависит от погодных условий весной, в период прилета и распределения по территории. В средних широтах наиболее важны температуры

апреля и мая [33, 34]. В теплые годы численность гнездящихся птиц обычно возрастает благодаря хорошим кормовым условиям и лучшей выживаемости птиц в весенний период [34]. Однако не ясно, как влияют температурные условия весны на динамику населения дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов.

Цель настоящей работы — охарактеризовать временную динамику видового богатства и плотности населения дуплогнездников в условиях сокращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) с учетом уровня загрязнения, биотопа и характера весны. При анализе многолетних данных предполагали, что изменения плотности дуплогнездников на незагрязненной территории менее выражены по сравнению с зоной сильного загрязнения, где сокращение промышленных выбросов сопровождается восстановлением растительного покрова. Учитывая различия между видами птиц по биотопическим предпочтениям, проверяли гипотезу, что многолетняя динамика разных видов различается вблизи завода, где начавшаяся демулационная сукцессия приводит к изменению структуры фитоценоза. Анализируя связь между погодными условиями и населением дуплогнездников, проверяли гипотезу об увеличении их плотности в годы с более теплой весной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного близ г. Ревды Свердловской обл. Предприятие функционирует с 1940 г., основные ингредиенты выбросов — газообразные соединения серы, фтора и азота, а также пылевые частицы с сорбированными тяжелыми металлами (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоидами (As). В 1980-х годах валовые выбросы СУМЗа достигали 150–225 тыс. т поллютантов в год, что делало предприятие одним из крупнейших источников промышленного загрязнения в России. С начала 1990-х годов выбросы постепенно снижались, и после коренной реконструкции, завершившейся в 2009 г., стабилизировались на уровне 3–4 тыс. т/год [13].

Площадки с искусственными гнездовьями (ИГ) были заложены на расстоянии от 1 до 27 км к западу от СУМЗа, в двух лесных биотопах, типичных для этого района: елово-пихтовых (*Picea obovata* и *Abies sibirica*) и производных осиново-березовых лесах (*Populus tremula*, *Betula pubescens* и *B. pendula*) с примесью сосны (*Pinus sylvestris*). По мере приближения к источнику выбросов отмечено угнетение древесного яруса (снижение густоты древостоя, его запаса и проективного покрытия, увеличение доли сухостоя), уменьшение

видового богатства и биомассы травяно-кустарничкового яруса [13].

Нами использованы данные по площадкам в фоновой (условно незагрязненной, контрольной) и сильно загрязненной (импактной) зонах (рис. 1). В фоновой зоне непрерывные ежегодные наблюдения проводили в хвойном лесу на площадке W20 (20 км к западу от СУМЗа) в 1989–2020 гг., в лиственном лесу — на площадках W16 (16 км западнее СУМЗа, 1996–2003 гг.) и W27 (27 км западнее СУМЗа, 2005–2020 гг.). В импактной зоне наблюдения проводили в хвойном лесу на площадке SW1 (1 км к юго-западу от СУМЗа) в 1990–2020 гг., в лиственном лесу — на площадке W1 (1 км к западу от СУМЗа) в 1989–2020 гг. На всех площадках развеска ИГ была однотипной: по 7–9 параллельных линий с интервалом между линиями 100 м, в линии 7–9 ИГ с интервалом 50 м, плотность 2 ИГ/га, по 50–80 ИГ на площадку; ИГ были сделаны из досок с площадью дна 10 × 10 см и диаметром летка 30–35 мм. Проверку ИГ проводили ежегодно в течение мая–июля с интервалом 1–7 дней. Плотность гнездования (далее в тексте “плотность”) дуплогнездников оценивали по количеству занятых ИГ, т.е. гнезд, где было отложено хотя бы одно яйцо, в пересчете на 1 км². У синиц (Paridae) учитывали только первые кладки. Собрана информация по 2742 гнездам восьми видов птиц.

Поскольку величина выбросов СУМЗа изменялась на протяжении наблюдений, необходимо было учесть фактор времени при анализе населения дуплогнездников. Для этого использовали два варианта временной шкалы: дискретную и непрерывную. В первом варианте мы разбили весь ряд наблюдений на три периода с разным уровнем промышленных выбросов: 1989–1998 гг. (высокий уровень, 71–157 тыс. т/год), 1999–2009 гг. (средний, 21–65 тыс. т/год), 2010–2020 гг. (низкий, 3–4 тыс. т/год). Различия между биотопами, зонами токсической нагрузки и временными периодами по видовому богатству и плотности дуплогнездников анализировали с помощью дисперсионного анализа. В качестве повторности использовали показатели каждого года в конкретной зоне и биотопе (здесь и в последующих анализах). Плотность логарифмировали ($\lg(x + 1)$) для достижения нормального распределения и однородности дисперсий, которую проверяли с помощью критерия Левена. Для множественных сравнений использован критерий Тьюки. Видовое богатство характеризовали двумя показателями: количество видов за сезон (S) на конкретной площадке отражает альфа-разнообразие, при этом для каждого периода рассчитывали среднее S ; общее количество видов за временной период в конкретной зоне и биотопе отражает гамма-разнообразие. Чтобы исключить различия в размерах выборок, мы использовали количество видов на

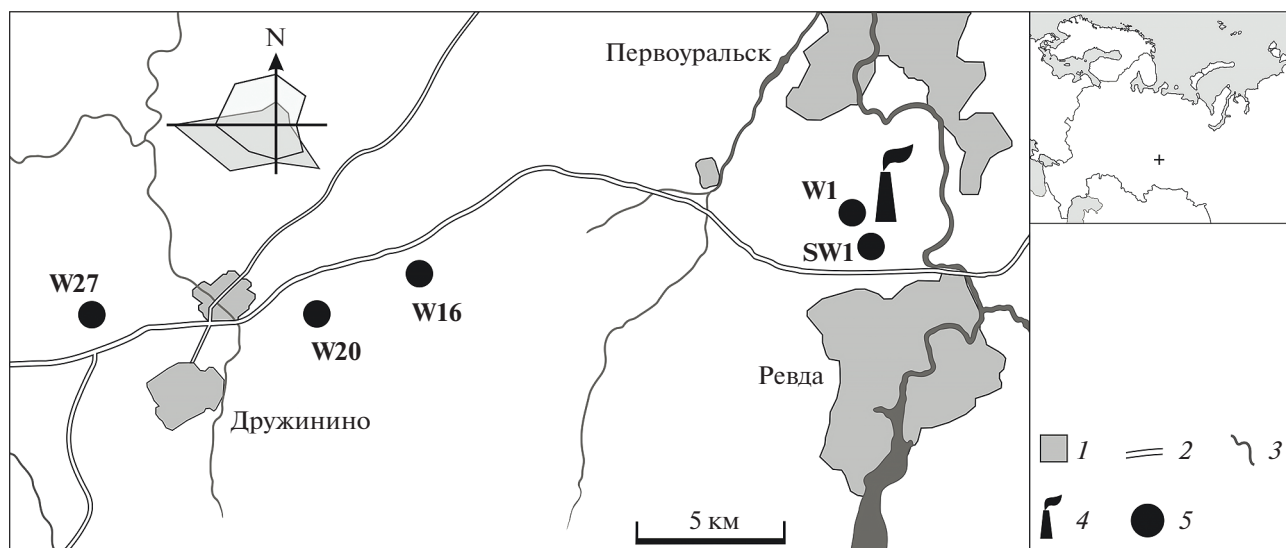


Рис. 1. Расположение площадок с искусственными гнездовьями в окрестностях СУМЗа: 1 – населенные пункты; 2 – шоссе; 3 – река; 4 – СУМЗ; 5 – площадки.

минимальную выборку (89 гнезд) – S' , рассчитанную методом разрежения в программе PAST v.1.92 [35].

В анализе с непрерывной временной шкалой использовали многолетние ряды общей плотности населения, а также плотности массовых видов (мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus*, большой синицы *Parus major* и москочки *Parus ater*) отдельно в лиственном и хвойном лесу. Применяли множественную регрессию с пошаговым включением переменных. Независимыми переменными были порядковый номер года (в дальнейшем “год”), номер года в степени 2 (“год²”), среднемесячные температуры апреля и мая, а также плотность конкурентов за места гнездования (большая синица, вертишейка *Jynx torquilla*, поползень *Sitta europaea* и обыкновенная горихвостка – конкуренты для мухоловки-пеструшки, первые три вида и мухоловка-пеструшка – конкуренты для горихвостки). Рано гнездящиеся виды конкурируют за места гнездования друг с другом. Поползень – конкурент для большой синицы, поползень и большая синица – конкуренты для москочки. Мухоловки-пеструшки, гнездящиеся позднее, могут занять ИГ, в котором москочки начали кладку, но такие случаи были единичны. Номер года использован как показатель уровня атмосферного загрязнения ввиду того, что величина выбросов почти ежегодно сокращалась на протяжении периода наблюдений [13]. Корреляция между номером года и величиной выбросов за период 1989–2018 гг. составляла: $r = -0.933$, $t = -14.23$, $n = 30$ лет, $p < 0.0001$. Переменная “год²” введена, чтобы учесть нелинейность динамики плотности. Для оценки связи между переменными

использовали коэффициент корреляции Пирсона.

Среднемесячные температуры апреля и мая были включены для оценки эффекта погодных условий весны. Температуры этих месяцев не коррелировали друг с другом: $r = -0.193$, $t = 1.08$, $p = 0.290$. Многолетнюю динамику температур апреля и мая анализировали с помощью линейной регрессии. Данные по температуре воздуха на ближайшей метеостанции в г. Ревде предоставлены Свердловским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (1989–2019 гг.), а также получены на сайте www.pogodai-klimat.ru (2020 г.). Расчеты выполнены в пакете программ Statistica v.10.0 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В районе исследований ИГ занимали восемь видов: наиболее часто – мухоловка-пеструшка, реже – обыкновенная горихвостка, большая синица и москочка. Вертишейка, поползень, буроголовая гаичка *Parus montanus* и зарянка *Erithacus rubecula* гнездились единично (табл. 1). В лиственном лесу ИГ занимали 6 видов, в хвойном – 8 видов. Мухоловка-пеструшка – абсолютный доминант в фоновой зоне (81–96% всех гнезд, два биотопа объединены). В импактной зоне в первые два периода доминировала обыкновенная горихвостка (52–54% гнезд), а гнезд мухоловки-пеструшки было меньше (25–34%). В третьем периоде доля гнезд горихвостки упала до 17%, а мухоловки-пеструшки выросла до 55% (рис. 2). Заселяемость ИГ в фоновой зоне составила в среднем 46%, в импактной – 31%.

Таблица 1. Плотность дуплогнездников (гнезд/км², среднее ± SD) в двух зонах загрязнения, биотопах и в периоды с разным количеством выбросов СУМЗа

| Вид и показатель | Фоновая зона | | | Импактная зона | | |
|--------------------------|---------------|---------------|-------------|----------------|---------------|---------------|
| | Период, годы | | | | | |
| | 1989–1998 | 1999–2009 | 2010–2020 | 1989–1998 | 1999–2009 | 2010–2020 |
| Осиново-березовый лес | | | | | | |
| Мухоловка-пеструшка | 136.5 ± 23.5' | 134.2 ± 36.8' | 93.3 ± 19.5 | 9.0 ± 7.3"а | 15.9 ± 9.4а | 58.8 ± 26.8b |
| Обыкновенная горихвостка | 1.6 ± 2.7' | 0.6 ± 1.8' | 0' | 22.4 ± 14.9"ab | 34.5 ± 17.4а | 14.8 ± 12.3"b |
| Московка | 1.6 ± 2.7 | 1.0 ± 2.1 | 2.8 ± 3.5 | 0.5 ± 1.5 | 1.1 ± 2.0 | 5.1 ± 4.0 |
| Большая синица | 1.6 ± 2.7 | 0.8 ± 2.6 | 3.6 ± 3.2' | 5.8 ± 5.1ab | 1.5 ± 2.9b | 14.4 ± 8.8"а |
| Вертишейка | 0 | 0 | 0 | 1.4 ± 1.9 | 2.7 ± 3.6 | 2.0 ± 2.7 |
| Поползень | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.3 ± 0.8 |
| Общая плотность | 141.3 ± 19.2' | 136.5 ± 35.3' | 99.7 ± 17.9 | 39.0 ± 17.6"а | 55.7 ± 15.7"а | 95.4 ± 26.9b |
| <i>S</i> | 2.0 ± 1.0 | 1.4 ± 0.8' | 2.1 ± 0.9' | 3.2 ± 0.9 | 3.0 ± 1.2" | 4.0 ± 0.6" |
| <i>S'</i> | 4.0 ± 0 | 2.16 ± 0.83 | 2.96 ± 0.21 | 4.77 ± 0.43 | 4.84 ± 0.38 | 5.10 ± 0.54 |
| <i>N</i> , лет | 3 | 10 | 11 | 10 | 11 | 11 |
| Темнохвойный лес | | | | | | |
| Мухоловка-пеструшка | 58.5 ± 17.5' | 60.1 ± 19.6' | 64.6 ± 21.5 | 17.3 ± 9.3" | 24.0 ± 9.2" | 36.0 ± 17.1" |
| Обыкновенная горихвостка | 2.2 ± 3.0' | 0' | 0' | 29.4 ± 8.3" | 21.7 ± 2.8" | 13.8 ± 8.0" |
| Московка | 8.2 ± 5.8 | 3.1 ± 3.1 | 3.6 ± 5.4' | 2.9 ± 4.8а | 8.7 ± 8.9ab | 13.5 ± 8.2"b |
| Большая синица | 5.8 ± 3.3 | 2.1 ± 4.2 | 2.4 ± 2.6' | 10.3 ± 12.1ab | 2.7 ± 2.9а | 14.8 ± 9.8"b |
| Буроголовая гаичка | 0.3 ± 1.1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Поползень | 0.3 ± 0.9 | 0.3 ± 0.9 | 0 | 1.2 ± 1.9 | 1.3 ± 1.8 | 1.3 ± 1.9 |
| Вертишейка | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.3 ± 1.1 | 0 |
| Зарянка | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.3 ± 1.1 |
| Общая плотность | 75.2 ± 13.1 | 65.6 ± 22.0 | 70.5 ± 21.7 | 61.1 ± 17.4 | 58.6 ± 17.6 | 79.8 ± 31.1 |
| <i>S</i> | 3.5 ± 0.7а | 1.9 ± 0.7"b | 2.0 ± 0.9"b | 3.6 ± 0.7 | 3.7 ± 0.6" | 4.1 ± 0.9" |
| <i>S'</i> | 4.65 ± 0.70 | 3.35 ± 0.51 | 2.97 ± 0.17 | 4.99 ± 0.10 | 5.45 ± 0.55 | 5.23 ± 0.60 |
| <i>N</i> , лет | 10 | 11 | 11 | 9 | 11 | 11 |

Примечание. *S* – количество видов за сезон; *S'* – количество видов на минимальную выборку (89 гнезд); сравнения проведены отдельно в каждом биотопе. Значения, обозначенные разными апострофами, значимо ($p < 0.05$) различаются между зонами внутри одного периода; значения, обозначенные разными буквами, значимо различаются между периодами внутри одной зоны.

Существенные различия выявлены между зонами, биотопами и временными периодами по видовому богатству и плотности дуплогнездников (табл. 2). В обоих биотопах видовое богатство дуплогнездников в импактной зоне больше, чем в фоновой, но только во втором и третьем периодах (см. табл. 1). Видовое богатство в большинстве случаев незначимо изменялось между периодами. Общая плотность дуплогнездников в лиственном лесу в фоновой зоне была существенно больше, чем в импактной, в первые 20 лет наблюдений, а в третьем периоде различия стали незначимы. В хвойном лесу различий по общей плотности между зонами и периодами не наблюдалось. Различия между биотопами значимы только в первом пери-

оде в импактной зоне (3-факторный ANOVA, критерий Тьюки, $p = 0.046$) и во втором периоде в фоновой зоне ($p = 0.0002$). Плотность мухоловки-пеструшки в импактной зоне в обоих биотопах в первые два периода была меньше, чем в фоновой, а в третьем периоде различия между зонами стали незначимы (см. табл. 1).

Анализ многолетних рядов показал, что в фоновой зоне общая плотность дуплогнездников в обоих биотопах и мухоловки-пеструшки в хвойном лесу не менялась значимо на протяжении всего срока наблюдений (табл. 3), а плотность мухоловки-пеструшки в лиственном лесу сокращалась (рис. 3). В импактной зоне общая плотность в лиственном лесу, а также плотность мухоловки-

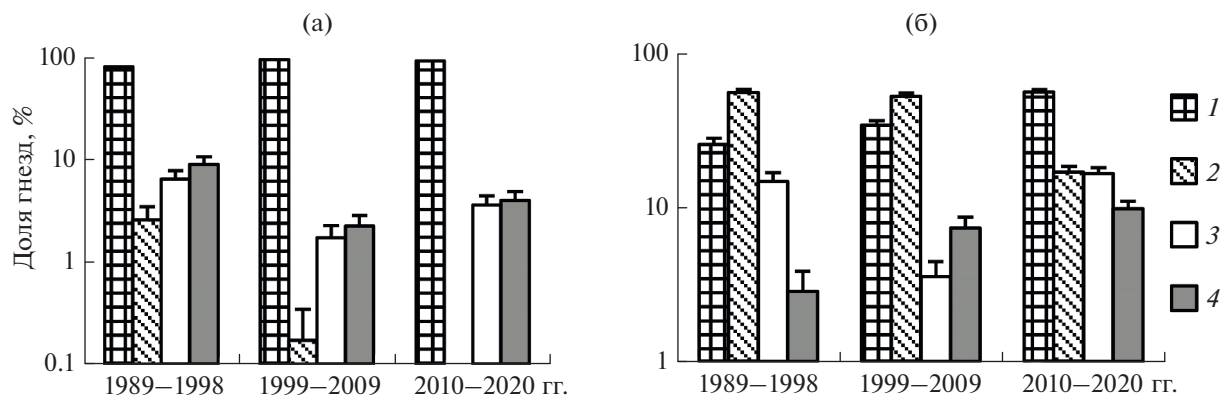


Рис. 2. Доля гнезд (среднее \pm SE) массовых видов дуплогнездников (1 – мухоловка-пеструшка, 2 – обыкновенная горихвостка, 3 – большая синица, 4 – московка) в разные периоды в фоновой (а) и импактной (б) зонах (два биотопа объединены).

пеструшки в обоих биотопах увеличивались, а плотность обыкновенной горихвостки в лиственном лесу возрастала до 2002 г. и сокращалась в последующие годы. Значимое влияние переменной “год²” указывает на нелинейный характер динамики горихвостки (см. табл. 3). В импактной зоне изменения плотности мухоловки и горихвостки противоположно направлены (см. рис. 36, г), что особенно проявилось в лиственном лесу в третьем периоде, когда коэффициент корреляции плотности этих видов составил $r = -0.80 \pm 0.20$, $p = 0.003$. В результате в зоне сильного загрязнения произошла смена доминантов: начиная с 2012 г. плотность мухоловки-пеструшки превысила таковую горихвостки, доминировавшей до этого (см. рис. 36, г). Плотность большой синицы в хвойном лесу фоновой зоны, а также в импактной зоне изменялась нелинейно: уменьшалась к началу 2000-х гг., затем возрастала. Плотность московки в хвойном лесу фоновой зоны также изменялась нелинейно, а в импактной зоне возрастала на протяжении всего срока наблюдений (см. рис. 3).

Температуры апреля и мая незначимо возрастали на протяжении всего периода исследований. Наклон (B) линии регрессионной зависимости средней температуры апреля от порядкового номера года составил $B = 0.029 \pm 0.050$ ($p = 0.569$), мая – $B = 0.052 \pm 0.034$ ($p = 0.139$). Температура весенних месяцев почти не влияла на плотность дуплогнездников. Лишь в лиственном лесу плотность мухоловки-пеструшки возрастала в годы с более теплым маем в фоновой зоне, а плотность большой синицы и московки возрастала в годы с более теплым апрелем в импактной зоне (см. табл. 3). С увеличением плотности конкурентов плотность мухоловки-пеструшки и горихвостки увеличивалась в хвойном лесу в импактной зоне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Общее число видов, заселяющих ИГ, в хвойном лесу было больше, чем в лиственном. Это может быть связано с тем, что в хвойном лесу ИГ занимают не только массовые виды дуплогнездников

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа различий между зонами, биотопами и временными периодами по видовому богатству и плотности дуплогнездников

| Источник изменчивости | df | Количество видов за сезон | | Плотность гнездования | | | | | | | | | |
|------------------------|-----|---------------------------|--------|-----------------------|--------|---------------------|--------|--------------------------|--------|----------------|--------|----------|--------|
| | | | | общая | | мухоловки-пеструшки | | обыкновенной горихвостки | | большой синицы | | московки | |
| | | F | p | F | p | F | p | F | p | F | p | F | p |
| Зона | 1 | 75.1 | <0.001 | 42.0 | <0.001 | 189.3 | <0.001 | 408.0 | <0.001 | 20.5 | <0.001 | 1.1 | 0.296 |
| Биотоп | 1 | 9.5 | 0.003 | 12.9 | <0.001 | 3.4 | 0.066 | 0.1 | 0.822 | 2.9 | 0.092 | 18.0 | <0.001 |
| Период | 2 | 5.4 | 0.006 | 3.0 | 0.054 | 11.2 | <0.001 | 10.9 | <0.001 | 21.1 | <0.001 | 4.2 | 0.017 |
| Зона \times биотоп | 1 | 0.6 | 0.459 | 29.2 | <0.001 | 22.6 | <0.001 | 0.1 | 0.764 | 0.6 | 0.454 | 0.4 | 0.526 |
| Зона \times период | 2 | 5.3 | 0.006 | 12.4 | <0.001 | 18.1 | <0.001 | 4.2 | 0.017 | 4.4 | 0.015 | 7.3 | 0.001 |
| Биотоп \times период | 2 | 2.7 | 0.070 | 1.7 | 0.181 | 1.1 | 0.328 | 1.9 | 0.157 | 3.1 | 0.050 | 0.8 | 0.438 |
| Остаточная | 107 | | | | | | | | | | | | |

Таблица 3. Результаты множественного регрессионного анализа общей плотности и плотности доминирующих видов в двух зонах загрязнения и биотопах ($\beta \pm SE$, в скобках уровень значимости p)

| Плотность, $\lg(x + 1)$ | Год | Год ² | Среднемесячная температура | | Плотность конкурентов, $\lg(x + 1)$ | R_{adj}^2 |
|---|----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|--|-------------|
| | | | апреля | мая | | |
| Лиственный лес, фоновая зона (2005–2020 гг., $n = 16$) | | | | | | |
| Общая | NI | -0.45 ± 0.23 (0.071) | NI | 0.32 ± 0.23 (0.183) | NA | 0.206 |
| Мухоловка-пеструшка | 3.56 ± 2.09 (0.117) | -4.28 ± 2.10 (0.067) | NI | 0.51 ± 0.18 (0.017) | 0.34 ± 0.20 (0.114) | 0.553 |
| Большая синица | NI | 0.52 ± 0.23 (0.040) | NI | NI | NI | 0.217 |
| Московка | NI | NI | 0.30 ± 0.21 (0.172) | NI | 0.69 ± 0.21 (0.006) | 0.385 |
| Лиственный лес, импактная зона (1989–2020 гг., $n = 32$) | | | | | | |
| Общая | 0.80 ± 0.11 (<0.001) | NI | NI | NI | NA | 0.622 |
| Мухоловка-пеструшка | 0.85 ± 0.10 (<0.001) | NI | -0.18 ± 0.10 (0.084) | NI | NI | 0.697 |
| Обыкновенная горихвостка | 2.89 ± 0.42 (<0.001) | -3.45 ± 0.53 (<0.001) | NI | 0.10 ± 0.10 (0.308) | 0.09 ± 0.21 (0.686) | 0.747 |
| Большая синица | -2.34 ± 0.48 (<0.001) | 2.75 ± 0.48 (<0.001) | 0.24 ± 0.12 (0.049) | NI | NI | 0.586 |
| Московка | NI | 0.49 ± 0.13 (<0.001) | 0.48 ± 0.13 (<0.001) | NI | NI | 0.489 |
| Хвойный лес, фоновая зона (1989–2020 гг., $n = 32$) | | | | | | |
| Общая | NI | NI | NI | -0.27 ± 0.18 (0.137) | NA | 0.041 |
| Мухоловка-пеструшка | NI | NI | NI | -0.20 ± 0.18 (0.270) | NI | 0.008 |
| Большая синица | -1.85 ± 0.68 (0.011) | 1.66 ± 0.68 (0.021) | NI | NI | NI | 0.163 |
| Московка | -1.60 ± 0.66 (0.021) | 1.40 ± 0.65 (0.041) | NI | -0.28 ± 0.16 (0.095) | NI | 0.219 |
| Хвойный лес, импактная зона (1990–2020 гг., $n = 31$) | | | | | | |
| Общая | -1.37 ± 0.75 (0.079) | 1.58 ± 0.75 (0.045) | 0.18 ± 0.17 (0.304) | NI | NA | 0.119 |
| Мухоловка-пеструшка | 1.80 ± 0.78 (0.029) | -1.22 ± 0.76 (0.118) | 0.16 ± 0.15 (0.299) | NI | 0.53 ± 0.18 (0.006) | 0.357 |
| Обыкновенная горихвостка | 1.13 ± 0.59 (0.063) | -1.98 ± 0.61 (0.003) | 0.13 ± 0.13 (0.320) | NI | 0.39 ± 0.15 (0.018) | 0.531 |
| Большая синица | -2.53 ± 0.61 (<0.001) | 2.89 ± 0.62 (<0.001) | -0.14 ± 0.14 (0.324) | NI | -0.20 ± 0.14 (0.186) | 0.425 |
| Московка | 0.63 ± 0.15 (<0.001) | NI | 0.16 ± 0.15 (0.293) | -0.30 ± 0.16 (0.063) | NI | 0.341 |

Примечание. NI – переменная не вошла в модель; NA – переменную не анализировали.

(мухоловка-пеструшка, обыкновенная горихвостка, большая синица), но и типичные обитатели хвойного леса (московка, поползень), что под-

тверждают и данные других авторов [36]. Больше число видов, заселяющих ИГ в импактной зоне по сравнению с фоновой, очевидно, обусловлено

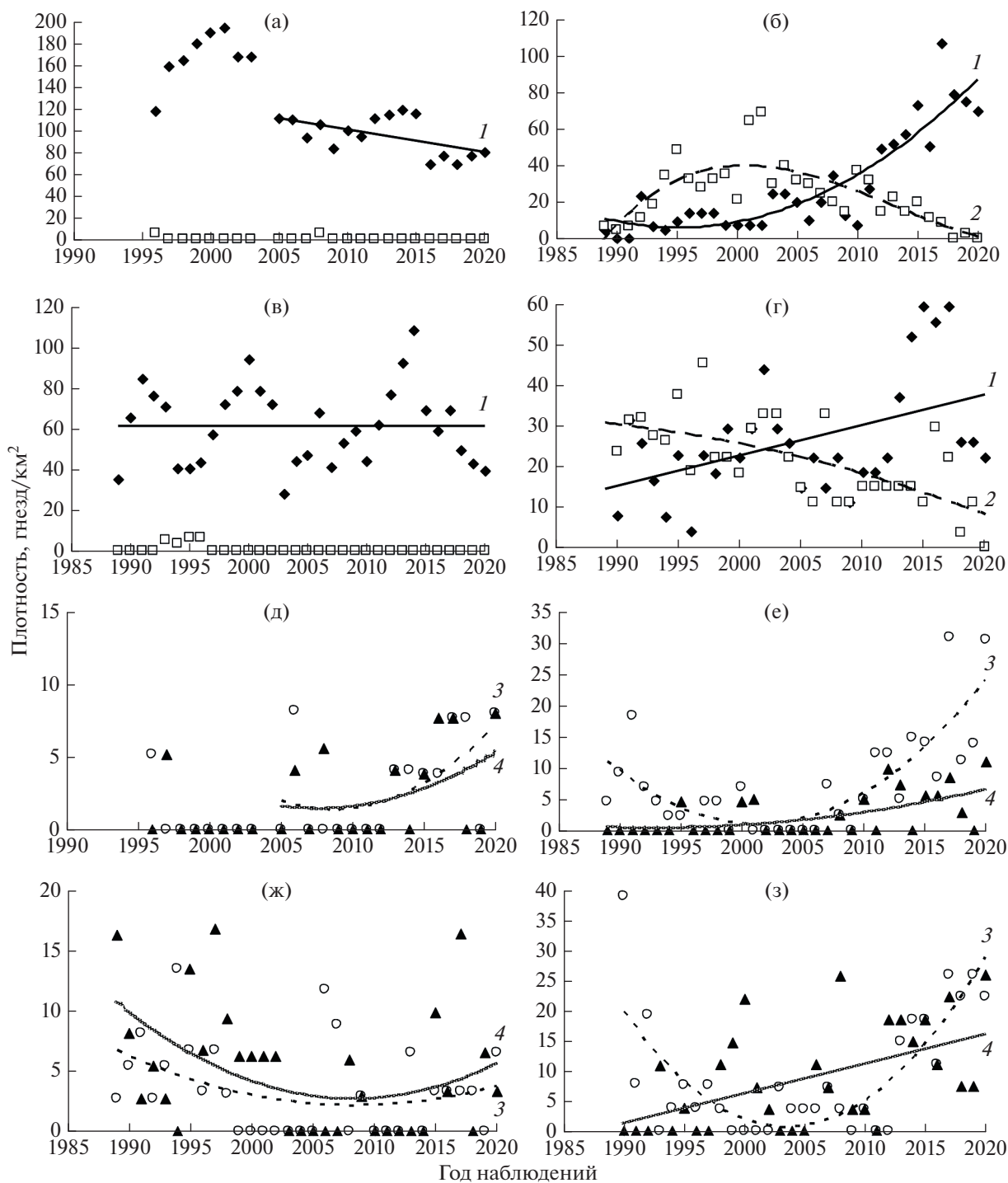


Рис. 3. Многолетняя динамика плотности гнездования мухловки-пеструшки (черные ромбы и сплошная линия – 1), обыкновенной горихвостки (незакрашенные квадраты и штриховая линия – 2), большой синицы (незакрашенные кружки и штриховая линия – 3) и москочки (черные треугольники и линия – 4) в лиственном (а, б, д, е) и хвойном (в, г, ж, з) биотопах фоновой (а, в, д, ж) и импактной (б, г, е, з) зон.

дефицитом естественных дупел в нарушенном лесу, где древостой разрежен и мало старых деревьев. Более высокая плотность гнездования больших синиц вблизи СУМЗа, вероятно, объясняется синантропностью этого вида: они зимуют в

населенных пунктах и предпочитают гнездиться в окрестных лесах [37, 38]. Появление вертишейки в населении дуплогнездников в импактной зоне, вероятно, обусловлено хорошими кормовыми условиями для этого вида. Вертишейки кормятся

преимущественно муравьями, обилие и разнообразие которых особенно велико на хорошо прогреваемых территориях с угнетенным древостоем вблизи СУМЗа [39].

Два вида доминировали в сообществе дуплогнездников в районе исследований: мухоловка-пеструшка — в фоновой зоне, а обыкновенная горихвостка — в импактной (до 2012 г.). При этом их плотность по-разному изменялась в разных зонах загрязнения. Мухоловка-пеструшка преобладала в фоновой зоне на протяжении всего периода исследований (см. рис. 2а). В импактной зоне плотность видов изменялась разнонаправленно, что привело к смене доминантов в период стабильно низких промышленных выбросов (см. рис. 3).

Различия динамики плотности мухоловки-пеструшки и обыкновенной горихвостки могут быть связаны с рядом причин. Одна из них — изменения численности видов в пределах их ареалов, расположенных в основном в Европе. Если это так, то динамика их плотности на загрязненной и фоновой территориях, а также на большей части ареалов должна совпадать. Численность популяции мухоловки-пеструшки в Европе умеренно уменьшалась в 1990–2003 гг. [40] и 1990–2016 гг. [41]. В фоновой зоне плотность мухоловки-пеструшки в лиственном лесу также убывала, а в хвойном оставалась на одном уровне, тогда как в импактной зоне она увеличивалась (см. рис. 3). Численность обыкновенной горихвостки в Европе возрастала в 1990–2016 гг. [41], однако ее плотность в импактной зоне неуклонно снижалась после 2002 г. Таким образом, динамика плотности мухоловки-пеструшки и горихвостки в импактной зоне не совпадала с изменениями их численности в пределах видовых ареалов.

Вторая возможная причина различий динамики мухоловки-пеструшки и горихвостки — изменение местообитаний в районе исследований, повлиявшее на привлекательность изучаемых участков для этих видов. Мухоловка-пеструшка и горихвостка имеют разные экологические предпочтения: оба вида гнездятся в дуплах, но горихвостка более пластична и может устраивать гнезда также в пнях, кучах хвороста, постройках человека и других укрытиях [42–44]. Мухоловка-пеструшка предпочитает спелые и средневозрастные древостои, в которых больше дуплистых деревьев [обзор: 34]. В лесных массивах на загрязненных территориях увеличивается площадь, занятая редким и молодым древостоем, которых этот вид избегает. Определенную роль может играть ухудшение кормовой базы в нарушенных местообитаниях [3, 4]. В отличие от мухоловки-пеструшки обыкновенная горихвостка предпочитает осветленные участки леса с угнетенным травяно-кустарничковым ярусом, в том числе нарушенные человеком: гари, вырубки, окрестности жилья человека [42], избе-

гает участков с высоким травостоем и кустарником [45]. Птицы высматривают добычу с присады и совершают прыжки для ее схватывания [46]. Горихвостки кормятся преимущественно на голой поверхности почвы, а также среди низкой травы [45, 47], где добыча более заметна.

Многолетнее воздействие промышленных выбросов привело к деградации лесных экосистем в окрестностях СУМЗа. В импактной зоне древостой разрежен, велика доля сухостоя, травяно-кустарничковый ярус угнетен и представлен несколькими видами, значительные площади заняты устойчивым к загрязнению мхом *Pohlia nutans* [13]. Увеличение безлесных пространств с угнетенным травостоем в период высоких выбросов явно благоприятствовало заселению обыкновенной горихвосткой ближайших окрестностей СУМЗа. В то же время отмирание древостоя привело к сокращению плотности мухоловки-пеструшки ввиду ухудшения условий гнездования. Сокращение выбросов СУМЗа способствовало началу медленного восстановления нарушенных экосистем: вблизи завода увеличиваются видовое богатство и обилие эпифитных лишайников [14], некоторых групп травянистых растений [48] и почвенной мезофауны [15]. Основным признаком восстановления растительного покрова в импактной зоне — увеличение биомассы травостоя за счет *Agrostis capillaris* [13]. Заращение злаками моховых дернин вблизи СУМЗа сокращает площадь открытой поверхности земли, что ухудшает условия кормежки для горихвосток, снижая заметность потенциальных жертв на поверхности почвы. В то же время восстановление травостоя, скорее, благоприятно для мухоловки-пеструшки, которая собирает корм с разных субстратов, в том числе с травянистых растений [49]. Увеличение поврежденности листьев берез (показатель биомассы беспозвоночных-фитофагов в кронах деревьев) вблизи СУМЗа в последние годы [18] свидетельствует об улучшении кормовой базы насекомоядных птиц.

Начавшееся после 2010 г. восстановление плотности мухоловки-пеструшки, а также большой синицы и москочки в импактной зоне (см. рис. 3) может быть связано и с уменьшением выбросов СУМЗа. Токсическую нагрузку обычно оценивают по концентрациям тяжелых металлов и металлоидов [8]. Токсическое действие микроэлементов проявляется постепенно на протяжении гнездового периода у птиц, осевших на данной территории. Однако микроэлементы составляют лишь 2–8% от массы атмосферных выбросов СУМЗа [8]. Основной компонент выбросов — диоксид серы (>90%), который вызывает раздражение и повреждение слизистых оболочек глаз, дыхательных путей и органов дыхания [50–52]. Его действие проявляется раньше, чем у металлов, — уже в период занятия птицами гнездовых терри-

торий. Высокие концентрации диоксида серы в воздухе в периоды высоких выбросов, возможно, оказывали репеллентное действие на птиц, которое почти прекратилось после 2010 г.

Мы не обнаружили заметного влияния температуры весны на плотность населения дуплогнездников. Увеличение плотности мухоловки-пеструшки в годы с более теплым маем в лиственном лесу фоновой зоны (см. табл. 3) согласуется с данными о положительной связи плотности населения этого вида с температурой в период прилета и занятия гнездовых территорий [33, 34, 53]. Видимо, благоприятные погодные условия в этот период способствуют лучшей выживаемости птиц перед началом гнездования, а также увеличению доли размножающихся птиц [54].

Плотность населения мухоловки-пеструшки и обыкновенной горихвостки в большинстве случаев не была связана с плотностью конкурентов за места гнездования. Эффект конкуренции вряд ли мог проявиться на исследованных участках, так как общая плотность населения не была большой: не менее половины ИГ пустовали. Более того, в хвойном лесу импактной зоны у мухоловки и горихвостки отмечена положительная связь с плотностью конкурентов (см. табл. 3). Это, по-видимому, отражает общий тренд увеличения плотности населения по мере сокращения промышленных выбросов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проанализирован длительный (более 30 лет) ряд ежегодных наблюдений за населением птиц-дуплогнездников в окрестностях крупного медеплавильного завода. Установлены различия между зонами загрязнения, биотопами и периодами с разным уровнем промышленных выбросов по видовому богатству и плотности населения дуплогнездников. Видовое богатство в импактной зоне больше, чем в фоновой. Общая плотность в хвойном лесу меньше, чем в лиственном. Общая плотность населения дуплогнездников вблизи СУМЗа увеличилась за 30-летний период, наиболее заметно в лиственном лесу в 2010–2020 гг., после существенного сокращения промышленных выбросов.

Многолетняя динамика плотности двух самых массовых видов различалась: сокращение промышленных выбросов сопровождалось увеличением плотности мухоловки-пеструшки и уменьшением плотности обыкновенной горихвостки. В результате в импактной зоне произошла смена доминантов: начиная с 2012 г. плотность мухоловки-пеструшки превысила плотность обыкновенной горихвостки, доминировавшей ранее. Различия динамики плотности этих видов, вероятно, связаны с начавшимся восстановлением

растительного покрова вблизи завода, благоприятным для мухоловки-пеструшки, но не горихвостки.

Авторы благодарят двух анонимных рецензентов за ценные замечания при подготовке рукописи. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в ходе исследования соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лебедева Н.В. Экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М.: Наука, 1999. 199 с.
2. Куранов Б.Д. Гнездовая биология птиц в урбанизированном и техногенно загрязненном ландшафте: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: ТГУ, 2009. 49 с.
3. Eeva T., Lehikoinen E., Pohjalainen T. Pollution-related variation in food supply and breeding success in two hole-nesting passerines // Ecology. 1997. V. 78. P. 1120–1131.
4. Eeva T., Ryömä M., Riihimäki J. Pollution related changes in diets of two insectivorous passerines // Oecologia. 2005. V. 145. P. 629–639.
5. Eeva T., Klemola T. Variation in prevalence and intensity of two avian ectoparasites in a polluted area // Parasitology. 2013. V. 140. P. 1384–1393.
6. Бельский Е.А., Лугаськова Н.В., Карфидова А.А. Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pall. и морфологические характеристики ее птенцов в условиях техногенного загрязнения местообитаний // Экология. 2005. № 5. С. 362–369. [Belskii E.A., Lugaskova N.V., Karfidova A.A. Reproductive parameters of adult birds and morphophysiological characteristics of chicks in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) in technogenically polluted habitats // Russ. J. Ecol. 2005. V. 36. № 5. P. 342–350.]
7. Бельский Е.А., Бельская Е.А. Структура рациона птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в условиях промышленного загрязнения // Экология. 2009. № 5. С. 363–371. [Belskii E.A., Belskaya E.A. Composition of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) nestling diet in industrially polluted area // Russ. J. Ecol. 2009. V. 40. № 5. P. 342–350.]
8. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почвы в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024.
9. Зверев В.Е. Смертность и возобновление березы извилистой в зоне воздействия медно-никелевого комбината в период значительного сокращения выбросов: результаты 15-летнего мониторинга // Экология. 2009. № 4. С. 271–277. [Zverev V.E. Mortality and recruitment of mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) in the impact zone of a copper-nickel smelter in the period of significant reduction of

- emissions: the results of 15-year monitoring // Russ. J. Ecol. 2009. V. 40. № 4. P. 254–260.]
10. Черненкова 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.
 11. Копчик Г.Н., Копчик С.В., Смирнова И.Е. и др. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктике // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77. № 2. С. 145–163.
 12. Vávrová E., Cudlin O., Vavříček D., Cudlin P. Ground vegetation dynamics in mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) forests recovering after air pollution stress impact // Plant Ecology. 2009. V. 205. № 2. P. 305–321.
 13. 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 // Russ. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]
 14. Михайлова И.Н. Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 4. С. 277–281. [Mikhailova I.N. Initial stages of recovery of epiphytic lichen communities after reduction of emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2017. V. 48. № 4. P. 335–339.]
 15. 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 // Russ. J. Ecol. 2019. V. 50. № 2. P. 146–160.]
 16. Babin-Fenske J., Anand M. Patterns of insect communities along a stress gradient following decommissioning of a Cu-Ni smelter // Environmental Pollution. 2011. V. 159. P. 3036–3043.
 17. Braun S.D., Jones T.H., Perner J. Shifting average body size during regeneration after pollution – a case study using ground beetle assemblages // Ecological Entomology. 2004. V. 29. P. 543–554.
 18. Бельская Е.А. Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // Экология. 2018. № 1. С. 74–80. [Belskaya E.A. Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural Copper Smelter // Russ. J. Ecol. 2018. V. 49. № 1. P. 87–92.]
 19. Воробейчик Е.Л., Нестеркова Д.В. Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // Экология. 2015. № 4. С. 308–308. [Vorobeichik E.L., Nesterkova D.V. Technogenic boundary of the mole distribution in the region of copper smelter impacts: shift after reduction of emissions // Russ. J. Ecol. 2015. V. 46. № 4. P. 377–380.]
 20. Катаев Г.Д. Воздействие выбросов медно-никелевого предприятия на состояние популяций и сообществ мелких млекопитающих Кольского полуострова // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. Т. 2. Приложение 2.
 21. Мухачева С.В. Многолетняя динамика концентрации тяжелых металлов в корме и организме рыжей полевки (*Myodes glareolus*) 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 // Russ. J. Ecol. 2017. V. 48. № 6. P. 559–568.]
 22. Eeva T., Lehikoinen E. Recovery of breeding success in wild birds // Nature. 2000. V. 403. № 6772. P. 851–852.
 23. Eeva T., Lehikoinen E. Long-term recovery of clutch size and egg shell quality of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a metal polluted area // Environmental Pollution. 2015. V. 201. P. 26–33.
 24. Berglund Å.M.M., Ingvarsson P.K., Danielsson H., Nyholm N.E.I. Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // Environmental Pollution. 2010. V. 158. № 5. P. 1368–1375.
 25. Berglund Å.M.M., Nyholm N.E.I. Slow improvements of metal exposure, health- and breeding conditions of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) after decreased industrial heavy metal emissions // Science of the Total Environment. 2011. V. 409. № 20. P. 4326–4334.
 26. Feriancova-Masarova Z., Kalivodova E., Ferianc O. Hniezadne ornitocenozy biotopov okolia hlinikarne v Žiari nad Hronom po dvadsiatich rokoch // Biologia (Bratislava). 1985. V. 40. № 2. P. 199–209.
 27. Koskimies P. Birds as a tool in environmental monitoring // Ann. Zool. Fennici. 1989. V. 26. P. 153–166.
 28. Кнустаямас А.Ю. Влияние промышленного загрязнения воздуха на популяции лесных птиц и их использование как биоиндикаторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 22 с.
 29. Möckel R. Häufigkeitsveränderungen höhlenbrütender Singvögel des Fichtenwaldes während des “Waldsterbens” im Westerzgebirge // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. 1992. V. 119. № 3. P. 437–492.
 30. Krištín A., Žilinec M. Nest box occupancy and breeding success of hole-nesting passerines at various conditions in beech forests // Folia Zoologica. 1997. V. 46. № 3. P. 229–241.
 31. Eeva T., Koivunen V., Hakkarainen H. Population densities of forest birds in a heavy metal pollution gradient // Avian Science. 2002. V. 2. № 4. P. 227–236.
 32. Бельский Е.А., Ляхов А.Г., Коровин В.А., Вурдова И.Ф. Сообщества птиц, заселяющих искусственные гнездовья, в градиенте природных и антропогенных экологических факторов на Среднем Урале // Сибирский экологич. журн. 2002. Т. 9. № 4. С. 417–423.
 33. Sokolov L.V. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // Avian Ecology and Behaviour. 2000. V. 5. P. 79–104.

34. *Артемов А.В.* Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 267 с.
35. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. P. 1–9.
36. *Зимин В.Б.* Опыт привлечения дуплогнезников в таежные леса Карелии // *Русский орнитологич. журн.* 2018. Т. 27. № 1590. С. 1569–1571.
37. *Смирнов О.П., Тюрин В.М.* К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области // *Орнитология*. 1981. Вып. 16. С. 185–188.
38. *Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б.* Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: ЛГУ, 1983. Т. 2. 504 с.
39. *Belskaya E., Gilev A., Belskii E.* Ant (Hymenoptera, Formicidae) diversity along a pollution gradient near the Middle Ural copper smelter, Russia // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. V. 24. № 11. P. 10768–10777.
40. *Gregory R.D., Vorisek P., Van Strien A.* et al. Population trends of widespread woodland birds in Europe // *Ibis*. 2007. V. 149. P. 78–97.
41. *Schulze E.D., Craven D., Durso A.M.* et al. Positive association between forest management, environmental change, and forest bird abundance // *Forest Ecosystems*. 2019. V. 6. № 1. P. 3.
42. *Menzel H.* Der Gartenrotschwanz. Ziemsen, 1984. 438 S.
43. *Cramp S., Brooks D.J.* (eds.). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. 1992. V. 6. Warblers. Oxford: Oxford University Press, 728 p.
44. *Cramp S., Perrins C.M.* (eds.). Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. 1993. V. 7. Flycatchers to Shrikes. Oxford: Oxford University Press, 577 p.
45. *Sedláček O., Fuchs R., Exnerová A.* Redstart *Phoenicurus phoenicurus* and black redstart *P. ochruros* in a mosaic urban environment: neighbours or rivals? // *J. of Avian Biology*. 2004. V. 35. № 4. P. 336–343.
46. *Martinez N., Jenni L., Wyss E., Zbinden N.* Habitat structure versus food abundance: the importance of sparse vegetation for the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* // *J. of Ornithology*. 2010. V. 151. № 2. P. 297–307.
47. *Симкин Г.Н.* Певчие птицы. М.: Лесная пром-сть, 1990. 399 с.
48. *Трубина М.Р.* Уязвимость видов травяно-кустарничкового яруса к загрязнению выбросами медеплавильного завода: роль различий в способе распространения диаспор // *Экология*. 2020. № 2. С. 90–100. [Trubina M.R. Vulnerability to copper smelter emissions in species of the herb-dwarf shrub layer: role of differences in the type of diaspore dispersal // *Russ. J. Ecol.* 2020. V. 51. № 2. P. 107–117.]
49. *Иноземцев А.А.* Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: ЛГУ, 1978. 264 с.
50. *Lillie R.J.* Air pollutants affecting the performance of domestic animals: a literature review. Washington, D.C.: US Department of Agriculture, 1970. Agriculture Handbook № 380. 109 p.
51. *Gorriz A., Llacuna S., Durfort M., Nadal J.* A study of the ciliar tracheal epithelium on passerine birds and small mammals subjected to air pollution: ultrastructural study // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 1994. V. 27. № 1. P. 137–142.
52. *Sanderfoot O.V., Holloway T.* Air pollution impacts on avian species via inhalation exposure and associated outcomes // *Environmental Research Letters*. 2017. V. 12. № 8. P. 083002.
53. *Järvinen A.* Patterns and causes of long-term variation in reproductive traits of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ornis Fennica*. 1989. V. 66. P. 24–31.
54. *Паевский В.А.* Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ ЩУКИ ПАРАЗИТАМИ *TRIAENOPHORUS CRASSUS* И *T. NODULOSUS* (PLATHELMINTHES, CESTODA) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ: ВЛИЯНИЕ ГИДРОСТРОИТЕЛЬСТВА И ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

© 2021 г. А. Е. Жохов^{a, b, *}, М. Н. Пугачева^a

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия 152742 Ярославская обл., пос. Борок

^bЛаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Россия 625003 Тюмень, ул. Володарского, 6

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 25.03.2020 г.

После доработки 02.11.2020 г.

Принята к публикации 20.11.2020 г.

Изучена многолетняя динамика (период наблюдений превышает 70 лет) зараженности щуки цестодами *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* в Рыбинском водохранилище (р. Волга) в сравнительном аспекте. Цестода *T. crassus* – вид-вселенец, проникший в водохранилище вместе с ряпушкой *Coregonus albula* (вторым промежуточным хозяином) из оз. Белое; *T. nodulosus* – местный вид, развивающийся с участием окуня в качестве второго промежуточного хозяина. Потепление климата в Рыбинском водохранилище выразилось в устойчивом росте средней температуры воды. Это привело к постепенному снижению зараженности щуки цестодой *T. crassus* в результате нарушения комплекса сложных экологических связей между паразитом и его хозяевами – снижение численности крупных щук, колебания уровня водохранилища, массовая гибель ряпушки в годы с аномально жарким летом и чередованием у этого короткоциклового вида (возраст от 1+ до 3+) урожайных и неурожайных поколений. Многолетняя динамика зараженности щуки *T. nodulosus* характеризуется стабильно высокими показателями и их незначительными колебаниями. Популяция окуня Рыбинского водохранилища сохраняет высокую численность, устойчивый возрастной состав, что способствуют высокой зараженности *T. nodulosus* как окуня, так и щуки. Цестода *T. crassus* встречается только у крупных щук (длиной 30 см и более), с возрастом зараженность увеличивается; *T. nodulosus* паразитирует преимущественно у молодых щук, начиная с сеголеток, а зараженность крупных щук снижается.

Ключевые слова: климатические изменения, многолетняя и возрастная динамика, инвазивный вид, паразиты щуки, *Esox lucius*, *Triaenophorus*, Волга

DOI: 10.31857/S0367059721030112

Глобальное потепление и инвазивные виды входят в число наиболее важных угроз для экосистем, но обычно рассматриваются независимо друг от друга. Ожидается, что потепление климата существенно повлияет на биоразнообразие, вызывая изменения в фенологии, генетическом составе и ареалах видов, на взаимодействие видов и экосистемные процессы в целом [1, 2]. Исследования, посвященные связи между этими двумя угрозами, в основном сосредоточены на идее о том, что виды из низких широт, которые адаптированы к более высокой температуре, чем в экосистемах высоких широт, будут лучше приспособлены к условиям в высоких широтах при повышении температуры [3–5]. Напротив, северные холодолюбивые виды, продвинувшиеся на юг в период до потепления климата, при повы-

шении температуры будут проявлять меньшую приспособленность к новым условиям.

В акватории Рыбинского водохранилища потепление климата выразилось по целому ряду признаков. В акватории водохранилища в период потепления среднегодовая температура воздуха повысилась с 3.6 до 4.2°C. До 2000 г. температура интенсивно росла в холодный период, в 2000–2013 гг. ее повышение отмечено также и в теплый период [6]. Увеличение температуры воздуха в зимние месяцы способствовало более раннему очищению акватории водохранилища ото льда. До 1976 г. ледовый покров исчезал в среднем 3 мая, в период с 1976 г. по 2010 г. – 30 апреля, в последнее десятилетие – 26 апреля. Таким образом, средняя продолжительность безледного периода увеличилась с 193 до 213 дней [7]. Потепление климата в Рыбинском водохранилище нашло отражение в

устойчивом росте средней температуры воды, которая повысилась на 3.1°C за 30 лет наблюдений (1976–2005 гг.) [7, 8].

Основную роль в водном балансе водохранилища играет поверхностный сток, дающий 93.6% воды, осадки на зеркало водохранилища дают только 6.4%. Потепление климата привело к изменению циркуляционных процессов в атмосфере и стока рек, подверженных воздействию климатических факторов. В 1976–2010 гг. изменилось внутригодовое перераспределение стока рек бассейна водохранилища – зимний приток увеличился на 20%, а объем весеннего половодья снизился на 3% [7].

В результате потепления климата биота Рыбинского водохранилища обогатилась 15 видами южных вселенцев, из которых 4 вида относятся к зоопланктону [9], 7 – к бентосу [10] и 4 – к рыбам [11].

К числу паразитов, расширивших свой ареал в бассейне Волги в результате гидростроительства, относится цестода *Triaenophorus crassus* Forel, 1868, имеющая гетероксенный жизненный цикл: первый промежуточный хозяин – копеподы, второй – лососевидные рыбы, окончательный хозяин – щука [12]. У цестоды *T. nodulosus* такой же жизненный цикл, как и у *T. crassus*, только вторым промежуточным хозяином для нее служит в основном окунь. Этот вид встречается по всему бассейну Волги – его обширный ареал совпадает с ареалом щуки. Ареал *T. crassus* занимает северную часть ареала щуки [12].

В бассейне Волги *T. crassus* обитал в самой северной его части: в оз. Белое [13] и притоках р. Камы (реки Вятка и Чусовая) [14, 15]. В Рыбинское водохранилище эта цестода проникла из оз. Белое через р. Шексну вместе с европейской ряпушкой *Coregonus albula*, где была впервые обнаружена в 1947 г. [16], однако немного ранее (1943 и 1946 гг.) *T. crassus* был найден выше и ниже Рыбинского водохранилища [17]. Расселяясь в южном направлении, ряпушка достигла Саратовского водохранилища, в котором сейчас является редким видом [18]. Самая южная точка в Волге, куда до начала потепления климата проникла цестода *T. crassus*, – Горьковское водохранилище (р-он г. Волгореченска), где паразит впервые найден в 1977 г. [19, 20]. Есть информация о находке у щуки одного червя *T. crassus* у пос. Климовка (сейчас Саратовское водохр.) [21], но эти данные вызывают сомнения. Европейская ряпушка и цестода *T. crassus* – представители арктического пресноводного комплекса.

Цель настоящей работы – анализ многолетней динамики зараженности щуки цестодами *T. crassus* и *T. nodulosus* в Рыбинском водохранилище в связи с гидростроительством и потеплением климата, а также оценка возрастной динамики зара-

женности щуки этими цестодами в сравнительном аспекте.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили архивные данные Лаборатории экологической паразитологии ИБВВ РАН (пос. Борок) по зараженности щук цестодами за период с 1965 г. по 1981 г. (собранные Б.И. Куперманом), а также данные авторов за период с 1988 г. по 2019 г. Общий период наблюдений превышает 70 лет (с 1943 г. по 2019 г.) с некоторыми перерывами и охватывает весь период существования Рыбинского водохранилища. Для оценки многолетней динамики зараженности щук цестодами *T. crassus* и *T. nodulosus* учитывали крупных рыб со стандартной длиной тела 483 ± 83 мм (среднее $\pm SD$, 345–970 мм). Объемы выборок и размер рыб по годам приведены в табл. 1. Для оценки размерной динамики зараженности щук этими паразитами рыбы были разделены на 7 групп по длине тела – от сеголеток до самых крупных рыб. Всего использованы данные по зараженности 837 щук. Зараженность рыб оценивали по экстенсивности инвазии (%) (prevalence), индексу обилия (mean abundance) и интенсивности инвазии (intensity of infection, range). Все данные относятся к Волжскому плесу водохранилища (район пос. Борок и Брейтово). Данные по температуре воды Рыбинского водохранилища с 1947 г. по 2017 г. за июль, август и май–октябрь предоставлены Рыбинской гидрометеообсерваторией.

Индексы обилия паразитов сравнивали с помощью критерия Манна-Уитни (U-test), экстенсивность инвазии – по критерию Пирсона χ^2 (анализ таблиц сопряженности). Для сравнения средней температуры воды использовали метод однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Расчеты выполнены с использованием программы STATISTICA v 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика температуры воды. Для анализа динамики температуры воды весь период наблюдений (1947–2017 гг.) разбили на три условных десятилетних периода: 1) до начала потепления (1949–1958 гг.); 2) начало потепления с устойчивым ростом температуры (1976–1985 гг.) и 3) интенсивный рост температуры (2008–2017 гг.). Динамика средней температуры воды за весь теплый сезон с мая по октябрь за три десятилетних периода выглядела следующим образом: первый и второй периоды (13.5 и 14.0°C) по температуре не отличались ($F = 1.98$; $p = 0.176$); второй и третий (14.0 и 15.8°C) отличались существенно ($F = 28.6$; $p < 0.001$); еще большие различия были между пер-

Таблица 1. Количество и размер щук из Рыбинского водохранилища, исследованных на зараженность цестодами *T. crassus* и *T. nodulosus*

| Показатели | Годы | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------|------------|-------------|------------|------------|--------------|------------|-------------|--------------|------------|------------|--------------|------------|------------|------------|-------------|--|
| | 1943* | 1946* | 1947** | 1948** | 1956–1958*** | 1965 | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 | 1970 | 1971 | 1972 | 1973 | 1974 | |
| <i>n</i> | 15 | 15 | 15 | 20 | 102 | 36 | 53 | 31 | 6 | 39 | 50 | 22 | 31 | 39 | 28 | |
| $l \pm SD$ | – | – | – | – | 47 | 42 ± ± 5.3 | 44 ± ± 6.4 | 45.5 ± ± 6.3 | 44 ± ± 7.4 | 46 ± ± 6.5 | 47.6 ± ± 9.3 | 51 ± 9 | 44 ± ± 3.4 | 45 ± ± 5.6 | 54 ± ± 11.6 | |
| | Годы | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 1975 | 1976 | 1977 | 1978 | 1979 | 1981 | 1988 | 1990 | 1992 | 1999 | 2006 | 2010 | 2012 | 2018 | 2019 | |
| <i>n</i> | 18 | 45 | 38 | 51 | 21 | 26 | 19 | 23 | 15 | 10 | 13 | 15 | 16 | 12 | 13 | |
| $l \pm SD$ | 51 ± ± 5.4 | 49.7 ± ± 10 | 48 ± ± 6.5 | 50 ± ± 7.8 | 48 ± ± 5.6 | 52 ± 6 | 54 ± ± 13.5 | 50.5 ± ± 10 | 58 ± ± 7.8 | 49 ± 6 | 56 ± ± 6.5 | 51 ± ± 7.1 | 47 ± ± 7.1 | 57 ± ± 5.7 | 49 ± ± 5.1 | |

Примечание: * – данные по [27]; ** – данные по [10]; *** – данные по [15, 16]; *n* – количество исследованных рыб; $l \pm SD$ – стандартная длина рыб, см (среднее ± стандартное отклонение).

вым и третьим периодами (13.5 и 15.8°C) ($F = 51.7$; $p < 0.001$).

Июльская температура воды за первый и второй периоды (18.7 и 19.7°C) также не отличалась ($F = 1.73$; $p = 0.204$); между вторым и третьим периодами наблюдались температурные различия (19.7 и 21.8°C) ($F = 8.95$; $p = 0.008$) и еще большие различия были между периодами до начала потепления и интенсивного роста температуры (18.7 и 21.8°C) ($F = 13.4$; $p = 0.002$). Августовская температура воды показала такую же динамику: первый и второй периоды (18.4 и 19.1°C) не отличались ($F = 2.32$; $p = 0.145$); второй и третий периоды имели отличия (19.1 и 21.0°C) ($F = 13.7$; $p = 0.002$), также как первый и третий (18.4 и 21.0°C) ($F = 25.9$; $p < 0.001$). Эти данные за 69 лет наблюдений показывают отчетливый тренд в сторону роста средней температуры воды в Рыбинском водохранилище как за самые теплые месяцы (июль, август), так и за весь теплый сезон (май–октябрь) (см. рис. 4).

Размерная динамика зараженности. Цестода *T. nodulosus* заражает щуку на первом году жизни, как только переходит к хищничеству. Уже в августе–сентябре у сеголеток щуки в кишечнике встречаются молодые цестоды. Экстенсивность инвазии щук быстро возрастает, и щуки крупнее 30 см заражены на 90–100%. Индекс обилия максимален у щук с длиной тела 40–59 см, у более крупных рыб он снижается (рис. 1). Цестода *T. crassus* впервые появляется у щук с длиной тела не менее 30 см. С увеличением размеров рыб их зараженность возрастает и достигает максимальных значений у самых крупных особей (см. рис. 1).

Многолетняя динамика зараженности. Зараженность щуки *T. crassus* в начальные годы существования водохранилища (1947–1948 гг.) была самой высокой за весь период наблюдений, одна-

ко в дальнейшем произошло ее снижение (рис. 2). В 1956–1958 гг. Н.А. Изюмова [22, 23] исследовала 102 крупные щуки из разных участков Рыбинского водохранилища и не обнаружила у них *T. crassus*. С 1966 г. по 1971 г. наблюдается подъем зараженности щуки *T. crassus* и вновь резкий спад с 1975 г. по 1978 г. С конца 1980-х годов до 2012 г. отмечен продолжительный, но невысокий подъем зараженности, а с 2018 г. снова произошло ее снижение. Общая многолетняя динамика зараженности щуки *T. crassus* имеет отчетливый тренд в сторону снижения по экстенсивности инвазии ($\chi^2_{1966, 2012} = 5.75$, $df = 1$, $p = 0.019$) и индексу обилия ($U_{1966, 2012} = 284$, $p = 0.046$).

Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. nodulosus* выглядит иначе по сравнению с *T. crassus*. В 1947 и 1948 гг. зараженность щук *T. nodulosus* была невысокой, но в дальнейшем быстро выросла (рис. 3). Экстенсивность инвазии с 1965 г. по 2019 г. сохранялась высокой (80–100%), снижаясь лишь в отдельные годы до 60–70%. Индекс обилия в среднем не превышал 20 экз. на рыбу, хотя в отдельные годы (1966, 1976, 1977) резко возрастал до 30–50 экз. на рыбу (см. рис. 3). В целом за весь период наблюдений сохранялся стабильно высокий уровень зараженности щуки *T. nodulosus* без существенных колебаний, что подтверждается отсутствием значимых отличий как по экстенсивности инвазии ($\chi^2_{1965, 2019} = 0.16$, $df = 1$, $p = 0.698$), так и индексу обилия ($U_{1965, 2019} = 496$, $p = 0.638$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Цестода *T. crassus* как вид-вселенец в Рыбинском водохранилище всегда была малочисленным паразитом щуки по сравнению с *T. nodulosus*.

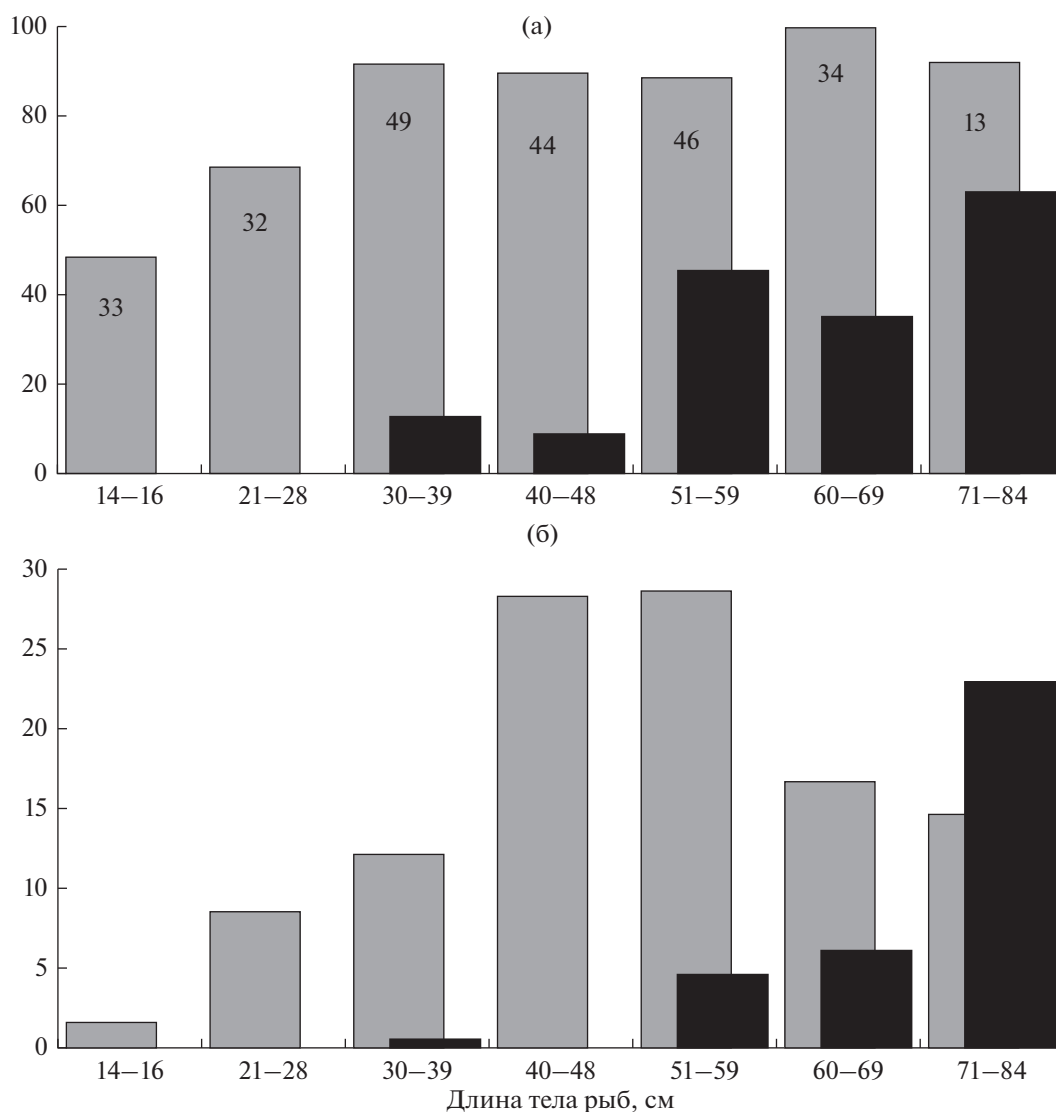


Рис. 1. Размерная динамика зараженности щуки цестодой *Triaenophorus nodulosus* (серые столбики) и *T. crassus* (черные столбики); а – экстенсивность инвазии, %; б – индекс обилия (экз.). Цифры в серых столбиках – объем выборки щук.

По нашим данным, *T. crassus* встречается только у крупных щук (длиной 30 см и более) и с возрастом зараженность увеличивается. Объясняется это тем, что ряпушка (второй промежуточный хозяин *T. crassus*) как пелагический вид держится в толще воды вдали от берегов. Крупные щуки после нереста избегают хорошо прогретых мелководий и уходят на глубоководные участки водохранилища, где температура воды ниже [24]. Ряпушка – представитель арктического комплекса, вид холодолюбивый, также избегает теплых мелководий: мелкие особи держатся в поверхностных слоях воды, крупные особи, хуже переносящие летний прогрев воды, обитают в придонных слоях воды [25]. Зараженность ряпушки плероцеркоидами *T. crassus* с возрастом увеличивается. По данным Б.И. Купермана [26], в оз. Белое ряпушка в возрасте 1 года была заражена на 11%, в воз-

расте 3–4 лет – на 69%. Роль ряпушки в питании щуки невелика [24], однако в отдельные годы спектр предпочитаемых жертв может меняться. Преимущественное заражение *T. crassus* именно крупных щук ранее отмечено и другими авторами [20, 27].

Зараженность окуня плероцеркоидами *T. nodulosus* с увеличением возраста сначала растет, а потом снижается у крупных рыб. Наиболее сильно заражены молодые окуни в возрасте от 0+ до 2+ [28]. Мелкие щуки-сеголетки (длиной 10–20 см) и молодые щуки в летние месяцы постоянно держатся в прибрежной зоне на глубинах 1–1.5 м, где интенсивно питаются молодью различных видов рыб, при этом основу их питания составляет молодь окуня, в том числе сеголетки (42–73%) [24]. Все эти факторы способствуют очень раннему и сильному заражению щук *T. nodulosus*. Крупные

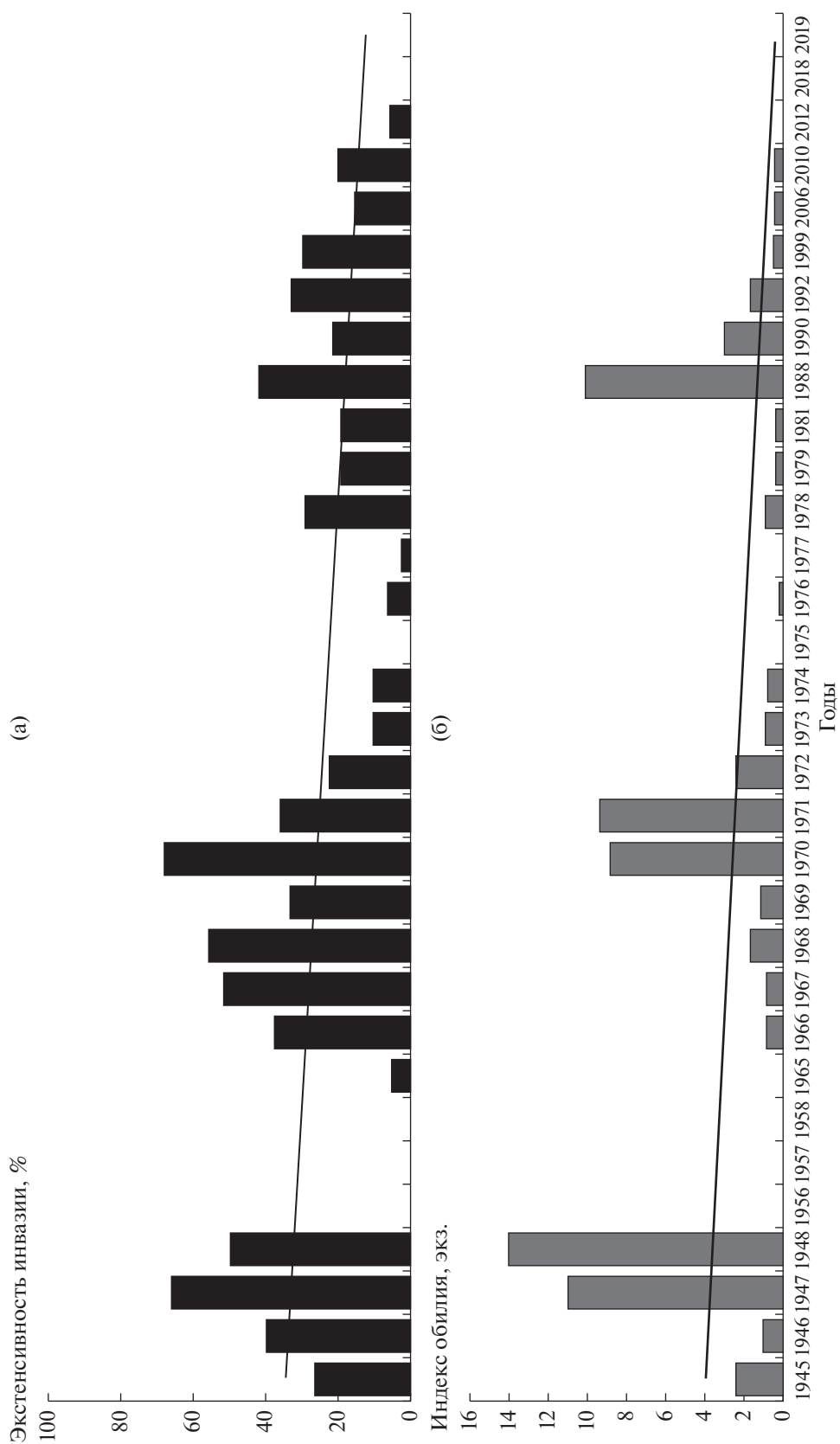


Рис. 2. Многолетняя динамика зараженности щуки cestодой *T. stizzius* в Рыбинском водохранилище: а — экстенсивность инвазии; б — индекс обилия.

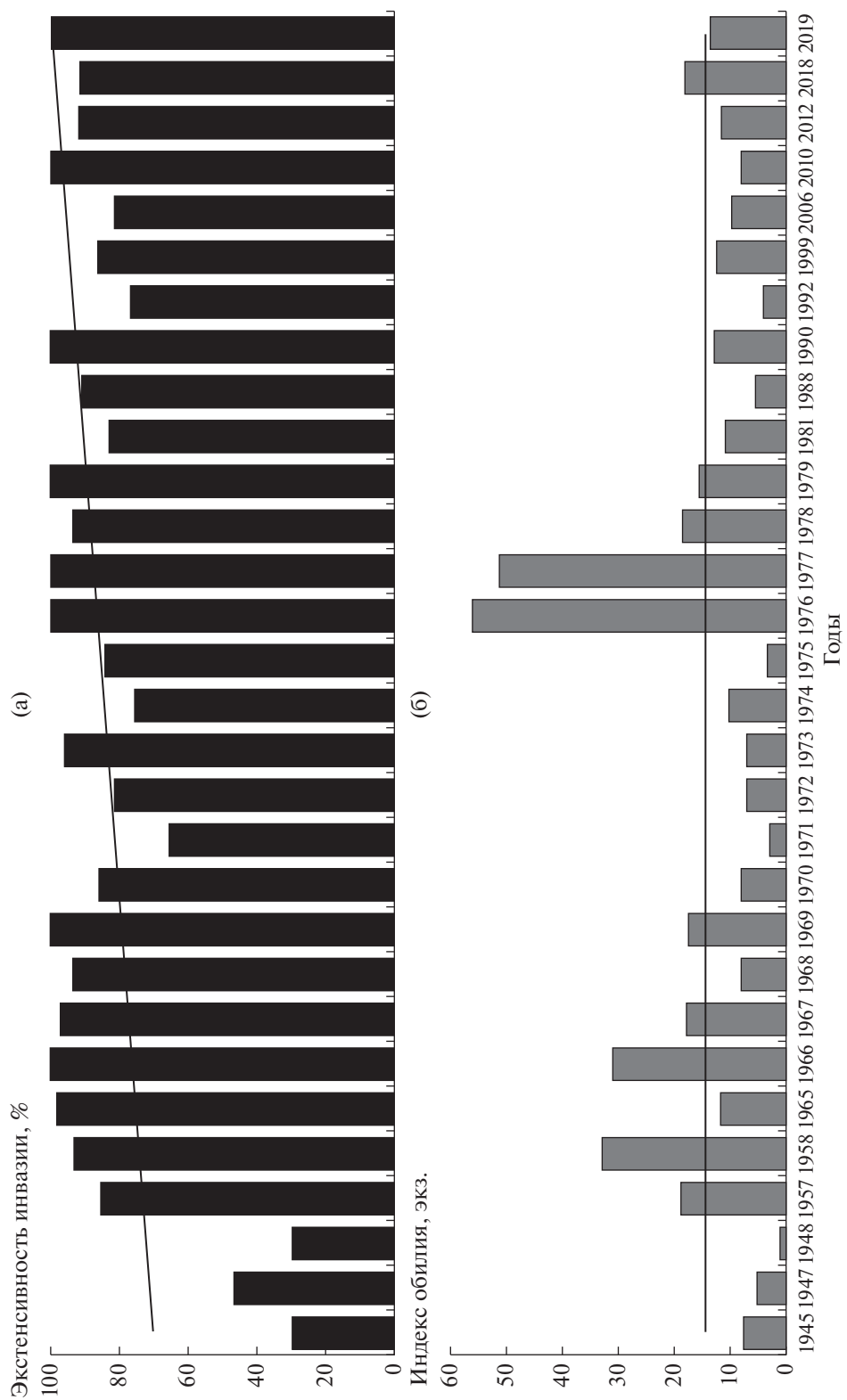


Рис. 3. Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. podiosus* в Рыбинском водохранилище: а – экстенсивность инвазии; б – индекс обилия.

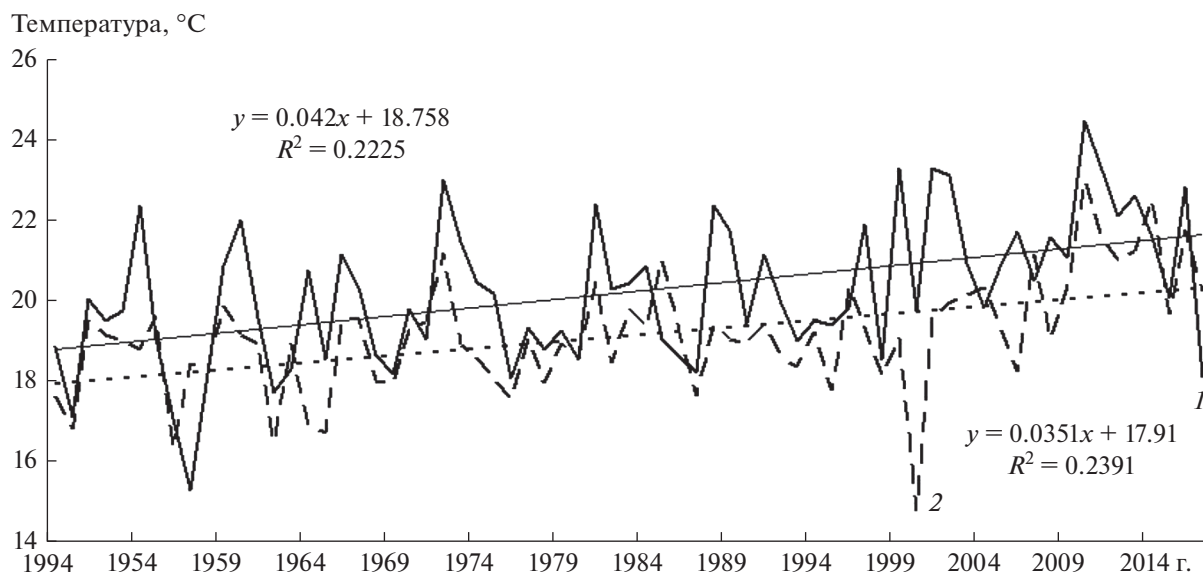


Рис. 4. Многолетние изменения средней температуры воды Рыбинского водохранилища: температура поверхностного слоя в июле (1) и августе (2).

щуки (длиной 70–100 см), обитающие в глубоководной зоне, переходят на потребление крупной добычи [24], что приводит к снижению их зараженности *T. nodulosus*.

Причиной появления европейской ряпушки в Рыбинском водохранилище стало изменение гидрологического режима этого участка Волги и превращение его в слабопроточное озеро. Только после создания водохранилища ряпушка как озерный вид нашла здесь для себя подходящие условия обитания, однако ее численность никогда не достигала промыслового уровня [25]. Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. crassus* характеризуется периодическими подъемами и спадами, что обусловлено колебаниями численности ряпушки — ее промежуточного хозяина.

К факторам, лимитирующим численность ряпушки, относятся морфометрия и уровенный режим водохранилища, а также температура [25]. Водохранилище имеет очень большие площади мелководий. Ряпушка откладывает икру осенью на чистых, незаиленных песчаных и каменистых грунтах. Ежегодно с октября по март происходит понижение уровня водохранилища на 3–3.5 м, осушаются пригодные для нереста ряпушки субстраты, что приводит к дефициту нерестовых площадей. Поэтому для многолетней динамики численности ряпушки характерны резкие колебания, обусловленные чередованием урожайных и неурожайных поколений. Возрастной и размерный состав ряпушки Рыбинского водохранилища в связи с коротким жизненным циклом (возраст от 1+ до 3+) постоянно изменяется: в отдельные годы популяция состоит то почти из одних сеголеток, то из двухлеток с высокой долей трехлеток.

Как холодолюбивый вид ряпушка чувствительна к повышению температуры воды. Потепление климата в Рыбинском водохранилище выразилось в устойчивом росте температуры воды с 1976 г. (рис. 4), который стал наиболее интенсивным в 2000-е годы [7]. Средняя температура воды водохранилища повысилась на 3.1°C за 30 лет наблюдений (1976–2005 гг.). Наибольшая скорость повышения приходилась на июль [8]. Средние многолетние значения температуры воды за июль–август заметно выросли: в 1951–1960-е гг. они составляли 19.6–18.9°C, в 1981–1990-е гг. — 20.0–18.7°C, в 2001–2010-е гг. — 21.7–19.8°C [7]. Годы с высокой летней температурой губительны для ряпушки. После аномально жаркого лета 1972 г. (температура воды в июле–августе была 23 и 21.2°C соответственно) наблюдалась массовая гибель ряпушки [25], что привело к снижению зараженности щуки *T. crassus* в последующие годы (см. рис. 2). Подобная картина, вероятно, наблюдалась после жары 2010 г. (температура воды в июле–августе была 24.5–23°C) и 2011 г. (23.3–21.6°C) (см. рис. 2). Однако полное отсутствие *T. crassus* у щуки, по крайней мере в Волжском плесе водохранилища в 1956–1958 гг. (см. рис. 2), не связано с температурным фактором, так как эти годы не были аномально жаркими. В годы с высокой температурой, когда прогревается вся толща воды, цветут сине-зеленые водоросли и возникает дефицит кислорода, погибают наиболее крупные особи ряпушки [25], сильно зараженные личинками *T. crassus*.

Причина резких колебаний зараженности щуки *T. crassus* может быть связана не только с гибелью ряпушки в аномально жаркие годы, но и в

большей степени с непостоянством возрастного состава ее популяции. Когда в популяции преобладают слабо зараженные сеголетки, зараженность щуки *T. crassus* будет снижаться, так как нарушается передача паразита по пищевой цепи. Еще одна причина этого – снижение численности крупных щук и преобладания особей младших возрастных групп. По данным ихтиологов, важным фактором снижения численности крупных щук в водоеме является троллинг – способ любительского лова, эффективно применяемый для массового отлова щук на больших глубинах. И все же основной причиной изменения размерно-возрастной структуры популяции щуки в 2000-е гг. считается повышение температуры воды, вызванное климатическими изменениями [29].

Многолетняя динамика зараженности щуки *T. nodulosus* характеризуется стабильностью и незначительными колебаниями. В период наполнения водохранилища (1941–1947 гг.), когда экологические и трофические связи между компонентами биоценоза только формировались, зараженность щуки была низкой (см. рис. 3). В это время взрослая форма *T. nodulosus* паразитировала, кроме щуки, у судака и налима; вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus*, помимо окуня, были ерш, судак, налим и уклейка [16]. В 1960-е годы окончательным хозяином *T. nodulosus* осталась только щука, круг промежуточных хозяев сократился до трех видов – окунь, ерш, налим [22]. Позднее и до настоящего времени основным вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus* в водохранилище служит окунь, крайне редко – ерш. Популяция окуня Рыбинского водохранилища сохраняет стабильно высокую численность, а ее дифференциация на две экологические формы (прибрежную и глубинную) – залог устойчивого многолетнего функционирования популяции [30]. Стабильный возрастной состав и численность популяции окуня способствуют неизменно высокой зараженности *T. nodulosus* как окуня, так и щуки.

Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. crassus* характеризуется резкими подъемами и спадами и имеет отчетливый тренд в сторону снижения. В 2018 и 2019 гг. мы не нашли в Волжском плесе у щук этой цестоды, что может быть свидетельством очередного резкого снижения зараженности щуки или исчезновения цестоды из водохранилища. В водохранилищах, расположенных ниже Рыбинского, *T. crassus*, вероятно, исчез, учитывая низкую численность ряпушки в них [18, 31]. “Синантропный” очаг триэнофороза, вызываемого *T. crassus*, существовал в Горьковском водохранилище: он поддерживался не ряпушкой, а форелью, сбегавшей из садков Волгореченского рыбхоза [20]. Современная информация об этом очаге отсутствует. Рассматривая общую ситуацию с *T. crassus* в водохранилищах Волги, можно сказать, что этот северный все-

нец и ранее не имел широкого распространения в Волге, а сейчас “сдает завоеванные ранее позиции” и отступает на север. Состояние популяции второго вида (*T. nodulosus*) остается стабильным, что подтверждается высокой зараженностью щуки за длительный период наблюдений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование многолетней (более 70 лет) динамики зараженности щуки двумя видами цестод в Рыбинском водохранилище выявило отчетливый тренд снижения зараженности одним из них – *Triaenophorus crassus*. Этот паразит – северный вселенец, который проник в водохранилище в начальный период его наполнения вместе со своим промежуточным хозяином – ряпушкой. Второй паразит *T. nodulosus* – местный вид, развивающийся с участием окуня, сохраняет стабильно высокие показатели зараженности щуки без резких колебаний. Появление *T. crassus* в водохранилище обусловлено зарегулированием стока и превращением данного участка Волги в слабопроточное озеро. Причина резких колебаний зараженности щуки цестодой *T. crassus* и ее общего постепенного снижения связана с глобальным потеплением, которое в Рыбинском водохранилище выразилось в устойчивом росте средней температуры воды на 3.1°C за 30 лет наблюдений. Для *T. crassus* следствием глобального потепления стало нарушение комплекса сложных экологических связей между паразитом и его хозяевами (снижение численности крупных щук, колебания уровня водохранилища, массовая гибель ряпушки и чередование ее урожайных и неурожайных поколений), в результате которого вид, вероятно, выпал из фауны водохранилища.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки (АААА-А18-118012690100-5), а также при поддержке Правительства Тюменской области в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Были соблюдены национальные и внутриорганизационные принципы планирования и проведения исследований с использованием животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Walther G.-R., Post E., Convey P. et al. Ecological responses to recent climate change // Nature. 2002. V. 416. P. 389–395.
2. Root T.L., Price J.T., Hall K.R. et al. Fingerprints of global warming on animals and plants // Nature. 2003. V. 421. P. 57–60.
3. Юнчис О.Н. Возможные изменения паразитофауны рыб при глобальном потеплении // Проблемы ихтиопатологии в начале XXI века: Сб. научн. тру-

- дов ГосНИОРХ. С.-Петербург, 2009. Вып. 338. С. 240–246.
4. *Hellmann J.J., Byers J.E., Bierwagen B.G., Dukes J.S.* Five potential consequences of climate change for invasive species // *Conservation Biology*. 2008. V. 22. № 3. P. 534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
 5. *Marcogliese D.J.* The impact of climate change on the parasites and infectious diseases of aquatic animals // *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz.* 2008. V. 27. № 2. P. 467–484.
 6. *Литвинов А.С., Законнова А.В., Поддубный С.А.* Климат и гидрологический режим // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: РАН, 2018. С. 32–50.
 7. *Литвинов А.С., Законнова А.В.* Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // *Географический вестник*. 2014. № 2(29). С. 41–45.
 8. *Литвинов А.С., Роцупко В.Ф.* Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // *Метеорология и гидрология*. 2010. № 7. С. 65–75.
 9. *Лазарева В.И.* Зоопланктон // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: РАН, 2018. С. 317–324.
 10. *Шербина Г.Х., Перова С.Н., Пряничникова Е.Г.* Донные виды-вселенцы // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: РАН, 2018. С. 324–329.
 11. *Боровикова Е.А., Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П.* Рыбы // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, 2018. С. 329–339.
 12. *Куперман Б.И.* Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 207 с.
 13. *Петрушевский Г.К.* О заболевании рыб Белого озера // *Изв. ВНИОРХ*. 1957. Т. 42. С. 278–282.
 14. *Гревецва М.А.* Систематический обзор гельминтов рыб бассейна реки Вятки // *Труды Кировского с.-х. ин-та*. Пермь, 1976. Т. 12. С. 64–71.
 15. *Костарев Г.Ф.* Паразитофауна рыб реки Чусовой // *Учен. зап. Пермского госуниверситета*. 1969. Т. 179. С. 230–238.
 16. *Столяров В.П.* Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища // *Труды Ленинградского о-ва естествоиспытателей*. 1954. Т. 72. Вып. 4. С. 160–187.
 17. *Столяров В.П.* Паразитарные болезни рыб Верхней Волги на участке Ярославской и Калининской областей // *Записки Ленинградского с.-х. ин-та*. 1955. Вып. 9. С. 180–201.
 18. *Ермолин В.П.* Состав ихтиофауны Саратовского водохранилища // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50. № 2. С. 280–284. [*Ermolin V.P.* Composition of the ichthyofauna of the Saratov Reservoir // *J. Ichthyology*. 2010. V. 52. № 2. P. 211–215.] <https://doi.org/10.1134/S0032945210020098>
 19. *Соломатова В.П.* Триенофороз лососевых при индустриальных методах выращивания // VII Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л.: Наука, 1979. С. 103–104.
 20. *Воронин В.Н., Чернышева Н.Б., Стрельбицкая И.Н.* Характеристика очага триенофороза форели и меры борьбы с заболеванием в условиях садкового выращивания // *Проблемы паразитологии и болезней рыб в современных индустриальных рыбодомных хозяйствах: Сб. научн. трудов ГосНИОРХ*. С.-Петербург, 1992. Вып. 311. С. 9–22.
 21. *Богданова Е.А., Никольская Н.П.* Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // *Паразитофауна рыб бассейна р. Волги и вопросы загрязнения Пермского водохранилища / Изв. ГосНИОРХ*. 1965. Т. 60. С. 5–110.
 22. *Изюмова Н.А.* К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // *Труды ИБВ АН СССР*. 1959. Вып. 2(5). С. 174–190.
 23. *Изюмова Н.А.* Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (щука, синец, густера) // *Труды ИБВ АН СССР*. 1960. Вып. 3(6). С. 284–299.
 24. *Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н.* Щука // *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология*. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 184–198.
 25. *Герасимов Ю.В., Боровикова Е.А., Столбунов И.А.* Ряпушка // *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология*. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 157–169.
 26. *Куперман Б.И.* Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы // *Труды ИБВВ АН СССР*. 1979. Вып. 38(41). С. 133–159.
 27. *Иешко Е.П., Аникиева Л.В., Лебедева Д.И., Ильмаст Н.В.* Особенности популяционной биологии цестод рода *Triaenophorus* в естественных и техногенно трансформированных водоемах // *Паразитология*. 2012. Т. 46. № 6. С. 434–443.
 28. *Евланов И.А.* Распределение и механизм регуляции плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Triaenophoridae) // *Паразитология*. 1987. Т. 21. № 5. С. 654–658.
 29. *Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н.* Пространственное распределение и структура популяции щуки *Esox lucius* Рыбинского водохранилища в период потепления климата // *Вопросы ихтиологии*. 2018. Т. 58. № 1. С. 31–44. <https://doi.org/10.1134/S0032945218010058>
 30. *Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Столбунов И.А., Павлов Д.Д.* Окунь // *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология*. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 331–348.
 31. *Шакирова Ф.М., Северов Ю.А.* Видовой состав ихтиофауны Куйбышевского водохранилища // *Вопросы ихтиологии*. 2014. Т. 54. № 5. С. 520–532. [*Shakirova F.M., Severov Y.A.* Species composition of ichthyofauna of the Kuibyshev reservoir // *J. Ichthyology*. 1914. V. 54. № 8. P. 513–525.] <https://doi.org/10.1134/S0032945214050099> <https://doi.org/10.7868/S0042875214050105>

НАСЕЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*, *EULIROTYRNIA*) И КОРМООБЕСПЕЧЕННОСТЬ ЕЕ МЕСТООБИТАНИЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКИ КОНТРАСТНОЙ СРЕДЕ

© 2021 г. Л. Е. Лукьянова^{а,*}, Н. Л. Ухова^б, О. В. Ухова^б, Ю. В. Гордилова^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бВисимский государственный природный биосферный заповедник,
Россия 624140 Свердловская обл., Кировград, ул. Степана Разина, 23

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

Поступила в редакцию 02.04.2020 г.

После доработки 02.02.2021 г.

Принята к публикации 05.02.2021 г.

Исследования в пихтово-еловых лесах Среднего Урала, в местообитаниях с разной степенью трансформации природными катастрофами (ветровалом и пожарами), показали, что обилие и динамика сообществ беспозвоночных определяют кормообеспеченность местообитаний бурозубок, одну из наиболее важных микросредовых характеристик. Показатель кормообеспеченности отражает состояние кормовой базы обыкновенной бурозубки и является устойчивой биотопической характеристикой, стабильность которой поддерживается благодаря перераспределению обилия разных таксономических групп почвенной мезофауны в ходе их многолетней динамики. Численность обыкновенной бурозубки оказалась не связанной с кормообеспеченностью местообитаний текущего года, но зависела от кормообеспеченности предыдущего года, причем в наибольшей степени эта зависимость выражена в сильно нарушенных местообитаниях.

Ключевые слова: *Sorex araneus*, экологически контрастная среда, ветровал, пожар, микросредовые характеристики местообитаний, кормообеспеченность, почвенная мезофауна

DOI: 10.31857/S0367059721040077

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) — один из широко распространенных видов землероек в мире. У представителей рода *Sorex* отмечен самый высокий среди наземных млекопитающих уровень обмена, что объясняет функционирование бурозубок, близкое к пределу физиологических возможностей [1, 2]. Из-за широкого распространения, многочисленности, невероятной прожорливости и круглосуточной активности бурозубки относятся к важным компонентам таежных экосистем. В регулировании обилия беспозвоночных животных их роль является мозаично действующим фактором, но при высокой численности землеройки могут снижать биомассу жертв [3]. Передвигаясь в лесной подстилке, бурозубки способствуют перемешиванию ее компонентов в верхних горизонтах почвы, что ускоряет прорастание семян деревьев и кустарников. Во многих природных очагах клещевого энцефалита они наряду с грызунами являются основными прокормителями личинок иксодовых клещей и возглавляют список животных, способных регулярно поддерживать циркуляцию вируса [4–6].

Жизнедеятельность животных в природе осуществляется в местообитаниях с определенным диапазоном условий окружающей среды и соответственно ресурсов, в котором вид способен выжить и размножаться. Поскольку конкретные периоды жизни мелких млекопитающих проходят на небольших по площади участках, “посредником” между популяцией и внешней средой является микросреда местообитаний, характеристики которой отражают защитные и кормовые условия обитания животных [7]. Известно, что выбор бурозубками участков обитания определяется прежде всего их кормностью, которая влияет на численное распределение особей и может быть оценена по значениям общей численности или биомассы беспозвоночных животных [3, 8]. Следовательно, показатель кормообеспеченности местообитаний бурозубок равнозначен общему обилию почвенно-подстилочных беспозвоночных животных и является важной биотопической характеристикой, определяющей сложными процессами в разнообразных по таксономическому и численному составу сообществах.

Питание обыкновенной бурозубки изучено достаточно полно, ее кормовой спектр гораздо шире и разнообразнее по сравнению с другими видами рода, а рацион может меняться в зависимости от времени года, погоды и среды обитания [3, 9, 10]. Она не имеет жесткой привязанности к определенным кормовым объектам, переключаясь в разные годы с одних объектов на другие в зависимости от того, как часто те встречаются в местообитаниях [11]. Основу питания вида составляют многочисленные и доступные виды крупных почвенно-подстилочных беспозвоночных животных. В августе–сентябре в ее диете преобладают дождевые черви (Lumbricidae), пауки (Aranei), сенокосцы (Opiliones), как имаго, так и личинки различных жесткокрылых (Coleoptera), среди которых преобладают жуки (Carabidae), охотно поедают стафилиниды (Staphylinidae) и шелкунов (Elateridae), потребляют в огромном количестве личинок двукрылых (Diptera), а также наземных моллюсков (Gastropoda) [11–15]. Наоборот, в зимний период, когда такие предпочитаемые объекты, как дождевые черви, труднодоступны, бурозубки могут потреблять менее прибыльную и менее приемлемую добычу – двупарноногих многоножек (Diplopoda) [14].

Несмотря на интерес к изучению зависимости численного распределения бурозубок от обилия их потенциальных кормовых объектов [3], такие данные немногочисленны и иногда неоднозначны, что объясняется использованием разных методов. Абсолютные методы учета обилия бурозубок и беспозвоночных показывают наличие тесной положительной корреляции в наиболее благоприятных по кормности биотопах в ненарушенных природных условиях [3, 16]. В местообитаниях, нарушенных природными катастрофическими явлениями (ветровалом и пожаром), связь численности бурозубок с обилием беспозвоночных может быть не очевидной из-за трансформации условий обитания, приводящей к нарушениям в структуре населения мелких насекомых: перераспределение видов по численности, изменение долевого участия и смена доминирования [17–22]. В сообществах почвенно-подстилочных беспозвоночных, находящихся в тесной зависимости от целого ряда растительных и почвенных показателей, в местообитаниях с разной степенью пирогенного воздействия меняются обилие и видовое разнообразие большинства таксонов, нарушается соотношение доминирующих групп. На почвенную мезофауну пирогенных территорий оказывают влияние не только сила пожара, структура растительности и почвы, но и состав окружающих поврежденных участков ненарушенных сообществ беспозвоночных [23–28].

В настоящее время в немногочисленных работах, посвященных изучению мелких насекомоядных животных, обитающих в ветровально-пиро-

генных биотопах, отсутствуют сведения о характере зависимости численности бурозубок от параметров среды их местообитаний. Основная цель нашей работы – в экологически контрастных биотопических условиях изучить связь численности обыкновенной бурозубки с обилием почвенно-подстилочных беспозвоночных, отражающим кормообеспеченность ее местообитаний. Мы предположили, что показатель кормообеспеченности, определяющийся сложными процессами в многочисленных и таксономически разнообразных сообществах беспозвоночных, является многолетней устойчивой характеристикой состояния кормовой базы *S. araneus* в биотопах с разной степенью нарушенности природными катастрофическими факторами и отражается на численности этого вида. Мы изучали хронографическую и биотопическую изменчивость микросредовых параметров, анализировали динамику численности обыкновенной бурозубки, оценивали ее связь с микросредовыми характеристиками в экологически контрастных местообитаниях, исследовали динамику и изменчивость обилия почвенной мезофауны, а также вклад отдельных таксономических групп в сообщества сравниваемых биотопов. Полученные нами новые данные могут быть полезны для изучения устойчивости биоты к последствиям природных экстремальных явлений, существенный рост которых (особенно лесных пожаров) наблюдается в последние десятилетия [29].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования (бурозубки и беспозвоночные животные) был собран в лесных биоценозах низкогорной части Среднего Урала на территории Висимского заповедника (57°19'–57°31' с.ш. и 59°20'–59°50' в.д.) в Свердловской области, где обыкновенная бурозубка распространена повсеместно и является наиболее многочисленным видом в населении землероек [30].

Экологическая контрастность условий среды местообитаний животных на исследуемой охраняемой территории вызвана существенной трансформацией лесных биогеоценозов под воздействием мощного ветровала в 1995 г. и двух последующих обширных пожаров в 1998 и 2010 гг. На основании сравнительного анализа микросредовых характеристик выбраны три контрастных биотопа: ненарушенный (I), слабо нарушенный (II) и сильно нарушенный (III). Биотоп I представляет собой не нарушенный ветровалом и пожарами участок пихтово-елового высокоотравно-папоротникового коренного леса, биотоп II – частично нарушенный ветровалом и одним пожаром участок березового вейниково-разнотравного леса, биотоп III – нарушенный ветровалом и двумя пожарами участок, изначально включал крупнопapo-

ротниковый и липняковый типы коренных и условно-коренных пихто-еловых лесов. В настоящее время биотоп III представляет собой ветровально-гаревый биоценоз, растительные сообщества которого находятся на разных стадиях посткатастрофических восстановительных сукцессий. Все исследуемые биотопы расположены в привершинных частях невысоких гор: биотоп I находится на плоской привершинной части склона г. Малый Сутук (560 м над ур. м.), а биотопы II и III – на привершинной части пологого склона г. Липовый Сутук (495 м над ур. м.).

В июне 1998 г. распространению пожара способствовало большое количество горючего материала, образовавшегося на обширной ветровальной территории. Пожарище протянулось полосой шириной от 1 до 1.5 км и длиной 10 км, общая площадь его составила около 1610 га. В августе 2010 г. в северо-восточной части Висимского заповедника пожар распространился на площади 1800 га, в его зону попали различные насаждения, в основном из подроста, образовавшегося на участках сплошного ветровала. Влияние двух пожаров на лесные биогеоценозы различалось: второй пожар был слабее, он прошел мозаично, сохранились пятна с зелеными мхами, а по участкам с произрастанием вейников, доминировавших в этом биотопе, пожар прошел бегло, уничтожив во многих местах только уже усыхающий травостой. В 2010 г. на территории старого пожарища (1998 г.) было много сухой травы, недогоревших стволов и вывалившегося сухостоя (его доля составила 14%). Второй пожар в отличие от первого затронул не все горевшие ранее участки либо интенсивность горения на них была незначительной [31, 32]. В результате комплексного воздействия природных катастрофических факторов лесные фитоценозы трансформировались в ветровально-гаревые растительные сообщества [33].

Относительную численность (обилие) населения бурозубок, выражаемую в числе особей на 100 ловушко-суток, оценивали стандартным методом ловушко-линий. Отлов бурозубок в биотопе III проводили с 1998 г. (год возникновения первого пожара) по 2019 г., а в биотопах I и II – с 2013 г. по 2019 г., поскольку учетные линии были заложены спустя три года после второго пожара. В каждом из трех исследуемых биотопов ежегодно в конце августа – первой половине сентября выставляли одновременно 50 проволочных капканчиков на расстоянии 5–10 м друг от друга, время экспозиции которых составляло 5 сут. Вокруг каждой ловушки на площади 10 м² проводили количественное описание параметров микросреды местообитаний мелких млекопитающих на основе методики, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской [7].

Описания на площадках вокруг 150 ловушек проводили в августе 2013 г., а повторные в то же

время в 2017 г. по семи микросредовым характеристикам: площадь покрытия (м²) участков мхом (MC), травянистой растительностью (HC), кустарником (CS), численность (экз.) подроста древесных пород (AU), площадь поперечного сечения (м²) стволов живых (TC), сухих деревьев и пней (SC), площадь покрытия (м²) участков валежом (LC). Всего проведено 300 описаний. Показатель кормообеспеченности местообитаний обыкновенной бурозубки оценивали по общему обилию крупных почвенно-подстилочных беспозвоночных размером более 2 мм (почвенной мезофауны), добытых в биотопах I и II в 2013–2017 гг., а в биотопе III – в 1998–2017 гг. прямым методом учета: выкопки проб почвы и ручным разбором ее на месте [34].

В конце августа–первой половине сентября на каждой пробной площади анализировали 50 проб размером 15 × 15 × 20 см, выбранных беспозвоночных животных фиксировали в 70%-ном спирте. Измеряли общее обилие почвенной мезофауны, а также обилие надвидовых таксонов (ранга семейства и выше) (экз/м²). Включение в анализ отдельных таксономических групп обосновано необходимостью оценки их вклада в общее обилие сравниваемых сообществ беспозвоночных. Учитывали следующие таксоны: дождевые черви (Lumbricidae), энхитреиды (Enchytraeidae), пауки (Aranei), сенокосцы (Opiliones), костянки (Lithobiidae), землянки (Geophilidae), многоножки (Diplopoda), полужесткокрылые (Hemiptera), жуки-щелкуны (Carabidae), стафилины (Staphylinidae), щелкуны (Elateridae), чешуекрылые (Lepidoptera), перепончатокрылые (Hymenoptera), двукрылые (Diptera), брюхоногие моллюски (Gastropoda). В прочие Coleoptera объединены мягкотелки (Cantharidae), долгоносики (Curculionidae), листоеды (Chrysomelidae), лейодиды (Leiodidae), пилюльщики (Byrrhidae), скрытноеды (Cryptophagidae), блестянки (Nitidulidae), короеды (Scolytidae), жуки-землерои (Geotrupidae), а в прочие беспозвоночные вошли все иные таксоны, не указанные в списке. Материал собирали во второй половине августа, поскольку в конце лета – начале осени население бурозубок наиболее многочисленно, а состав сообществ почвенно-подстилочных беспозвоночных, характеризующийся сезонной изменчивостью, наиболее стабилен [3, 9].

Для изучения влияния погодных условий на численность населения бурозубок и обилие беспозвоночных животных использовали данные метеостанции “Висим”. Гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) вычисляли как отношение суммы осадков в дни, когда температура воздуха была выше +10°C, умноженной на 10, к сумме разниц между среднесуточной температурой и +10°C за этот период. Для характеристики года как “влажного” или “засушливого” сравни-

Таблица 1. Погодные условия района Висимского заповедника по данным метеостанции “Висим” (средние значения температуры воздуха и сумма осадков за май–август)

| Показатель | Год | | | | | | | Среднее (1987–2018 гг.) |
|------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------------------------|
| | 2012 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 | |
| Температура воздуха, °С | 15.8 | 14.6 | 13.5 | 13.4 | 16.0 | 12.9 | 10.7 | 14.1 |
| Сумма осадков, мм | 222.9 | 251.8 | 345.4 | 511.0 | 194.5 | 378.6 | 397.3 | 309.0 |
| Гидротермический коэффициент | 2.64 | 3.60 | 5.63 | 8.18 | 2.34 | 6.87 | 6.33 | 4.4 |

вали значения ГТК с его среднегодовым значением (табл. 1).

Статистическая обработка собранного материала выполнена с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0. Изучение связи численности обыкновенной бурозубки с общим обилием беспозвоночных животных, обилия отдельных таксономических групп почвенной мезофауны со значениями ГТК осуществляли с помощью коэффициента линейной корреляции Пирсона (r), предварительно проведя процедуру логарифмирования значений, распределение которых отклоняется от нормального. Корреляцию между численностью бурозубок и общим обилием беспозвоночных учитывали только для совпадающих лет учетов: в биотопах I и II – в 2013–2017 гг., а в биотопе III – в 1998–2017 гг. Связь численности бурозубок с обилием их потенциальных кормовых объектов оценивали в текущем и предыдущем сезонах, поскольку обилие почвенной мезофауны в предыдущем году отражает кормовые запасы зимнего периода, а обилие беспозвоночных текущего года характеризует актуальные запасы бурозубок. Для выявления различий между биотопами по комплексу микросредовых характеристик и таксономическому составу почвенной мезофауны применяли дискриминантный канонический анализ. Связь численности обыкновенной бурозубки с погодными условиями и микросредовыми характеристиками местообитаний оценивали с использованием регрессионного анализа. Уровень хронографической и биотопической изменчивости общего обилия беспозвоночных, обилия отдельных таксонов, а также микросредовых параметров местообитаний бурозубок изучали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Микросредовые условия местообитаний обыкновенной бурозубки. В трех сравниваемых биотопах микросредовая обстановка существенно различалась по шести параметрам: площадь покрытия микроучастков мхом ($F = 63.79$, $p < 0.001$), травянистой растительностью ($F = 19.37$, $p < 0.001$), кустарником ($F = 56.42$, $p < 0.001$), численность подроста ($F = 4.39$, $p < 0.05$), площадь сечения стволов живых деревьев ($F = 41.80$, $p < 0.001$), су-

хостоя и пней ($F = 16.02$, $p < 0.001$). Не выявлены биотопические различия площади покрытия валежом ($F = 0.61$, $p > 0.05$), ее значения также не различались в разные годы ($F = 2.87$, $p > 0.05$). Площадь покрытия микроучастков травянистой растительностью и численность подроста отличались высокой хронографической изменчивостью ($F = 19.01$, $p < 0.001$ и $F = 51.28$, $p < 0.001$ соответственно). Микросредовые характеристики, связанные с площадью покрытия участков кустарником ($F = 0.02$, $p > 0.05$), площадью сечения стволов живых ($F = 1.59$, $p > 0.05$), сухих деревьев и пней ($F = 0.29$, $p > 0.05$), не имели значимых межгодовых различий. Дискриминантный анализ временных микросреды показал высоко значимые различия между тремя биотопами по описаниям в 2013 и 2017 гг. (Δ Уилкса = 0.26, $F = 13.38$, $p < 0.001$ и Δ Уилкса = 0.16, $F = 19.85$, $p < 0.001$ соответственно). Максимальные различия микросредовых характеристик проявились между сильно нарушенным биотопом III и ненарушенным биотопом I (рис. 1а, б). Наибольший вклад в дискриминацию микросреды трех местообитаний внесли переменные, оценивающие площадь покрытия участков мхом, травянистой растительностью, кустарником, а также площадь сечения стволов живых деревьев.

Анализ варибельности характеристик показал, что микросредовая обстановка в условиях ненарушенного и слабо нарушенного биотопов менее изменчива по сравнению с сильно нарушенным – в этих местообитаниях наименьшим межгодовым размахом характеризуется наибольшее число переменных (табл. 2). В биотопе III наименее изменчивой оказалась площадь покрытия травянистой растительностью (HC), межгодовой размах значений которой был наиболее низким по сравнению с биотопами I и II. В целом в биотопе III микросредовые характеристики имели наибольшие значения коэффициентов вариации, что свидетельствует о неоднородности условий среды, вызванной комплексным воздействием природных катастрофических факторов. В большей степени неоднородным этот биотоп оказался по покрытию участков мхом (MC), стволами сухих деревьев и пнями (SC), а также по площади сечения стволов живых деревьев (TC). Минимальной варибельностью и сходным разма-

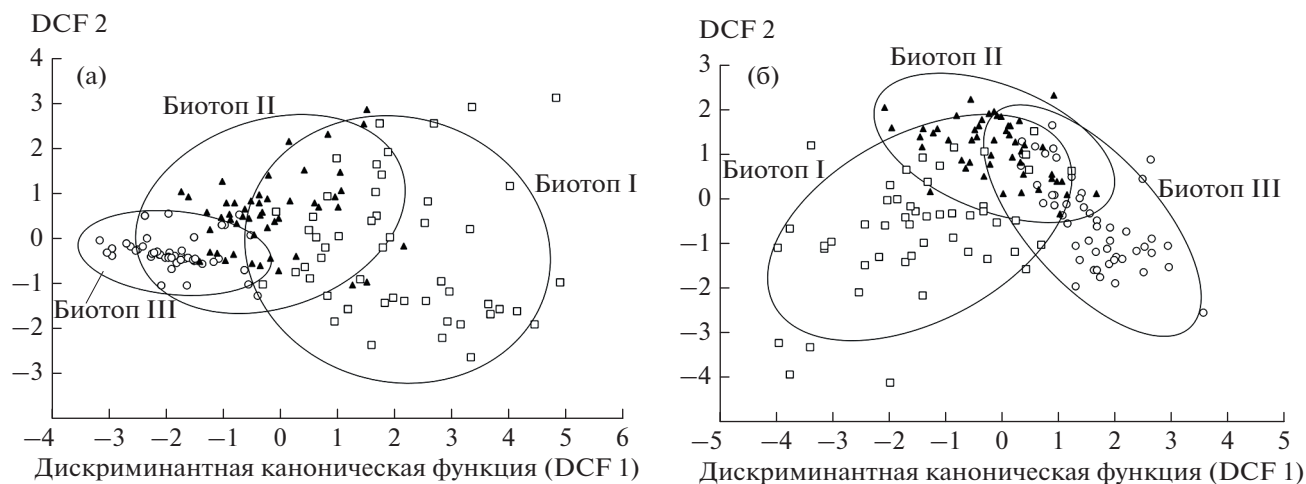


Рис. 1. Микросредовые характеристики местообитаний обыкновенной бурозубки (по 7 количественным показателям) в биотопах I–III в 2013 г. (а) и 2017 г. (б) (эллипсы показывают 95%-ные доверительные области).

хом межгодовой изменчивости во всех биотопах характеризовалась переменная LC – площадь покрытия микроучастков валежом (см. табл. 2). Близкими высокими значениями коэффициентов вариации в годы описаний и относительно невысоким межгодовым размахом изменчивости в сравниваемых биотопах отличалась характеристика SC – площадь покрытия стволами сухих деревьев и пнями. Выявленные биотопические отличия микросредовых характеристик позволили рассматривать среду сравниваемых местообитаний как экологически контрастную.

Влияние на динамику численности обыкновенной бурозубки погодных условий и микросредовых факторов. В многолетней динамике численности обыкновенной бурозубки в трех сравниваемых биотопах в 2013–2019 гг. выделяются два года: 2014 г. – год максимальных значений и 2018 г. – год глубокой депрессии (рис. 2). Значительный рост численности бурозубок в 2014 г. по сравнению с предыдущим годом в биотопах I, II и III (двух-, пяти- и трехкратный соответственно), возможно, объясняется сложившимися благоприятными условиями теплого и влажного летнего сезона 2013 г. с равномерным распределением осадков (см. табл. 1). Поскольку известно, что на численность бурозубок текущего года оказывают положительное влияние благоприятные погодные условия предыдущего сезона [35], можно предположить, что глубокая депрессия численности обыкновенной бурозубки во всех сравниваемых биотопах в 2018 г. является следствием неблагоприятных погодных условий не только предыдущего 2017 г., весенне-летний сезон которого был переувлажненным, а сумма осадков превышала среднегодовые, но и предшествующих сезонов: переувлажненного 2015 г. и засушливого 2016 г. (см. табл. 1). В то же время наблюдаемый

высокий уровень численности обыкновенной бурозубки в 2019 г., которому предшествовал сырой и прохладный летний сезон 2018 г., не может быть однозначно объяснен влиянием погодных факторов. Согласно литературным данным, периодичность изменения численности вида далеко не всегда совпадает с периодичностью изменения погодных условий [35]. В целом уровень значений обилия обыкновенной бурозубки в период 2013–2019 гг. оказался выше в сильно нарушенном биотопе по сравнению с биотопами I и II (см. рис. 2). Ранее нами было показано [18], что повышение численности *S. araneus* на гаревых участках объясняется особенностями ее более успешного восстановления по сравнению с другими видами рода, свидетельствующее о благоприятности условий, сложившихся для обитания вида в ходе постпирогенного восстановления лесных биоценозов.

Анализируя зависимость обыкновенной бурозубки от условий среды ее местообитаний, мы обнаружили связь ее численности с наибольшим числом микросредовых параметров в сильно нарушенном биотопе по сравнению с биотопами I и II. Так, в 2015 и 2017 гг. при низком уровне численности населения в биотопе III отмечается прямая зависимость обилия бурозубок от площади покрытия микроучастков мхом ($\beta = 0.66, p < 0.001$), кустарником ($\beta = 0.30, p < 0.05$) и валежом ($\beta = 0.34, p < 0.05$). Связь с последней характеристикой выявлена и при высоком уровне численности вида в 2019 г. ($\beta = 0.39, p < 0.01$). Это свидетельствует о численном преобладании обыкновенной бурозубки при любом уровне ее обилия на нарушенных участках с улучшенными защитными условиями и подтверждает факт предпочтительности зверьками наиболее захлапленных местообитаний [3]. В слабо нарушенном биотопе зависимость численности вида от микросредовых ха-

Таблица 2. Микросредовые характеристики биотопов с разной степенью нарушенности

| Признак | 2013 г. | | | 2017 г. | | | R |
|------------|-----------|-------|-----|-----------|-------|-----|-----|
| | \bar{X} | s | CV | \bar{X} | s | CV | |
| Биотоп I | | | | | | | |
| MC | 3.29 | 2.17 | 66 | 2.17 | 1.79 | 83 | 1.2 |
| HC | 7.15 | 1.85 | 26 | 5.16 | 2.11 | 41 | 1.6 |
| CS | 1.33 | 1.24 | 93 | 1.27 | 1.32 | 104 | 1.1 |
| AU | 4.66 | 5.40 | 116 | 4.66 | 5.07 | 109 | 1.1 |
| TC | 0.081 | 0.084 | 104 | 0.07 | 0.08 | 120 | 1.1 |
| SC | 0.05 | 0.09 | 165 | 0.05 | 0.06 | 131 | 1.3 |
| LC | 0.66 | 0.47 | 71 | 0.78 | 0.62 | 79 | 1.1 |
| Биотоп II | | | | | | | |
| MC | 1.26 | 1.69 | 134 | 0.71 | 0.92 | 130 | 1.0 |
| HC | 5.71 | 2.35 | 41 | 3.22 | 1.92 | 60 | 1.5 |
| CS | 0.24 | 0.43 | 179 | 0.13 | 0.26 | 200 | 1.1 |
| AU | 4.92 | 3.82 | 78 | 6.74 | 4.62 | 69 | 1.1 |
| TC | 0.08 | 0.07 | 88 | 0.06 | 0.04 | 67 | 1.3 |
| SC | 0.02 | 0.04 | 200 | 0.03 | 0.05 | 167 | 1.2 |
| LC | 0.69 | 0.47 | 68 | 0.94 | 0.67 | 71 | 1.0 |
| Биотоп III | | | | | | | |
| MC | 0.89 | 1.31 | 147 | 0.02 | 0.08 | 400 | 2.7 |
| HC | 5.47 | 2.27 | 41 | 6.68 | 2.45 | 37 | 1.1 |
| CS | 0.21 | 0.39 | 186 | 0.43 | 0.51 | 119 | 1.6 |
| AU | 1.10 | 2.41 | 219 | 12.78 | 9.01 | 71 | 3.1 |
| TC | 0.004 | 0.012 | 250 | 0.007 | 0.011 | 143 | 1.7 |
| SC | 0.004 | 0.018 | 500 | 0.01 | 0.04 | 400 | 1.3 |
| LC | 0.77 | 0.65 | 84 | 0.75 | 0.66 | 88 | 1.0 |

Примечание. \bar{X} – среднее значение, s – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации (отношение стандартного отклонения к среднему значению признака), R – размах варибельности (отношение межгодовых значений коэффициента вариации).

рактических не обнаружена, в ненарушенном местообитании найдена связь лишь с одним параметром: в 2016 г. при низкой численности населения особи преобладали на участках с большей площадью покрытия микроучастков мхом ($\beta = 0.38$, $p < 0.05$).

Динамика обилия почвенной мезофауны. Основу сообществ изучаемых биотопов составляют наиболее многочисленные таксоны, типичные представители почвенно-подстилочного яруса лесных территорий таежной зоны: стафилиниды, многоножки котянок, пауки, энхитреиды, дождевые черви и жужелицы. В разные годы доля их вклада в сообщество сравниваемых биотопов колеблется от 10.1 до 30.5%. Эти таксоны определяют различия между биотопами. Наибольший вклад в их дискриминацию во все годы (за исклю-

чением 2016 г.) вносят дождевые черви: значения лямбды Уилкса (Λ Уилкса) в эти годы равны 0.49–0.59 ($p < 0.001$). Значимым за период наблюдений (2013–2017 гг.), кроме 2017 г., являлся вклад жужелиц: Λ Уилкса = 0.45–0.56 ($p < 0.001$). Наряду с дождевыми червями в 2013, 2014 и 2017 гг. в отличие по составу сообществ между биотопами вносили энхитреиды (Λ Уилкса = 0.48, 0.53, 0.57; $F = 3.49, 13.77, 13.13$; $p < 0.05, p < 0.05$ и $p < 0.001$ соответственно), а в 2015 и 2016 гг. – стафилиниды (Λ Уилкса = 0.59, 0.49; $F = 5.30, 3.61$ при $p < 0.05$ соответственно).

Различия долевого участия таксонов в сообществах в разные годы обусловлены их экологическими особенностями, проявляющимися в меняющихся условиях внешней среды. Известно, что температура воздуха и осадки на почвенно-подстилочных беспозвоночных животных влияют опосредованно, воздействуя на состояние подстилки и почвенного покрова. В биотопе I с хорошо выраженным ярусом подстилки из хвойного опада и травянистых растений по сравнению с биотопами II и III, где горизонт подстилки выражен слабо, высокой численностью отличались стафилиниды. Для этой группы, а также для многоножек котянок и пауков наиболее благоприятными оказались погодные условия 2013 г. с умеренной температурой и суммой осадков летнего сезона (см. табл. 1) – во всех биотопах они были многочисленными (табл. 3). Погодные условия этого года оказались благоприятными для энхитреид и жужелиц в сильно нарушенном биотопе, в котором их численность была высокой (см. табл. 3). Для жужелиц, как и для других представителей почвенной мезофауны, температура на поверхности почвы и уровень осадков считаются наиболее важными факторами, причем метеопараметры предыдущего года оказывают влияние на уровень численности жужелиц в большей степени, чем текущего [36]. В биотопах I и II представители этой группы были малочисленны, обнаружена отрицательная связь их обилия с ГТК ($r = -0.63$ и -0.78 соответственно). Отметим, что многовидовая группа жужелиц не только в 2013 г., но и в другие годы наблюдений отличалась существенно высоким уровнем обилия в сильно нарушенном биотопе.

Результаты исследований влияния пирогенного фактора на жужелиц противоречивы. Одни авторы указывают на увеличение численности этой группы в биоценозах после пожара в 2–3 раза [28], по нашим данным [24] их обилие снижается, что объясняется спецификой методов учета. Методом почвенных ловушек выявлено увеличение видового разнообразия населения жужелиц на гари и снижение их общей численности: уменьшение числа типично лесных видов одновременно с увеличением лесо-луговых, луговых и полевых, рост доли гигрофилов, суммарного удельного оби-

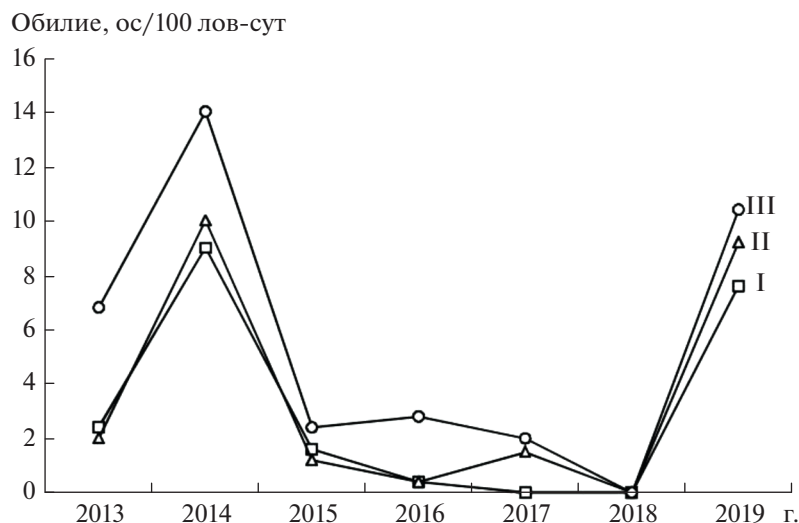


Рис. 2. Многолетнее изменение обилия обыкновенной бурозубки в биотопах с разной степенью нарушенности.

лия миксофитофагов и стратобионтов-скважников подстилочных [24]. Изменения в экологической структуре многовидового населения жуэлиц объясняются сложившимися условиями на гарях, где под воздействием пирогенного фактора уничтожается или резко сокращается запас подстилки, уплотняется верхний слой почвы, снижается влажность, режим микроклимата почвенно-подстилочного напочвенного яруса сдвигается в сторону более ксеротермического с менее стабильными условиями температуры и влажности. В данных условиях существование организмов становится наиболее экстремальным, скорость восстановления численности разных групп отличается, что существенно зависит и от интенсивности воздействия пожаров [26, 28, 37].

В наиболее влажном за исследуемый период 2015 г., отличающимся максимальным значением ГТК (см. табл. 1), наибольшие значения обилия характерны для гигрофильной группы дождевых червей в сильно нарушенном биотопе (см. табл. 3). Эти олигохеты имеют многолетний цикл развития, для которого необходимо стабильное увлажнение [25]. Это подтверждают высокие положительные значения коэффициента корреляции их обилия с ГТК в биотопе III ($r = 0.94$). Пауки, косянки и жуэлицы, напротив, в условиях переувлажненного сезона отличались невысокой численностью как в сильно нарушенном биотопе, так в биотопах I и II (см. табл. 3). Обилие стафилинид в этот год характеризовалось низкими значениями в слабо и сильно нарушенных местообитаниях, в то время как в ненарушенном биотопе их обилие было максимальным, что может объясняться как перераспределением насекомых в микростациях из-за осадков, так и прямым губительным воздействием ливневых пото-

ков на мелкие виды в биотопе со слабо развитой подстилкой.

В наиболее засушливом 2016 г. с самым низким за исследуемый период значением ГТК (см. табл. 1) стафилиниды преобладали в биотопах I и II, а в биотопе III их численность была значительно ниже. Обилие пауков снижалось в ряду биотопов I–II–III, а численность жуэлиц, напротив, возрастала (см. табл. 3). В неблагоприятном для дождевых червей засушливом летнем сезоне их обилие в биотопах II и III было выше по сравнению с ненарушенным местообитанием. Наши ранние исследования [38] показывают, что в Висимском заповеднике дождевые черви наиболее многочисленны в луговых сообществах, их обилие также выше в березовых лесах, чем в пихтоельниках. Развитие вейников в биотопах II и III формирует слаборазложившуюся дернину, густо переплетенную корнями. Под слоем дернины лучше сохраняется влага, что создает благоприятные условия для жизнедеятельности геобионтов: дождевых червей, а также энхитрид, губоногих многоножек землянок и других групп.

Изучение многолетних значений общего обилия беспозвоночных показывает, что они близки в биотопах I, II и III. За исследуемый период изменение показателя было асинхронным, за исключением 2013 и 2014 гг. (рис. 3). В условиях воздействия сходных погодных факторов асинхронная динамика может быть обусловлена отличительными особенностями биотопов: структурой растительного покрова, гидротермическим режимом почв, которые наиболее динамичны в открытых местообитаниях — на гарях. В отличие от ненарушенных местообитаний с сохранившимся древесным ярусом и развитой кроной почвенный покров на осветленных участках гарей сильнее

Таблица 3. Обилие (среднее значение \pm стандартная ошибка) основных групп почвенно-подстилочных беспозвоночных в биотопах I–III, экз/м²

| Таксон | 2013 г. | 2014 г. | 2015 г. | 2016 г. | 2017 г. |
|--------------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| Биотоп I | | | | | |
| Lumbricidae | 27.8 \pm 5.4 | 16.4 \pm 3.5 | 38.9 \pm 7.8 | 12.2 \pm 5.3 | 30.0 \pm 6.0 |
| Enchytraeidae | 7.8 \pm 4.2 | 4.7 \pm 2.2 | 34.4 \pm 11.8 | 8.9 \pm 7.8 | 4.4 \pm 2.1 |
| Aranei | 65.6 \pm 7.1 | 22.2 \pm 4.9 | 24.4 \pm 6.1 | 53.3 \pm 10.3 | 23.3 \pm 5.2 |
| Opiliones | – | 1.2 \pm 1.0 | 4.4 \pm 2.6 | 4.4 \pm 2.1 | 2.2 \pm 1.5 |
| Lithobiidae | 87.8 \pm 9.1 | 59.7 \pm 10.6 | 40.0 \pm 7.4 | 81.1 \pm 13.1 | 33.3 \pm 6.9 |
| Geophilidae | 27.8 \pm 6.5 | 14.0 \pm 4.1 | 14.4 \pm 4.3 | 7.8 \pm 3.9 | 15.6 \pm 6.1 |
| Diplopoda | 3.3 \pm 1.8 | 1.2 \pm 1.0 | 2.2 \pm 1.5 | 2.2 \pm 1.9 | 1.1 \pm 0.9 |
| Hemiptera (im + l) | 3.3 \pm 1.8 | 8.19 \pm 4.1 | 1.1 \pm 0.9 | 2.2 \pm 1.5 | 1.1 \pm 0.9 |
| Carabidae (im + l) | 3.3 \pm 1.8 | 8.2 \pm 2.8 | 6.7 \pm 2.5 | 1.1 \pm 0.9 | 4.4 \pm 2.6 |
| Staphylinidae (im + l) | 110.0 \pm 14.3 | 66.7 \pm 12.5 | 65.6 \pm 13.9 | 70.0 \pm 11.4 | 38.9 \pm 8.8 |
| Elateridae (im + l + p) | 2.2 \pm 1.5 | 1.2 \pm 1.0 | 4.4 \pm 2.1 | 2.2 \pm 1.5 | 7.8 \pm 3.1 |
| Прочие Coleoptera (im + l + p) | 11.1 \pm 3.5 | 8.2 \pm 2.8 | 8.9 \pm 3.2 | 13.3 \pm 5.1 | 31.1 \pm 10.9 |
| Lepidoptera (l + p) | 2.2 \pm 1.5 | – | 1.1 \pm 0.9 | 2.2 \pm 1.5 | 5.6 \pm 2.3 |
| Hyменoptera, Symphyta (l + p) | 11.1 \pm 3.4 | 1.2 \pm 1.0 | 3.3 \pm 1.8 | 2.2 \pm 1.5 | – |
| Diptera (l + p) | 18.9 \pm 5.0 | 16.4 \pm 7.7 | 41.1 \pm 6.8 | 10.0 \pm 4.3 | 17.8 \pm 4.4 |
| Gastropoda | 1.1 \pm 0.9 | 11.7 \pm 4.0 | 8.9 \pm 3.3 | 6.7 \pm 3.0 | 2.2 \pm 1.5 |
| Прочие беспозвоночные | 12.2 \pm 3.8 | 15.2 \pm 3.4 | 3.3 \pm 2.4 | 4.4 \pm 2.1 | 8.9 \pm 3.2 |
| Общее обилие | 395.6 \pm 27.7 | 233.9 \pm 24.2 | 298.9 \pm 34.2 | 284.4 \pm 23.0 | 227.8 \pm 28.9 |
| Биотоп II | | | | | |
| Lumbricidae | 51.1 \pm 10.9 | 54.4 \pm 6.7 | 36.7 \pm 6.9 | 13.3 \pm 4.8 | 74.4 \pm 10.0 |
| Enchytraeidae | 10.0 \pm 3.7 | 3.3 \pm 1.9 | 16.7 \pm 4.4 | 2.2 \pm 1.6 | 7.8 \pm 3.9 |
| Aranei | 62.2 \pm 12.0 | 17.8 \pm 5.0 | 22.2 \pm 5.0 | 50.0 \pm 8.9 | 31.1 \pm 6.8 |
| Opiliones | 1.1 \pm 0.9 | 5.6 \pm 2.8 | 1.1 \pm 0.9 | 3.3 \pm 2.5 | 4.4 \pm 2.1 |
| Lithobiidae | 76.7 \pm 8.9 | 68.9 \pm 9.4 | 31.1 \pm 7.2 | 45.6 \pm 7.5 | 54.4 \pm 9.6 |
| Geophilidae | 21.1 \pm 4.8 | 22.2 \pm 6.0 | 16.7 \pm 4.7 | 15.6 \pm 3.7 | 38.9 \pm 7.3 |
| Diplopoda | 26.7 \pm 8.5 | 11.1 \pm 5.2 | 12.2 \pm 5.5 | 21.1 \pm 5.3 | 5.6 \pm 2.8 |
| Hemiptera (im + l) | 20.0 \pm 7.5 | 15.6 \pm 4.9 | 3.3 \pm 1.9 | 12.2 \pm 3.2 | 11.1 \pm 3.5 |
| Carabidae (im + l) | 11.1 \pm 3.5 | 7.8 \pm 4.2 | 4.4 \pm 2.1 | 6.7 \pm 2.5 | 6.7 \pm 3.0 |
| Staphylinidae (im + l) | 90.0 \pm 12.0 | 40.0 \pm 7.4 | 14.4 \pm 4.6 | 50.0 \pm 8.1 | 44.4 \pm 6.4 |
| Elateridae (im + l + p) | 12.2 \pm 3.9 | 16.7 \pm 4.4 | 11.1 \pm 3.8 | 7.8 \pm 2.7 | 41.1 \pm 6.4 |
| Прочие Coleoptera (im + l + p) | 15.6 \pm 5.4 | 6.7 \pm 2.5 | 5.6 \pm 2.4 | 10.0 \pm 3.4 | 7.8 \pm 3.5 |
| Lepidoptera (l + p) | 3.3 \pm 1.9 | 1.1 \pm 0.9 | – | – | 1.1 \pm 0.9 |
| Hyменoptera, Symphyta (l + p) | 4.4 \pm 2.1 | – | 2.2 \pm 1.8 | 1.1 \pm 0.9 | 5.6 \pm 2.4 |
| Diptera (l + p) | 33.3 \pm 5.9 | 18.9 \pm 5.0 | 15.6 \pm 4.7 | 7.8 \pm 3.1 | 26.7 \pm 5.2 |
| Gastropoda | 7.8 \pm 3.1 | 7.8 \pm 3.1 | 14.4 \pm 4.0 | 10.0 \pm 3.4 | 14.4 \pm 5.8 |
| Прочие беспозвоночные | 14.4 \pm 4.9 | 6.7 \pm 2.5 | 10.0 \pm 3.4 | 5.6 \pm 2.4 | 12.2 \pm 4.8 |
| Общее обилие | 461.1 \pm 41.6 | 304.4 \pm 22.6 | 217.8 \pm 23.8 | 262.2 \pm 20.3 | 387.8 \pm 32.8 |
| Биотоп III | | | | | |
| Lumbricidae | 35.6 \pm 6.6 | 39.8 \pm 8.4 | 80.0 \pm 11.7 | 15.6 \pm 3.8 | 51.1 \pm 8.9 |
| Enchytraeidae | 41.1 \pm 9.2 | 36.3 \pm 7.3 | 14.4 \pm 7.0 | 1.1 \pm 0.9 | 34.4 \pm 6.8 |
| Aranei | 47.8 \pm 7.3 | 18.7 \pm 4.9 | 30.0 \pm 4.9 | 35.6 \pm 6.9 | 30.0 \pm 6.2 |
| Opiliones | – | – | – | – | 3.3 \pm 1.9 |
| Lithobiidae | 35.6 \pm 7.5 | 25.7 \pm 5.2 | 22.2 \pm 5.7 | 17.8 \pm 5.2 | 33.3 \pm 7.3 |
| Geophilidae | 20.0 \pm 4.5 | 18.7 \pm 4.6 | 22.2 \pm 5.0 | 7.8 \pm 3.1 | 12.2 \pm 3.5 |
| Diplopoda | 2.2 \pm 1.6 | – | 1.1 \pm 0.9 | – | – |
| Hemiptera (im + l) | 13.3 \pm 3.9 | 7.0 \pm 3.2 | – | 3.3 \pm 2.4 | 7.8 \pm 2.7 |
| Carabidae (im + l) | 51.1 \pm 9.1 | 21.1 \pm 4.4 | 20.0 \pm 4.8 | 32.2 \pm 7.1 | 20.0 \pm 5.7 |
| Staphylinidae (im + l) | 93.3 \pm 13.3 | 38.6 \pm 6.9 | 27.8 \pm 8.4 | 28.9 \pm 7.2 | 35.6 \pm 7.2 |
| Elateridae (im + l + p) | 6.7 \pm 2.5 | 19.9 \pm 6.9 | 13.3 \pm 4.3 | 18.9 \pm 5.0 | 20.0 \pm 4.8 |
| Прочие Coleoptera (im + l + p) | 25.6 \pm 4.8 | 8.2 \pm 2.8 | 17.8 \pm 4.9 | 7.8 \pm 2.7 | 23.3 \pm 5.9 |
| Lepidoptera (l + p) | 5.6 \pm 2.3 | 1.2 \pm 1.0 | – | 4.4 \pm 2.6 | 2.2 \pm 1.5 |
| Hyменoptera, Symphyta (l + p) | 2.2 \pm 1.5 | 1.2 \pm 1.0 | 1.1 \pm 0.9 | 2.2 \pm 1.5 | – |
| Diptera (l + p) | 23.3 \pm 7.1 | 9.4 \pm 2.9 | 13.3 \pm 3.9 | 16.7 \pm 4.6 | 10.0 \pm 3.4 |
| Gastropoda | 3.3 \pm 1.9 | 17.5 \pm 4.2 | 17.8 \pm 3.8 | 10.0 \pm 4.4 | 15.6 \pm 5.2 |
| Прочие беспозвоночные | 22.2 \pm 5.5 | 10.5 \pm 3.5 | 1.1 \pm 0.9 | 1.1 \pm 0.9 | 5.6 \pm 2.8 |
| Общее обилие | 428.9 \pm 32.9 | 273.9 \pm 26.6 | 282.2 \pm 23.2 | 203.3 \pm 17.7 | 304.4 \pm 28.0 |

Примечание. Прочерк означает отсутствие таксона. Стадии развития: im – имаго, l – личинка, p – куколка или пупарий.

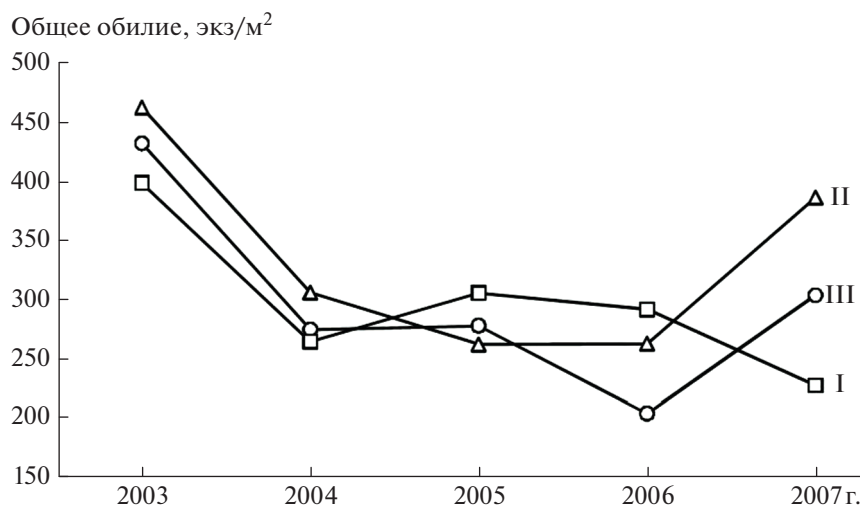


Рис. 3. Многолетнее изменение общего обилия почвенной мезофауны в биотопах с разной степенью нарушенности.

прогревается и на большую глубину, колебания максимальных и минимальных температур на поверхности почвы значительно выше, толщина подстилки и ее влажность уменьшены, изменен качественный состав. Значения общего обилия беспозвоночных в биотопе III в течение всего периода, кроме 2016 г., занимали промежуточное положение по сравнению с биотопами I и II. В ненарушенном местообитании общее обилие почвенной мезофауны лишь в двух случаях из пяти (в 2015 и 2016 гг.) отличалось повышенными значениями (см. рис. 3). В 2013 и 2014 гг. динамика показателя имела синхронный характер, который в последующие годы нарушился. Асинхронность в большей степени проявилась в 2017 г., когда в биотопах II и III общее обилие возросло, а в биотопе I снизилось, и только в этом году показатели имели высоко значимые биотопические отличия ($F_{(2, 116)} = 7.10, p < 0.001$). Подобная асинхронность колебаний общего обилия почвенной мезофауны гаревых участков сосняков-зеленомошников наблюдалась в Окском заповеднике, которая сохранялась на протяжении более 20 лет наблюдений, при этом динамика в ненарушенных пожаром сосняках все годы была синхронной [37].

Анализ изменчивости показателей обилия разных таксонов в сравниваемых сообществах почвенной мезофауны выявил их существенные различия. Размах межгодовой изменчивости обилия наиболее многочисленной группы стафилинид в разных биотопах составил 110.0–14.4 экз/м², а обилие жужелиц отличалось более чем в 50 раз (см. табл. 3). Обнаружена статистически значимая биотопическая изменчивость обилия беспозвоночных для всех таксономических групп, за исключением Aranei, Opiliones и Diptera (табл. 4). Отсутствие изменчивости обилия у двух послед-

них групп может объясняться их низкой численностью во всех сравниваемых местообитаниях, а отсутствие биотопических различий у одного из многочисленных таксонов — пауков, возможно, связано с особенностями их восстановления на пирогенных территориях [25, 27]. Известно, что в группах почвенно-подстилочных беспозвоночных нарушенных пожарами биотопов наблюдаются значительные перестройки в составе: таксоны с более высоким видовым разнообразием наиболее устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов из-за биологического разнообразия составляющих их видов, а также более устойчивы к негативному воздействию внешних факторов [39].

Результаты анализа общего обилия сообществ почвенно-подстилочных беспозвоночных свидетельствуют об отсутствии его биотопической изменчивости, а уровень его межгодовых отличий, напротив, оказался высоко значимым. Разброс многолетних значений общего обилия почвенной мезофауны в конце лета—начале осени 2013–2017 гг. гораздо меньше по сравнению с размахом изменчивости обилия отдельных таксонов сообщества. Минимальное варьирование общего обилия отмечено в биотопе I, где значения отличаются в 1.7 раза, а в сообществах нарушенных биотопов II и III они меняются в 2.1 раза (см. табл. 3). Меньший размах изменчивости данного показателя в ненарушенном биотопе свидетельствует о более стабильных условиях среды в этом местообитании, что подтверждают результаты сравнительного анализа микросредовых характеристик трех биотопов (см. табл. 2).

Полученные результаты свидетельствуют о биотопической “стабильности” показателя общего обилия почвенно-подстилочных беспозвоночных, определяющего кормообеспеченность

Таблица 4. Биотопическая и хронографическая изменчивость обилия основных групп почвенной мезофауны

| Таксономическая группа | Источник изменчивости | <i>df</i> | Сумма квадратов | Средний квадрат | <i>F</i> -критерий | Уровень значимости, <i>p</i> |
|------------------------|-----------------------|-----------|-----------------|-----------------|--------------------|------------------------------|
| Lumbricidae | Биотоп | 2 | 25.53 | 12.77 | 11.14 | <0.001 |
| | Год | 4 | 55.89 | 13.97 | 12.19 | <0.001 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 39.04 | 4.88 | 4.26 | <0.001 |
| | Внутригрупповая | 581 | 666.07 | 1.15 | | |
| | Общая | 595 | 786.53 | | | |
| Enchytraeidae | Биотоп | 2 | 16.82 | 8.41 | 12.08 | <0.001 |
| | Год | 4 | 11.42 | 2.85 | 4.10 | <0.05 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 27.54 | 3.44 | 4.95 | <0.001 |
| | Внутригрупповая | 581 | 404.34 | 0.70 | | |
| | Общая | 595 | 460.12 | | | |
| Aranei | Биотоп | 2 | 1.61 | 0.81 | 0.77 | ns |
| | Год | 4 | 63.44 | 15.86 | 15.26 | <0.001 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 7.19 | 0.90 | 0.87 | ns |
| | Внутригрупповая | 581 | 603.71 | 1.04 | | |
| | Общая | 595 | 675.95 | | | |
| Opiliones | Биотоп | 2 | 0.32 | 0.16 | 2.96 | ns |
| | Год | 4 | 0.29 | 0.07 | 1.35 | ns |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 0.52 | 0.07 | 1.20 | ns |
| | Внутригрупповая | 581 | 31.55 | 0.05 | | |
| | Общая | 595 | 32.68 | | | |
| Lithobiidae | Биотоп | 2 | 65.24 | 32.62 | 23.53 | <0.001 |
| | Год | 4 | 42.65 | 10.66 | 7.69 | <0.001 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 35.69 | 4.46 | 3.22 | <0.001 |
| | Внутригрупповая | 581 | 805.39 | 1.39 | | |
| | Общая | 595 | 948.97 | | | |
| Geophilidae | Биотоп | 2 | 3.15 | 1.57 | 3.19 | <0.05 |
| | Год | 4 | 6.09 | 1.52 | 3.08 | <0.05 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 8.25 | 1.03 | 2.09 | <0.05 |
| | Внутригрупповая | 581 | 286.97 | 0.49 | | |
| | Общая | 595 | 304.46 | | | |
| Diplopoda | Биотоп | 2 | 13.26 | 6.63 | 26.60 | <0.001 |
| | Год | 4 | 2.68 | 0.67 | 2.69 | <0.05 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 3.23 | 0.40 | 1.62 | ns |
| | Внутригрупповая | 581 | 144.82 | 0.25 | | |
| | Общая | 595 | 163.99 | | | |
| Carabidae | Биотоп | 2 | 35.21 | 17.61 | 46.16 | <0.001 |
| | Год | 4 | 5.50 | 1.38 | 3.61 | <0.05 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 10.20 | 1.28 | 3.34 | <0.001 |
| | Внутригрупповая | 581 | 221.58 | 0.38 | | |
| | Общая | 595 | 272.49 | | | |
| Staphylinidae | Биотоп | 2 | 38.69 | 19.35 | 9.62 | <0.001 |
| | Год | 4 | 151.77 | 37.94 | 18.87 | <0.001 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 22.12 | 2.77 | 1.38 | ns |
| | Внутригрупповая | 581 | 1168.14 | 2.01 | | |
| | Общая | 595 | 1380.72 | | | |

Таблица 4. Окончание

| Таксономическая группа | Источник изменчивости | <i>df</i> | Сумма квадратов | Средний квадрат | <i>F</i> -критерий | Уровень значимости, <i>p</i> |
|------------------------|-----------------------|-----------|-----------------|-----------------|--------------------|------------------------------|
| Elateridae | Биотоп | 2 | 11.87 | 5.94 | 18.73 | <0.001 |
| | Год | 4 | 9.46 | 2.36 | 7.46 | <0.001 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 8.38 | 1.05 | 3.31 | <0.001 |
| | Внутригрупповая | 581 | 184.11 | 0.32 | | |
| | Общая | 595 | 213.82 | | | |
| Diptera | Биотоп | 2 | 2.50 | 1.25 | 2.35 | ns |
| | Год | 4 | 7.90 | 1.98 | 3.72 | <0.05 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 14.02 | 1.75 | 3.30 | <0.001 |
| | Внутригрупповая | 581 | 308.76 | 0.53 | | |
| | Общая | 595 | 333.18 | | | |
| Gastropoda | Биотоп | 2 | 2.40 | 1.20 | 4.43 | <0.05 |
| | Год | 4 | 3.39 | 0.85 | 3.13 | <0.05 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 2.19 | 0.27 | 1.01 | ns |
| | Внутригрупповая | 581 | 157.35 | 0.27 | | |
| | Общая | 595 | 165.33 | | | |
| Общее обилие | Биотоп | 2 | 68.79 | 34.40 | 2.54 | ns |
| | Год | 4 | 858.26 | 214.56 | 15.85 | <0.001 |
| | “Биотоп” × “год” | 8 | 422.15 | 52.77 | 3.90 | <0.001 |
| | Внутригрупповая | 581 | 7865.76 | 13.54 | | |
| | Общая | 595 | 9214.96 | | | |

местообитаний обыкновенной бурозубки в экологически контрастных условиях среды, что может быть объяснено с позиции “принципа компенсации” или возмещения недостающих элементов посредством формирования заменяющих структур, являющегося одним из фундаментальных свойств биологических систем [40]. В целом сообщества беспозвоночных животных как в нарушенных биотопах, так и в местообитаниях с разной степенью воздействия природных катастрофических факторов сохраняют устойчивость за счет перераспределения в них численности разных таксономических групп в ходе многолетней динамики.

Оценка связи численности обыкновенной бурозубки с общим обилием беспозвоночных животных. Мы не обнаружили связи численности бурозубок с общим обилием почвенной мезофауны в текущем году, отражающим актуальные кормовые запасы мелких насекомоядных. Однако выявлена положительная корреляция численности населения текущего года с общим обилием почвенно-подстилочных беспозвоночных в предыдущем году, характеризующим накопленные запасы корма обыкновенной бурозубки (табл. 5). В наибольшей степени эта связь проявилась во всех сравниваемых местообитаниях в 2014 г., когда население бурозубок отличалось максимальными значения-

ми численности за весь исследуемый период (см. рис. 2), а предыдущий 2013 г. характеризовался наиболее высокими показателями общего обилия почвенно-подстилочных беспозвоночных (см. табл. 3) и, следовательно, максимальным уровнем показателя кормообеспеченности местообитаний обыкновенной бурозубки. Это согласуется с мнением о том, что запас потенциальных кормов жестко определяет пространственное распределение мелких насекомоядных млекопитающих при максимальной численности последних, а при снижении численности зверьков связь биомассы потенциального корма и распределения землероек ослабевает [41]. Обнаруженная в сильно нарушенном биотопе тесная связь численности обыкновенной бурозубки с общим обилием ее потенциальных кормовых объектов в предыдущем году, характеризующим накопленные за зиму запасы, проиллюстрирована данными за более длительный (1998–2019 гг.) период наших наблюдений (рис. 4).

Таким образом, выдвинутое нами предположение о наличии связи численности обыкновенной бурозубки с общим обилием беспозвоночных, характеризующим кормообеспеченность местообитаний, обоснованно и подтверждено результатами проведенного исследования. Выявленная зависимость численности *S. araneus* теку-

Таблица 5. Связь численности обыкновенной бурозубки с общим обилием беспозвоночных животных в биотопах с разной степенью нарушенности

| Биотоп | Текущий год | | Предыдущий год | |
|--------|-------------|----------|----------------|----------|
| | <i>r</i> | <i>p</i> | <i>r</i> | <i>p</i> |
| I | 0.13 | ns | 0.68 | ns |
| II | 0.28 | ns | 0.96 | * |
| III | 0.29 | ns | 0.94 | * |

Примечание. *r* – коэффициент корреляции Пирсона; *p* – уровень значимости; * – $p < 0.05$; ns – значения статистически незначимы.

шего года от кормообеспеченности ее местообитаний в предыдущем году может быть объяснена с позиции пространственно-временной неоднородности состава сообществ беспозвоночных. Почти для всех групп почвенной мезофауны характерны сезонные колебания численности, особенно выраженные у дождевых червей, пауков, жуков и двукрылых [36, 42]. Состав и динамика численности беспозвоночных в большей степени определяются характеристиками биотопа и погодными условиями вегетационного сезона. Немаловажную роль играют такие экологические и биологические аспекты жизнедеятельности беспозвоночных, как продолжительность жизненного цикла, приуроченность к местообитаниям и пищевая избирательность. В осенний период формируется относительно стабильный в количественном отношении состав почвенно-подстилочного населения, а подстилка наряду с этим

обогащается беспозвоночными, заселяющими ее на предстоящий зимний период. Следовательно, в разных сообществах максимальная концентрация беспозвоночных отмечается в осенний сезон, когда в почве полностью формируется уходящий на зимовку состав [42], и, следовательно, накопленный зимний запас кормов предыдущего сезона фактически определяет кормообеспеченность бурозубок в следующем году.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованы экологические особенности населения обыкновенной бурозубки и ее потенциальных кормовых объектов – крупных почвенно-подстилочных беспозвоночных – в контрастных биотопических условиях таежных лесов Среднего Урала. Экологическая контрастность среды обитания животных в трех сравниваемых биотопах, нарушенных в разной степени природными катастрофическими факторами, подтверждена разным уровнем хронографической и биотопической изменчивости микросредовых параметров. Численность обыкновенной бурозубки характеризовалась более высокими показателями в сильно нарушенном биотопе (ветровалом и двумя пожарами), что может свидетельствовать о более благоприятных условиях по сравнению со слабо нарушенными и ненарушенными местообитаниями. В условиях сильно нарушенного биотопа особи обыкновенной бурозубки в большей степени “привязаны” к участкам с лучшими защитными условиями.

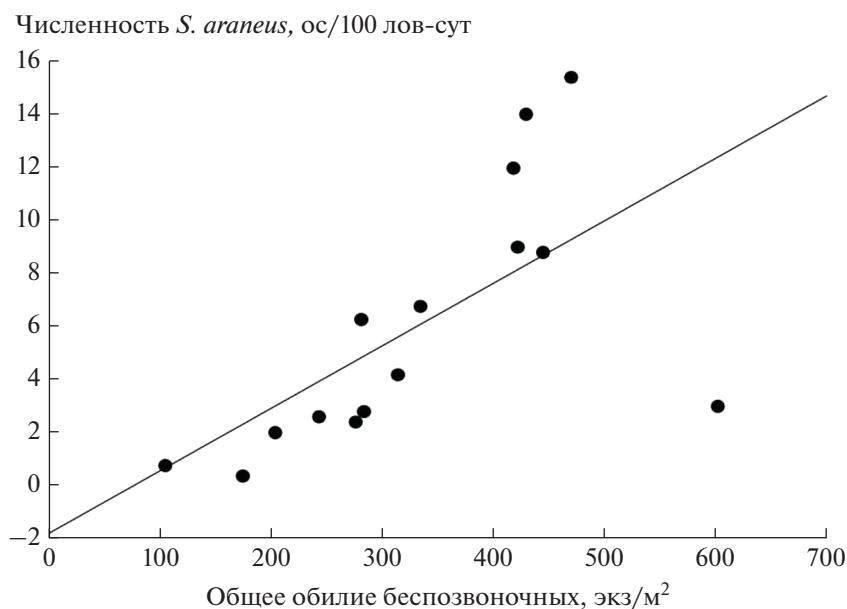


Рис. 4. Зависимость численности обыкновенной бурозубки текущего года от общего обилия почвенной мезофауны в предшествующий год за 1998–2019 гг. в нарушенном ветровалом и двумя пожарами биотопе.

Многолетние значения обилия наиболее многочисленных представителей сообществ почвенно-подстилочных беспозвоночных различались в контрастных биотопических условиях, что связано с биологическими и экологическими особенностями сравниваемых таксонов. Вклад отдельных таксономических групп почвенной мезофауны в общую изменчивость сравниваемых биотопов различается в разные годы. Кормообеспеченность, равнозначная показателю общего обилия беспозвоночных, является устойчивой биотопической характеристикой, отражающей состояние кормовой базы бурозубок, стабильность которой обеспечивается за счет численного перераспределения разных таксономических групп почвенной мезофауны в экологически контрастной среде местообитаний. Обнаруженная положительная корреляция численности обыкновенной бурозубки текущего года с общим обилием почвенно-подстилочных беспозвоночных в предыдущем году свидетельствует о важной роли в жизнедеятельности землероек запаса потенциальных кормов, накопленного к зиме за предшествующий летне-осенний период.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН и Висимского государственного природного биосферного заповедника, а также при частичной поддержке Комплексной программы УрО РАН (№ 18-4-4-28). Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Taylor J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews // Evolution of shrews. Wójcik J.M., Wolsan M. Eds. Białowieża, 1998. P. 309–346.
2. Ochosińska D., Taylor J.R.E. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2005. V. 78. P. 808–818.
3. Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 770 с.
4. Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
5. Bown K.J., Lambin X., Telford G. et al. The common shrew (*Sorex araneus*): a neglected host of tick-borne infections? // Vector-borne and Zoonotic Diseases. 2011. V. 11. P. 947–953.
6. Щипанов Н.А., Маханько Е.В. Заметки о прокормлении личинок и нимф иксодовых клещей бурозубками рода *Sorex* (Lipotyphla) на юго-востоке Тверской области // Зоол. журн. 2018. Т. 97. Вып. 2. С. 190–195.
7. Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.
8. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Пространственная организация популяций землероек-бурозубок (*Sorex Insectivora*) и ее связь с кормностью биотопов // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 9. С. 124–138.
9. Pernetta J.C. Diets of the Shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. in Wytham Grassland // J. Animal Ecol. 1976. V. 45. № 3. P. 899–912.
10. Klenovšek T., Novak T., Čas M. et al. Feeding ecology of three sympatric *Sorex* shrew species in montane forests of Slovenia // Folia Zool. 2013. V. 62. № 3. P. 193–199.
11. Юдин Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1971. С. 169.
12. Юдин Б.С. Экология бурозубок (р. *Sorex*) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск: СО АН СССР, 1962. Вып. 8. С. 33–134.
13. Churchfield S., Rychlik L. Diets and coexistence in *Neomys* and *Sorex* shrews in Białowieża forest, eastern Poland // J. Zool. Lond. 2006. V. 269. P. 381–390.
14. Churchfield S., Rychlik L., Taylor J.R.E. Food resources and foraging habits of the common shrew, *Sorex araneus*: does winter food shortage explain Dehnel's phenomenon? // Oikos. 2012. № 121. P. 1593–1602.
15. Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S. Introducing the common shrew // Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge studies in morphology and molecules: New paradigms in evolutionary bio). Cambridge: Cambridge University Press, 2019. P. 19–67.
16. Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.
17. Козленко А.Б., Шефтель Б.И. Мелкие млекопитающие енисейских таежных гарей // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 213–228.
18. Лукьянова Л.Е. Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: ИПЦ УрФУ, 2013. 42 с.
19. Баженов Ю.А. Особенности населения мелких млекопитающих пирогенных сообществ тайги и лесостепных боров Восточного Забайкалья // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2016. № 1 (33). С. 50–61.
20. Larsen K.W., Adams I.T., Haughland D.L. Small mammal communities in a pyrogenic habitat mosaic // Intern. J. Wildland Fire. 2007. V. 16. № 6. P. 728–740.
21. Kelly L.T., Nimmo D.G., Spence-Bailey L.M. et al. Influence of fire history on small mammal distributions: insights from a 100-year post-fire chronosequence // Diversity Distrib. 2011. V. 17. № 3. P. 462–473.
22. Mendonça A.F., Armond T., Camargo A.C.L. et al. Effects of an extensive fire on arboreal small mammal populations in a neotropical savanna woodland // J. Mammal. 2015. V. 96. № 2. P. 368–379.
23. Есюнин С.Л., Козьминых В.О., Ухова Н.Л. Структура и разнообразие первичнопирогенных сообществ герпетобийных членистоногих на месте коренных пихто-ельников Среднего Урала // Тр. Ин-та биоресурсов и прикл. экол. 2002. № 2. С. 56–62.

24. Ухова Н.Л. Численность и структура населения почвенной мезофауны на начальных стадиях послеветровальных и послепожарных сукцессий в пихто-ельниках Висимского заповедника // Экологические исследования в Висимском заповеднике. Екатеринбург, 2006. С. 303–315.
25. Мордкович В.Г., Любечанский И.И., Березина О.Г. Проблема лесных пожаров и пирогенных сукцессий сообществ почвенных членистоногих в Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14. № 2. С. 169–181.
26. Краснощекова Е.Н. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных под воздействием пожаров в среднетаежных сосняках Енисейской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: УОП ИЛ СО РАН, 2009. 19 с.
27. Балязин И.В. Пирогенная динамика структуры населения почвенной мезофауны в лесных сообществах Южно-Минусинской котловины (на примере участка Шунерского бора) // Изв. Иркутского гос. ун-та. Сер.: Биология. Экология. 2013. Т. 6. № 2. С. 67–73.
28. Гонгальский К.Б. Структурно-функциональная организация почвенной биоты после лесных пожаров: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2018. 48 с.
29. de Groot W.J., Flannigan M.D., Cantin A.S. Climate change impacts on future boreal fire regimes // For. Ecol. Manage. 2013. № 294. P. 35–44.
30. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области: справочник-определитель. Екатеринбург: "Екатеринбург", 2000. 240 с.
31. Сибгатуллин Р.З. Сукцессионные процессы в коренных и производных лесах Висимского заповедника после крупномасштабных природных нарушений // Экологические исследования в Висимском заповеднике. Екатеринбург, 2006. С. 284–293.
32. Сибгатуллин Р.З. Послепожарная динамика пихто-ельника липнякового в Висимском заповеднике // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий. Екатеринбург, 2012. С. 34–35.
33. Беляева Н.В. Динамика травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ Висимского заповедника после ветровала и пожара // Лесоведение. 2007. № 4. С. 25–35.
34. Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12–29.
35. Ивантер Э.В. К изучению динамики численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) (опыт аналитического обзора состояния проблемы) // Зоол. журн. 2019. Т. 98. Вып. 8. С. 949–959.
36. Анапина Т.Л. Пространственная организация сообщества жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в высотном поясе на градиенте Баргузинского хребта // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2009. № 328. С. 178–182.
37. Потапова Н.А. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) – 20 лет наблюдений в Окском заповеднике // Мониторинг сообществ на гаях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИ Природа, 2002. С. 57–65.
38. Ухова Н.Л. Структура населения и численность почвенной мезофауны в коренных и производных биотопах Висимского заповедника // Исследования эталонных территорий природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 409–439.
39. Kiss L., Magnin F., Torre F. The role of landscape history and persistent biogeographical patterns in shaping the responses of Mediterranean land snail communities to recent fire disturbances // J. Biogeogr. 2004. V. 31. P. 145–157.
40. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. М.: КМК, 2008. 580 с.
41. Макаров А.М. Экологический анализ питания и территориальной организации популяций мелких насекомоядных млекопитающих тайги: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 47 с.
42. Сергеева Е.В. Сезонная динамика состава и структуры почвенной мезофауны в сообществах коренной террасы Иртыша // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 6. С. 595.

УДК 581.524+502.57

ВЛИЯНИЕ *SOLIDAGO CANADENSIS* НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ БЕЛОРУССКОГО ПОЛЕСЬЯ

© 2021 г. А. П. Гусев*

Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Беларусь 246019 Гомель, ул. Советская, 104

*e-mail: andi_gusev@mail.ru

Поступила в редакцию 06.09.2020 г.

После доработки 05.11.2020 г.

Принята к публикации 13.11.2020 г.

Ключевые слова: чужеродные виды, инвазия, *Solidago canadensis* L., видовое богатство

DOI: 10.31857/S0367059721030069

Вторжение чужеродных растений и животных может создавать угрозу для вымирания эндемичных видов в наземных и водных экосистемах [1–3], что в наибольшей степени проявляется на островах [4]. Однако воздействие вселения чужеродных видов на биоразнообразие неоднозначно, поскольку, например, в материковых регионах адвентивные виды составляют 10–20% флор, на островах – 45–80% [1]. Таким образом, адвентивные виды вносят существенный вклад в общее биоразнообразие. Оценке причинно-следственной связи между распространением чужеродных видов и снижением местного биоразнообразия посвящены работы [5–9]. Показано [8], что существует отрицательная связь между пространственным охватом исследования и величиной воздействия инвазий на видовое богатство. Аналогично взаимосвязи между биоразнообразием и инвазиями чужеродных видов варьируют в зависимости от пространственного и временного масштаба исследований [6]. Влияние на видовое разнообразие разных инвайдеров также различается и определяется характеристиками их популяций, морфологией и сомкнутостью полога [7].

В ландшафты умеренного пояса Евразии активно внедряется чужеродный североамериканский вид *Solidago canadensis* L. – многолетний корневищный гемикриптофит высотой часто более 2 м с высокой плодовитостью. Исследованы факторы распространения *S. canadensis* [10–12], его влияние на орнитофауну [13], насекомых-опылителей [14], свойства почв [15], особенности микоризных взаимодействий [16], а также способность ингибировать восстановительные сукцессии на заброшенных сельскохозяйственных землях [17–19]. Слабо изучено воздействие *S. canadensis* на биологическое разнообразие.

Цель настоящей работы – изучение последствий вторжения чужеродного *S. canadensis* в рас-

тительные сообщества Белорусского Полесья с проверкой двух гипотез: *S. canadensis* негативно влияет на видовое богатство синантропных фитоценозов и между его проективным покрытием и богатством сообществ существует значимая связь.

Исследования проведены в Белорусском Полесье (зона широколиственно-лесных ландшафтов). Климатические показатели: – 4.5°C – средняя температура января; +19.8°C – средняя температура июля; 2500–2800°C – годовая сумма температур выше 10°C; 600–650 мм – годовое количество осадков. Рельеф низменный. Лесистость территории 46%. Обрабатываемые земли занимают около 30%, а нарушенные и застроенные – до 4%. Модельный вид *S. canadensis* интродуцирован в Беларусь как декоративное растение в середине XX в. Активное распространение в рудеральных, луговых и лесных фитоценозах началось в 2000-е гг.

Повторные геоботанические описания проводили на четырех ключевых участках. Ключевой участок I (52°29'28.32" с.ш., 30°59'43.19" в.д.) – пахотные земли, выведенные из хозяйственного оборота, почвы – дерново-подзолистые окультуренные, супесчаные, подстилаемые моренными суглинками с глубины 2 м. Время начала восстановительной сукцессии – 2002 г. Повторные описания выполнили на 5 площадках размером 5 × 5 м в 2002, 2004, 2006, 2008, 2013, 2015, 2016 гг. Ключевой участок II (52°29'26.06" с.ш., 30°59'50.60" в.д.) – пахотные земли, выведенные из хозяйственного оборота, почвы – дерново-подзолистые окультуренные, супесчаные, подстилаемые моренными суглинками с глубины 2 м. Время начала восстановительной сукцессии – 2002 г. Повторные описания выполнили на 5 площадках размером 5 × 5 м в 2002, 2008, 2013, 2015, 2016 гг. Ключевой участок III (52°29'23.42" с.ш., 30°59'38.37" в.д.) – земли, нарушенные при строительстве, почвенный покров

нарушен, грунт – песчаный. Время начала восстановительной сукцессии – 2002–2003 гг. (предположительно). Повторные описания выполнили на 5 площадках (5 × 5 м) в 2005 и 2016 гг. Ключевой участок IV (52°21'2.00" с.ш., 31°3'32.26" в.д.) – земли, нарушенные при строительстве, почвы – дерново-подзолистые, песчаные. Время начала восстановительной сукцессии – 2001–2002 гг. (предположительно). Повторные описания выполнили на 6 площадках (5 × 5 м) в 2006 и 2018 гг.

За пределами ключевых участков сообщества с доминированием *S. canadensis* выявляли на основе маршрутных наблюдений и описывали на площадях 25 м² в 2015–2019 гг. (135 пробных площадей). Проективное покрытие определяли по 5-балльной шкале: (+) – менее 1%; 1 – менее 5%; 2 – 6–15%; 3 – 16–25%; 4 – 26–50%; 5 – более 50%. Геоботанические описания сводили в фитоценологические таблицы и для каждого вида устанавливали класс постоянства: I – менее 20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100% [18]. Проективное покрытие *S. canadensis* определяли в %. Для классификации сообществ применяли эколого-флористический метод Браун-Бланке [20, 21]. Названия растений приведены по сводке С.К. Черпанова [22].

В качестве показателей разнообразия в статье использованы видовое богатство – число видов сосудистых растений на 25 м²; индексы разнообразия Симпсона и Шеннона [23]. Индексы рассчитывали на основе долей видов в общем проективном покрытии.

По результатам повторных описаний на ключевых участках изучали изменения характеристик фитоценозов (видовой состав, эколого-ценотическая структура, видовое богатство) во времени. Оценку значимости различий проводили по *t*-критерию Стьюдента. Для изучения связи между покрытием *S. canadensis* и показателями видового богатства рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Статистическая обработка проводилась с помощью программы STATISTICA 6.0.

Многолетние наблюдения на постоянных ключевых участках в типичных местообитаниях Белорусского Полесья, уязвимых к инвазиям чужеродных растений, показали следующее.

На ключевом участке I с 2002 г. по 2006 г. сукцессия шла от доминирования видов класса Chenopodietea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952 (*Chenopodium album* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv., *Coryza canadensis* (L.) Cronqist) к доминированию видов рудерального класса Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. in Tx. et von Rochow 1951 (*Tanacetum vulgare* L., *Artemisia absinthium* L., *Artemisia vulgaris* L., *Daucus carota* L.). Впервые *S. canadensis* в пределах участка появился в 2006 г., к 2016 г. он стал доминантом с проективным покрытием более 50%. К этому времени сократилось участие *A. vulgaris*,

D. carota, *Hypericum perforatum* L., исчезли *Trifolium arvense* L., *Trifolium pratense* L., *Poa pratensis* L. и др.

На ключевом участке II сообщество с доминированием однолетних растений (*Setaria pumila* (Poir.) Schult., *C. album*, *Amaranthus retroflexus* L., *Galinsoga parviflora* Cav.), образовавшееся после прекращения хозяйственной деятельности, к 2008 г. сменилось фитоценозом из многолетних злаков и трав (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *T. vulgare*, *Achillea millefolium* L.). В этом же году впервые зафиксировано присутствие *S. canadensis*. К 2016 г. *S. canadensis* образовал густой монодоминантный травостой высотой 1.5–1.8 м. Из фитоценоза выбыли прежние доминанты – *A. millefolium*, *Betula pendula* Roth. Резко сократилось покрытие и постоянство *A. vulgaris*, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *T. vulgare*.

Схожие изменения наблюдали на двух других участках. На участке III с 2005 г. по 2016 г. фитоценоз с доминированием *Oenothera biennis* L., *S. canadensis*, *Phalacrologium annuum* (L.) Dumort. сменился сообществом *S. canadensis*, проективное покрытие которого при этом увеличилось в 30 раз. Некоторые виды исчезли (*Artemisia campestris* L., *Equisetum arvense* L., *Melilotus albus* Medikus, *P. annuum*), а некоторые стали менее обильными (*A. vulgaris*, *C. canadensis*, *O. biennis*). На участке IV за 2006–2018 гг. рудеральное сообщество *A. vulgaris* сменилось монодоминантным травостоем *S. canadensis*. Из состава фитоценоза выбыли рудеральные *E. repens*, *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz и луговые *P. pratensis*, *T. pratense*, *Dactylis glomerata* L.

На всех участках общими в составе фитоценозов с доминированием *S. canadensis* были *A. vulgaris*, *C. epigeios*, *T. vulgare* и *Urtica dioica* L., но их покрытие и постоянство были разными. Рост покрытия *S. canadensis* негативно влиял как на местные виды (*A. absinthium*, *A. campestris*, *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. и т.д.), так и на чужеродные (*C. canadensis*, *O. biennis*, *P. annuum*).

Вторжение *S. canadensis* во всех случаях вызвало снижение разнообразия (табл. 1): уменьшилось как общее видовое богатство (в 1.3–3 раза), так и видовое богатство аборигенных видов – в 1.3–4.8 раза, в том числе луговых – в 1.6–3.8 раза. Однозначной реакции видового богатства адвентивных видов на вторжение не зафиксировано (на двух участках наблюдалось снижение в 1.1–1.6 раза, а на двух других – увеличение в 1.6–4 раза). Снизились значения индексов разнообразия Симпсона (в 1.1–6.5 раза) и Шеннона (в 1.1–1.7 раза).

Вне ключевых участков сообщества с доминированием *S. canadensis* считали описания с его покрытием более 25%. На заброшенные сельскохозяйственные земли приходится 43% таких описаний, на строительные пустыри – 25%, осталь-

Таблица 1. Динамика показателей разнообразия сообществ на постоянных участках при вторжении *S. canadensis* (размахи между участками)

| Показатели | Временные периоды | |
|---|-------------------|---------------|
| | 2005–2008 гг. | 2016–2018 гг. |
| Проективное покрытие <i>S. canadensis</i> , % | От менее 1 до 15 | Более 50 |
| Число видов на 25 м ² : | | |
| всех | 11.3–14.2 | 4.6–10.2 |
| аборигенных | 10.4–11.9 | 2.4–8.8 |
| адвентивных | 0.6–2.4 | 1.4–2.6 |
| луговых | 1.4–4.4 | 0.0–2.4 |
| Индекс Симпсона | 0.72–0.92 | 0.11–0.75 |
| Индекс Шеннона | 2.65–2.92 | 1.64–2.44 |

Таблица 2. Видовое богатство сообществ в зависимости от степени доминирования *S. canadensis* (среднее ± SE)

| Число видов на 25 м ² | Интервалы проективного покрытия <i>S. canadensis</i> , % | | | |
|----------------------------------|--|------------------------|------------------------|----------------------|
| | <25 (<i>n</i> = 27*) | 25–50 (<i>n</i> = 33) | 50–75 (<i>n</i> = 39) | >75 (<i>n</i> = 36) |
| Всех | 12.7 ± 0.5 | 11.3 ± 0.3 | 9.8 ± 0.3 | 8.1 ± 0.3 |
| Аборигенных | 9.6 ± 0.5 | 8.3 ± 0.3 | 7.2 ± 0.3 | 5.8 ± 0.2 |
| Адвентивных | 3.1 ± 0.2 | 3.0 ± 0.2 | 2.6 ± 0.2 | 2.3 ± 0.2 |
| Луговых | 2.7 ± 0.5 | 2.2 ± 0.2 | 2.5 ± 0.2 | 1.7 ± 0.2 |

* Число описаний.

ные описания – это заброшенные карьеры и торфоразработки, лесные вырубки и пойменные луга.

Сообщества с доминированием *S. canadensis* характеризуются высокой степенью синантропизации – от 40 до 90% видов, в среднем 60%, относятся к синантропным классам растительности (*Artemisietea vulgaris*, *Chenopodietea*, *Galio-Urticetea* Passage 1967). Больше всего были представлены виды класса *Artemisietea vulgaris* (10–40%). Доля чужеродных видов в описаниях составляет 10–70%, в среднем 27%.

Для выяснения влияния *S. canadensis* на видовое богатство все описания были сгруппированы по величине его проективного покрытия (табл. 2). Видно, что по мере роста покрытия *S. canadensis* закономерно снижаются все рассматриваемые показатели: общее видовое богатство уменьшается в 1.57 раза, богатство аборигенных видов – в 1.66 раза, адвентивных видов – в 1.35 раза. Изменяется доля адвентивных видов в общем видовом богатстве (с 24.4 до 28.4%). Проверка статистической значимости различий (по *t*-критерию Стьюдента) показала, что достоверные различия наблюдаются только в единичных случаях (между 1-й и 4-й группами из табл. 2 по общему и аборигенному видовому богатству).

Значения коэффициента корреляции Спирмена составили: для общего видового богатства $r_s = -0.62$ ($P < 0.0001$); для богатства аборигенных видов $r_s = -0.49$ ($P < 0.0001$); для богатства адвентивных видов $r_s = -0.34$ ($P < 0.0001$). Отсутствует достоверная корреляция с видовым богатством луговых видов, что, вероятно, связано с их низкой долей в изученных сообществах, которые в большинстве относятся к классу *Artemisietea vulgaris*.

Несмотря на многочисленные и разноаспектные исследования *S. canadensis*, работы по количественному анализу и оценке влияния этого вида на видовое разнообразие растительных сообществ редки [24]. Такая оценка затруднена, поскольку *S. canadensis* вторгается преимущественно в нарушенные местообитания, в которых видовое богатство изменяется в широких пределах и зависит от таких факторов, как предшествующая история нарушений, уровень современных нарушений, условия заноса диаспор и др. Исследования, аналогичные нашему, проводились для природных и полуприродных сообществ в западном Китае [24], Швейцарии [25] и Словении [26] (везде климат – переходный от умеренного к субтропическому). В условиях более холодного и континентального по сравнению с вышеуказанными регионами климата, характерного для территории Беларуси, оценка влияния *S. canadensis* на видо-

вое богатство фитоценозов не проводилась, что обуславливает географическую новизну полученных данных.

Исходя из наших результатов, влияние *S. canadensis* на общее видовое богатство сообществ и его составляющие (аборигенные, адвентивные, луговые виды) имеет место. По градиенту проективного покрытия *S. canadensis* закономерно изменяются все рассмотренные показатели. При этом реакции, наблюдаемые во временном градиенте на постоянных участках и при описании разрозненных участков, в основных позициях совпадают. Таким образом, первая гипотеза полностью подтвердилась. Статистически значимая связь выявлена между проективным покрытием *S. canadensis* и показателями общего и аборигенного видового богатства синантропных сообществ, что частично подтверждает вторую гипотезу. Полученные результаты не противоречат исследованиям, выполненным в других регионах [24].

Исследования выполнены при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект № Б20Р-090).

Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Тов-во научных изд. КМК, 2004. 112 с.
2. Rodriguez C.F., Bécares E., Fernández-Aláez M., Fernández-Aláez C. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish // Biol. Invasions. 2005. V. 7. P. 75–85.
3. Ward J.M., Ricciardi A. Impacts of *Dreissena* invasions on benthic macroinvertebrate communities: a meta-analysis // Divers. Distrib. 2007. V. 13. P. 155–165.
4. Hulme P.E. Plant invasions in New Zealand global lessons in prevention, eradication and control // Biol. Invasions. 2020. V. 22. P. 1539–1562.
5. Stohlgren T., Jarnevich C., Chong G.W., Evangelista P.H. Scale and plant invasions: A theory of biotic acceptance // Preslia. 2006. V. 78. P. 405–426.
6. Gaertner M., Den Breeyen A., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis // Prog. Phys. Geog. 2009. V. 33. № 3. P. 319–338.
7. Hejda M., Pysek P., Jarosík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // J. Ecol. 2009. V. 97. P. 393–403.
8. Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // Amer. J. Bot. 2011. V. 98. № 3. P. 539–548.
9. Veselkin D.V., Dubrovin D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // Rus. J. Ecol. 2019. V. 50. № 5. P. 413–421. <https://doi.org/10.1134/S1067413619050114>
10. Xu Z., Peng H., Feng Z., Abdulsalich N. Predicting current and future invasion of *Solidago canadensis*: A study from China // Pol. J. Ecol. 2014. V. 62. P. 263–271.
11. Bielecka A., Borkowska L., Królak E. Environmental changes caused by the clonal invasive plant *Solidago canadensis* // Ann. Bot. Fen. 2019. V. 57. P. 33–48.
12. Dong L.-J., He W.-M. The relative contributions of climate, soil, diversity and interactions to leaf trait variation and spectrum of invasive *Solidago canadensis* // BMC Ecol. 2019. V. 19. <https://doi.org/10.1186/S12898-019-0240-1>
13. Skorka P., Lenda M., Tryjanowski P. Invasive alien goldenrods negatively affect grassland bird communities in Eastern Europe // Biol. Conserv. 2010. V. 143. P. 856–861.
14. Moron D., Lenda M., Skorka P. et al. Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes // Biol. Conserv. 2009. V. 142. P. 1322–1332.
15. Dong L.-J., Sun Z.-K., Gao Y., He W.-M. Two-year interactions between invasive *Solidago canadensis* and soil decrease its subsequent growth and competitive ability // J. Plant. Ecol. 2015. V. 8. P. 617–622.
16. Betekhtina A.A., Mukhacheva T.A., Kovalev S.Yu. et al. Abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in invasive *Solidago canadensis* and indigenous *S. virgaurea* // Rus. J. Ecol. 2016. V. 47. № 6. P. 605–609. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060035>
17. Gusev A.P. The Impact of Invasive Canadian Goldenrod (*Solidago canadensis* L.) on Regenerative Succession in Old Fields (the Southeast of Belarus) // Rus. J. of Biological Invasions. 2015. V. 6. № 2. P. 74–77. <https://doi.org/10.1134/S2075111715020034>
18. Gusev A.P. Inhibition of Restorative Succession by Invasive Plant Species: Examples from Southeastern Belarus // Rus. J. Ecol. 2017. V. 48. № 4. P. 321–325. <https://doi.org/10.1134/S1067413617040087>
19. Gusev A.P. The Invasion of Canadian Goldenrod (*Solidago canadensis* L.) into Anthropogenic Landscapes of Belarus // Rus. J. Biol. Invasions. 2018. V. 9. № 1. P. 22–28. <https://doi.org/10.1134/S2075111718010083>
20. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2002. 264 с.
21. Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien, New York: Springer-Verlag, 1964. 865 S.
22. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
23. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
24. Dong L.-J., Yu H., He W.-M. What determines positive, neutral, and negative impact of *Solidago canadensis* invasion on native plant species richness? // Sci. Rep-UK. 2015. V. 5. P. 1–9.
25. Künzi Y., Prati D., Fischer M., Boch S. Reduction of native diversity by invasive plants depends on habitat conditions // Amer. J. Plant. Sci. 2015. V. 6. P. 2718–2733.
26. de Groot M., Kleijn D., Jogan N. Species groups occupying different trophic levels respond differently to the Invasion of semi-natural vegetation by *Solidago canadensis* // Biol. Conserv. 2007. V. 136. P. 612–617.

УДК 574.91:574.34:599.323:504.5

НЕРЕЗИДЕНТНАЯ АКТИВНОСТЬ БУРОЗУБОК (*SOREX ARANEUS*, *EULIROTYRNIA*): МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

© 2021 г. Е. Б. Григоркина^а, *, Г. В. Оленев^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

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

Поступила в редакцию 20.05.2020 г.

После доработки 05.02.2021 г.

Принята к публикации 05.02.2021 г.

Ключевые слова: обыкновенная бурозубка, мечение родамином, нерезидентная активность, передача с молоком

DOI: 10.31857/S0367059721040065

Миграции – один из основных факторов устойчивости и жизнеспособности популяций в неблагоприятных условиях [1]. Для населения позвоночных животных в зонах локального техногенного загрязнения учет миграций имеет принципиальное значение. Это напрямую касается изучения биологических эффектов радиационного воздействия. К таким территориям относится зона Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) – район проведения длительного непрерывного мониторинга.

Данное исследование является логическим продолжением впервые начатого (с 2002 г.) изучения миграций мелких млекопитающих в техногенной среде. Массовое мечение тетрациклином выявило широкий спектр активности грызунов как в радиационном заповеднике, так и в его окрестностях [2, 3]. Однако данный метод не позволил оценить характеристики нерезидентности бурозубок-землероек, которые являются важным компонентом биотического сообщества и заселяют все типы местообитаний. С этой проблемой успешно справился другой биомаркер – краситель родамин В (RB), выгодными преимуществами которого является большая длительность сохранения и высокая вероятность выявления метки, а также возможность ее передачи детенышам с молоком матери [4]. Данная методика позволяет изучать расселение видов, у которых это крайне сложно оценить другими способами. Подобно приманке с тетрациклином, однократное поедание приманки с RB обеспечивает четкую системную (фиксированную в ткани) метку, поскольку в организме животного RB связывается со структурами, содержащими кератин (шерсть, когти, вибриссы и др.) [5]. Помеченный зверек идентифицируется по желтому свечению, что позволяет до-

статочно быстро обследовать массовый материал, в том числе в полевых условиях [6].

Интерес к изучению подвижности бурозубок достаточно высок [7–10]. Однако определить дистанции передвижений этих зверьков с помощью мечения очень сложно. Известные данные по расселению бурозубок-землероек не полны [9]. Нерезидентная активность этой интересной в миграционном отношении группы животных в зонах техногенного загрязнения мало изучена, что и определяет актуальность и новизну настоящей работы.

Мы используем термин “нерезидентность”, подразумевая особей, отловленных за пределами участка мечения [7–10]. Общим для нерезидентной активности (пребывание на неосвоенном пространстве) является непредсказуемость места последующей поимки меченой особи. У бурозубок выделяют расселение молодежи, экскурсии, переселение [8–10]. Животных, сохранивших связь с территорией и попавшихся на площадке мечения спустя месяц и больше после раскладывания приманки, можно расценивать как оседлых, т.е. придерживающихся определенного ограниченного пространства [11].

Цель нашей работы заключалась в изучении нерезидентной активности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) – широко распространенного вида насекомоядных.

Работа выполнена в районе ВУРСа (Челябинская обл., Южный Урал) на территории радиационного заповедника. Использованы материалы, полученные в ходе полевых исследований 2019 г., когда в сообществе мелких млекопитающих стали регистрировать *S. araneus*. Причиной их длительного отсутствия, как и исчезновения из уловов некоторых других видов, была “Великая Восточно-Европейская засуха 2010 г.” [12]. В последую-

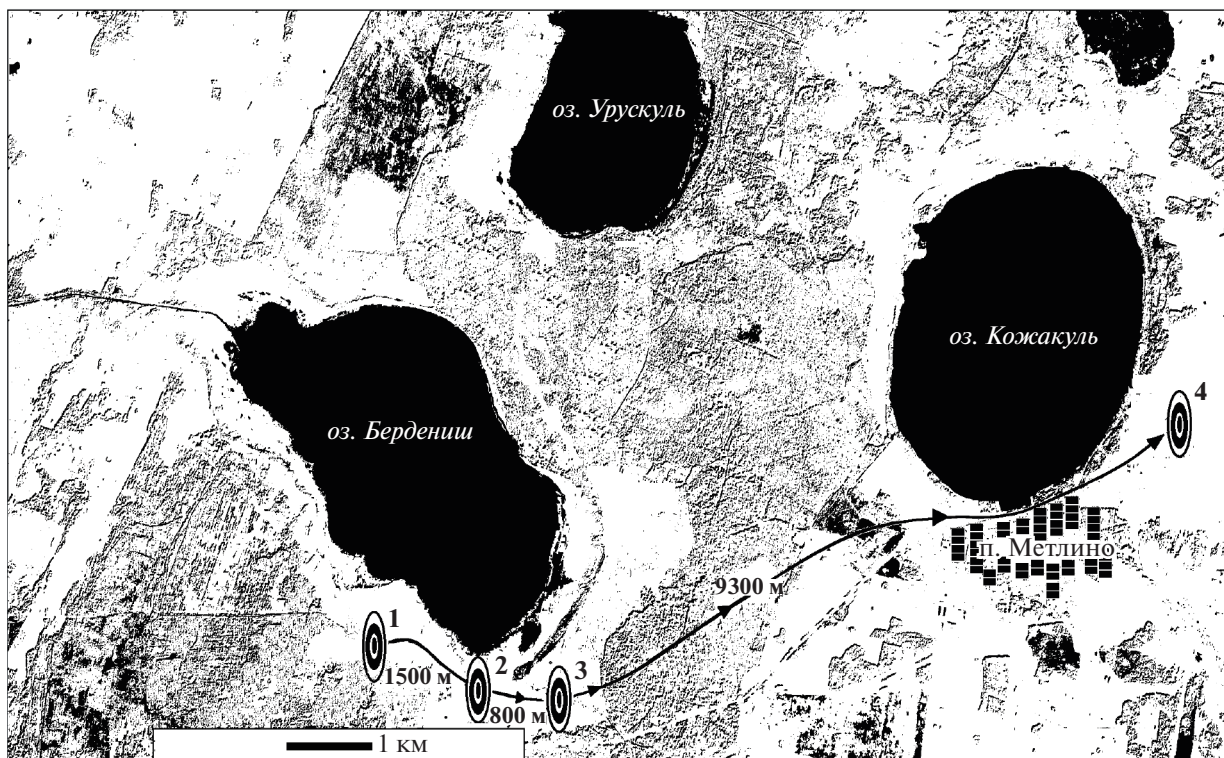


Рис. 1. Схема расположения площадок мечения (№ 2, 4) и отловов (№ 1–4) мелких млекопитающих в зоне ВУРСа и на сопредельной территории. Цифрами обозначены дистанции от площадки мечения (№ 2).

ший период (9 лет) отмечалось упрощение биотического сообщества, которое стало моновидовым и состояло из малых лесных мышей (*Sylvaeus uralensis* Pallas, 1811) [13]. В 2019 г. были отловлены 22 бурозубки.

Мечение животных RB выполнено дважды: первое (майское) – 22.05.2019 г. на площадке № 2, расположенной на периферии импактной территории (рис. 1); второе (августовское) – 6.08.2019 г. на площадке № 4 (контроль). Для проведения контрольных отловов учетные линии располагали на разноудаленных участках: № 1 – расстояние 1500 м (эпицентр ВУРСа); № 3 – расстояние 800 м (через автомагистраль, за пределами радиационного заповедника); № 4 – расстояние 9300 м (контроль). Была задействована и сама площадка мечения (№ 2). Заметим, что при выборе мест отловов мы учитывали наличие ландшафтных препятствий – озер (см. рис. 1), локально увеличивающих плотность животных и соответственно шансы поимки меченых зверьков. На каждой площадке за одну отловочную сессию устанавливали по 40–60 ловушек на дистанции 10 м на одни сутки. Отловы проводили с апреля по октябрь (5 раз за сезон) давилками крючковыми методом безвозвратного изъятия. Продолжительность отлова 1 сут обусловлена конфигурацией полигона

исследований, а также унифицированной в наших работах многолетней схемой отлова [2, 3].

Приманку RB готовили согласно [4]. В качестве кормовой основы приманки использовали овсяные хлопья. Необходимое количество порошка RB (800 мг/кг хлопьев) насыпали в сухие хлопья и тщательно перемешивали после заливки кипятком. Полученную массу распределяли ровным слоем по металлическому поддону, нарезали шпателем на куски размером ~2 × 2 см, сушили при 80°C в течение 8 ч. Сухие кусочки опрыскивали нерафинированным подсолнечным маслом с помощью бытового пульверизатора. Во время мечения приманку с красителем помещали в естественные укрытия для более длительного ее сохранения и доступности животным. На одно мечение использовано 5 кг приманки на площади 1 га и 800 мг/кг RB. Контрольные отловы после майского мечения проведены в июле (43 дня), августе (78 дней), сентябре (129 дней), а также через 53 дня после мечения в августе.

У добытых животных определяли вид, пол, вес, принадлежность к функциональной группировке (перезимовавшие, сеголетки). Генеративное состояние у самок оценивали по наличию подсосных пятен, беременности и состоянию матки, у самцов – по весу семенника. RB-метку детектировали в биологических образцах. Со-

гласно протоколу [4, 6], системная (фиксированная в ткани) метка, иллюстрирующая факт самостоятельного поедания животным приманки с маркером, хорошо видна в вибриссах, когтях, шерсти вентральной поверхности тела, в области уретры. При этом площадь светящихся участков шерсти не превышает половины поверхности тела. У детенышей, помеченных опосредованно, через молоко их матерей, слабая системная метка проявляется по всей вентральной поверхности шкурки.

Бурозубки, как правило, появляются в биотическом сообществе в середине лета. Такую динамическую картину наблюдали и в 2019 г., когда в полевых сборах с июля по сентябрь в уловах регистрировали землероек. Из 22 особей две, отловленные в июле, были перезимовавшими и 20 — сеголетками, которые в основном были пойманы в августе и сентябре. Половина зверьков (11 особей) имели метку. В табл. 1 приведены характеристики меченых бурозубок, дистанции их перемещений, сроки сохранения метки и ее локализация, а также способ получения маркера.

Нерезидентами оказались 3 особи: 2 перезимовавшие беременные самки, имеющие по 9 зародышей (см. табл. 1, ос. 1, 3), и самец-сеголеток (ос. 7). О повторной беременности свидетельствовали отсосанные соски с участками голой кожи. Подчеркнем, что перезимовавшие землеройки были добыты на участке № 4 на расстоянии 9300 м от места раскладки приманки (см. рис. 1) через 1.5 мес. после мечения — это максимальная дистанция индивидуального перемещения для *S. araneus*, известная в настоящее время. У них флуоресцировали когти, вибриссы, участки шкурки. Одна самка имела двойную метку в вибриссах — свидетельство двукратного поедания приманки. По данным [4, 14], продолжительность сохранения маркера в вибриссах ограничена 2 мес. Беременные самки, отнесенные нами к эмигрантам, при перемещении на новый участок успешно преодолели автостраду с интенсивным движением и окраину населенного пункта.

В ряде работ отмечена высокая подвижность землероек [7–10]. По данным [15], длина суточного пробега *S. araneus* составляла 1.1 – 2.5 км. Описаны зимние перемещения зверьков этого вида по покрытому снегом льду оз. Ekoln (Швеция) на дистанциях 3–5 км [16], что на порядок больше, чем размеры их индивидуальных участков. О перемещениях беременных самок сообщалось лишь в работе [8], в которой показана существенная доля перезимовавших особей в нерезидентном населении бурозубок и расстоянии (1500 м) при переселении перезимовавших самок со своих натальных участков. Авторы отмечают, что реальные дистанции, по-видимому, значительно больше.

Третий нерезидент — самец-сеголеток — отловлен в сентябре на расстоянии 800 м (см. рис. 1, № 3) от площадки майского мечения. Системная метка в вибриссах, шерсти, когтях свидетельствует о попадании красителя с кормом. Этот зверек мог покинуть прежний участок либо совершить экскурсию, во время которой успешно пересек автомагистраль. Предположение об экскурсии (временном нахождении за пределами своего участка) подкрепляется материалами, полученными при изучении хоминга сеголеток *S. araneus* [17]. Показана высокая привязанность землероек-сеголеток к индивидуальным участкам, которая сохраняется даже после продолжительного содержания в неволе. С дистанции 1 км зверьки возвращались за сутки, с 1600 м отмечен возврат 19% особей через 2.8 ± 1.31 дня. При этом скорость возвращения с 400 м составляла 1.5 ч, с 1200 м — 23 ч. Правда, некоторые особи задерживались в пути домой до двух–трех недель. Замечено, что расстояния 1200 и 1600 м в 30–40 раз превышают средний диаметр регулярно используемого пространства.

Оседлыми оказались пять сеголеток (см. табл. 1, ос. 6, 8–11) с системной меткой, пойманные на обеих площадках мечения. Разница в выраженности метки состояла лишь в наличии свечения на шерсти в области уретры у бурозубок, доставленных с участка № 4 через 53 дня. На наш взгляд, это связано с длительной сохранностью приманки и возможностью ее поедания даже спустя почти 2 мес. экспонирования.

Второй наиболее интересный результат мечения касается отлова 3 из 11 помеченных животных, получивших **RB с материнским молоком** (см. табл. 1, ос. 2, 4, 5). Об этом свидетельствует слабая системная метка на большей части вентральной поверхности шкурки. Важно, что эти зверьки пойманы на дальней дистанции (см. рис. 1, № 4) в разные сроки. Однократного поедания приманки самкой оказалось достаточно для формирования и сохранения системной метки у потомков. Предположение о передаче RB с молоком имеется в работе [18], впоследствии этот факт верифицирован в экспериментах на лабораторных мышках [4]. Мы дополнили это наблюдение данными, полученными на бурозубках. Согласно работе [4], системная метка, переданная опосредованно (через молоко), сохраняется в шкурке до 4 мес. Учитывая, что первое мечение проведено в мае, можно заключить, что эти сеголетки являются потомками самок-эмигрантов, переселившихся далеко (9300 м) за пределы заповедника. Мы полагаем, что наличие нерезидентов, перемещающихся на столь значительные дистанции, указывает на возможность обмена генетической информацией между популяционными группировками. Ранее, в ходе мечения животного населения тетрациклином, нами [2, 3] были выявлены нерезиденты малой лесной мыши, полевой мыши, красной полев-

Таблица 1. Характеристики бурозубок-землероек, помеченных родамином В

| № особи | Дата мечения, отлова, срок регистрации метки | Участок отлова, дистанция (м), статус особи | Локализация метки | Способ получения метки | Пол | Вес тела, г | Состояние генеративной системы (описание матки и вес семенника у самцов), г | Функциональная группировка |
|---------|--|---|--|------------------------|-------|-------------|---|----------------------------|
| 1 | 22.05.19, 03.07.19, 43 дня | № 4, 9300, нерезидент-эмигрант | Вибриссы, когти задних лап, шерсть | Per os | Самка | 21.0 | Подсосные пятна, беременная | Перезимовавшая |
| 2 | То же | № 4, 9300 | Слабая системная на большей части вентральной поверхности шкурки | Через молоко | Самец | 7.0 | 2.0 | Сеголеток |
| 3 | » | № 4, 9300, нерезидент-эмигрант | Вибриссы (двойная метка), когти, шерсть | Per os | Самка | 21.0 | Подсосные пятна, беременная | Перезимовавшая |
| 4 | 22.05.19, 07.08.19, 78 дней | № 4, 9300 | Слабая системная на большей части вентральной поверхности шкурки | Через молоко | Самец | 8.0 | 2.0 | Сеголеток |
| 5 | То же | № 4, 9300 | То же | То же | Самка | 7.0 | Матка нитевидная | То же |
| 6 | 22.05.19, 27.09.19, 129 дней | № 2, оседлый | Когти задних лап, вибриссы, шерсть | Per os | Самец | 10.0 | 2.0 | » |
| 7 | То же | № 3, 800 м, нерезидент-экскурсант | Когти задних лап, вибриссы, шерсть | То же | Самец | 10.0 | То же | » |
| 8 | 06.08.19, 27.09.19, 53 дня | № 4, оседлый | Когти задних лап, вибриссы, шерсть на животе, в области уретры | » | Самка | 9.0 | Матка нитевидная | » |
| 9 | То же | То же | То же | » | Самец | 10.0 | 2.0 | » |
| 10 | » | » | » | » | Самка | 10.0 | Матка нитевидная | » |
| 11 | » | » | » | » | Самец | 10.0 | 2.0 | » |

ки разных возрастных групп на дальней дистанции. Важность дисперсий в формировании показателей генетического разнообразия у мелких млекопитающих показана в работах [9, 16, 19, 20].

Таким образом, методом массового неинвазивного мечения населения родамином В на экспериментальных площадках получены уникальные данные по нерезидентной активности *S. araneus*, которые в ряде случаев не могут быть получены другими существующими методами. Зарегистрированная нами дистанция 9300 м индивидуального перемещения беременных перезимовавших

бурозубок оказалась больше, чем было описано в литературе. Причем при смене участка обитания зверьки преодолели дорогу с интенсивным движением и окраину населенного пункта, которые не оказались существенным препятствием на пути их передвижения. Один нерезидент-сеголеток либо покинул натальный участок, либо совершил экскурсию на расстояние 800 м, во время которой также успешно пересек оживленную автомагистраль. На бурозубках продоминирована возможность RB-мечения потомков опосредованно (через материнское молоко). Отметим, что недостаточно изучена и недооценена роль каналов для

миграционных перемещений мелких млекопитающих, к которым относятся не только озера, но и другие непреодолимые ландшафтные препятствия. Несомненно, что данных, полученных на небольшой выборке животных за один год мечения, недостаточно для широких обобщений, однако они определяют необходимость продолжения исследований в этом направлении.

Авторы благодарят к.б.н. О.В. Толкачева за детекцию метки и глубоководяемого рецензента д.б.н. Н.А. Щипанова за ценные замечания при рецензировании рукописи статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана РФФИ (проект № 20-04-00164). Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе с животными соблюдались применяемые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Щипанов Н.А. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
2. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиозоология. 2013. Т. 53. № 1. С. 76–83.
3. Grigorkina E.B., Olenev G.V. Migrations of rodents in the zone of local radioactive contamination at different phases of population dynamics and their consequences // Biol. Bull. 2018. V. 45. № 1. P. 110–118.
4. Толкачев О.В., Беспямятных Е.Н. Новый метод детекции родаминовой метки и возможности его применения в зоологических исследованиях // Журнал СВУ. Биология. 2019. Т. 12. № 4. С. 352–365.
5. Fisher P. Review of using Rhodamine B as a marker for wildlife studies // Wildl. Soc. Bull. 1999. V. 27. P. 318–329.
6. Tolkachev O. A new baiting scheme and simple method of rhodamine B detection could improve biomarking of small mammals // European J. of Wildlife Research. 2019. V. 65. № 10. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1243-5>
7. Щипанов Н.А., Куцов А.В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи соврем. биол. 2004. Вып. 124. № 1. С. 28–43.
8. Щипанов Н.А., Куцов А.В., Демидова Т.Б. и др. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 3. С. 331–343.
9. Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S. Introducing the Common Shrew // Shrews, chromosomes and speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Eds. Searle J., Polly P., Zima J. Cambridge: Cambridge University Press, 2019. P. 19–67. <https://doi.org/10.1017/9780511895531>
10. Калинин А.А. Последствия учетов мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 2019. № 3. С. 211–216.
11. Burt W.H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. 1943. V. 24. P. 346–352.
12. Barriopedro D., Fischer E.M., Luterbacher J. et al. The hot summer of 2010: Redrawing the temperature record map of Europe // Science. 2011. № 332. P. 220–224.
13. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Эволюционно-экологический анализ стратегий адаптации популяций грызунов в экстремальных условиях // Экология. 2016. № 5. С. 375–381. [Olenev G.V., Grigorkina E.B. Evolutionary ecological analysis of adaptation strategies of rodent populations under extreme conditions // Russ. J. of Ecology. 2016. V. 47. № 5. P. 486–492.]
14. Jacob J., Jones D.A., Singleton G.R. Retention of the bait marker Rhodamine B in wild house mice // Wildl. Res. 2002. V. 29. P. 159–164.
15. Хлян Л.А. Землеройки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 66–76.
16. Tegelström H., Hansson L. Evidence of long-distant dispersal in the common shrew (*Sorex araneus*) // Z. Säugetierkunde. 1987. V. 52. P. 52–54.
17. Куцов А.В. Хоминг сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*) и средней (*Sorex caecutiens*) землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2013. Т. 92. Вып. 8. С. 941–954.
18. Fichet-Calvet E. Persistence of a systemic labelling in fur and guard hairs by ingestion of rhodamine B in *Myocastor coypus* (Rodentia) // Mammalia. 1999. V. 63. № 2. P. 241–244.
19. Rakitin S.B., Grigorkina E.B., Olenev G.V. Analysis of microsatellite DNA in rodents from Eastern Urals radioactive trace zone and contiguous territories // Russ. J. Genet. 2016. V. 52. № 4. P. 398–404.
20. Lugon-Moulin N., Balloux F., Hausser J. Genetic differentiation of common shrew *Sorex araneus* populations among different alpine valleys revealed by microsatellites // Acta Theriol. 2000. V. 45. № 1. P. 103–117.