

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2021

Факторы содержания углерода и азота в тонких корнях растений Среднего Урала

*А. А. Бетехтина, А. Ганем, О. А. Некрасова, Т. А. Радченко,
А. П. Учаев, М. И. Дергачева, Д. В. Веселкин*

83

Изменение фитогормонального статуса красной японской сосны
после аварии на АЭС Фукусима

*С. В. Битаршвили, С. А. Гераськин, В. И. Йощенко,
А. А. Празян, К. Нанба*

93

Изменение распространения широколиственных древесных видов
в центральной части Южного Урала со второй половины XX в.

*Н. И. Федоров, В. Б. Мартыненко, С. Н. Жигунова,
О. И. Михайленко, Г. В. Шендель, Л. Г. Наумова*

103

Зимнее почвенное дыхание в экосистемах Средней Сибири: сравнительные
оценки с использованием трех методов измерений

*А. В. Панов, А. С. Прокушкин, Г. К. Зражевская, А. В. Урбан,
В. И. Зырянов, Н. В. Сиденко, М. Хайманн*

112

Структура и динамика запасов крупных древесных остатков
в сосняках черничных средней тайги

С. А. Мошников, В. А. Ананьев, И. В. Ромашкин

123

Пространственные вариации обилия рыб в дельте Меконга

*Е. П. Карпова, А. Р. Болтачев, Э. Р. Аблязов, Д. Н. Куцин, Ку Нгуен Динь,
Чыонг Ба Хай, Нгуен Ван Тхинь, Чинь Тхи Лан Чи*

134

Популяционная структура соболя Байкальской горной страны:
анализ генетических и фенотипических характеристик

В. Г. Монахов, М. Н. Ранюк, М. В. Модоров

143

Случайные процессы и использование территории
обыкновенной бурозубкой (*Sorex araneus* L.)

Н. А. Щипанов

153

ФАКТОРЫ СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕРОДА И АЗОТА В ТОНКИХ КОРНЯХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

© 2021 г. А. А. Бетехтина^а, А. Ганем^а, О. А. Некрасова^а, Т. А. Радченко^а,
А. П. Учаев^а, М. И. Дергачева^б, Д. В. Веселкин^с, *

^аУральский федеральный университет, Россия 620083 Екатеринбург, просп. Мира, 19

^бИнститут почвоведения и агрохимии СО РАН, Россия 630090 Новосибирск, просп. Лаврентьева, 8/2

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

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

Поступила в редакцию 22.05.2020 г.

После доработки 24.08.2020 г.

Принята к публикации 30.08.2020 г.

Исследовали некоторые факторы содержания С и N в тонких корнях растений Среднего Урала. В качестве факторов анализировали: экологические (эдафические) особенности местообитаний; тип корневых симбиозов – способность к симбиотической азотфиксации и формированию разных типов микориз; экологические стратегии видов. Образцы тонких корней древесных и травянистых растений и верхнего слоя почв отбирали на двух техногенных отвалах и в естественных сообществах на Среднем Урале (Россия). На каждой территории образцы собирали в лесных и луговых местообитаниях. Единицей наблюдения было содержание С или N у вида на пробной площади. Всего проанализировано 83 оценки. Установлено, что ведущие факторы содержания С и N в тонких корнях различаются: для содержания С определяющее значение имеет тип микоризы, для N – способность к симбиотической азотфиксации; на втором месте по степени влияния на содержание С и N – экологические особенности местообитаний; на третьем – тип экологической стратегии. Закономерности накопления N в корнях растений разных экологических стратегий и с разными типами микориз не полностью повторяют аналогичные закономерности накопления N в листьях.

Ключевые слова: экологические группы растений, экологические стратегии, типы микоризы, C/N-соотношение, корни, листья

DOI: 10.31857/S0367059721020037

Тонкие корни растений имеют большое значение в циклах углерода и азота наземных экосистем [1]: они – важный источник опада, который по массе, возможно, превосходит надземный опад [2]. Содержание углерода и азота в корнях зависит от таких факторов, как таксон; функциональная группа; тип корневого симбиоза; продолжительность жизни корней; содержание химических элементов или их доступных форм в почве. Корни двудольных содержат больше N, чем корни однодольных [3–5]. Из двудольных высокое содержание N характерно для бобовых [3, 5]. Содержание С и N в корнях растений связано с жизненной формой [6]. Тип микоризы определяет не только доступ к разным источникам минеральных элементов [7], но и связан с углеродным и азотным балансом живых и мертвых корней [8–15] и почвы [14, 15]. В тонких корнях эктомикоризных деревьев из-за большой массовой доли мицелия обычно много азота по сравнению с корнями арбускулярно микоризных трав [11]. Также существует связь между элементным

составом корней и почв. Корни растений, адаптированных к бедным минеральными элементами почвам, как правило, характеризуются длительной жизнью и высоким содержанием С по сравнению с корнями растений богатых почв [3, 5, 16], при этом длительность жизни корней отрицательно коррелирует с содержанием N в них [17].

Содержание С и N как в корнях, так и в листьях различается в зависимости от принадлежности растений к таксономическим и функциональным группам, типов почв и гидротермических условий [18–21]. По сравнению с другими видами двудольных содержание N в листьях бобовых высокое [3]. Растения с эрикоидной микоризой и эктомикоризой, преобладающие в экосистемах с малой доступностью макроэлементов, отличаются низкими относительной скоростью роста и концентрацией N в листьях [10, 22]. Травянистые растения, среди которых преобладают арбускулярно микоризные виды, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза, что сопря-

жено с более высокой концентрацией N [18, 23]. У эктомикоризных растений содержание N выше в листьях листопадных видов по сравнению с вечнозелеными [10]. В листьях растений в ряду экологических стратегий S–C–R содержание C уменьшается, а N увеличивается [24]. В глобальном и региональном масштабах содержание N в листьях положительно связано с содержанием органического вещества в почве, а также с доступностью P и N [18, 20].

В целом закономерности изменчивости элементного состава корней изучены менее надежно, чем элементный состав листьев. Для улучшения понимания экологического своеобразия видов и групп растений, а также представлений о динамике C и N в растениях и экосистемных процессах необходимы, во-первых, дополнение существующих массивов данных о содержании C и N в тонких корнях и, во-вторых, понимание ведущих факторов депонирования C и N в корнях. Поэтому целью работы было сопоставление факторов содержания C и N в тонких корнях на примере растений Среднего Урала с разными экологическими стратегиями и типами корневых симбиозов, произрастающих в контрастных эдафических условиях. Общей идеей был поиск ответа, в какой степени совпадают закономерности накопления и распределения C и N в листьях и тонких корнях растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район. Работы проведены на Среднем Урале (Россия; 57°00′–57°20′ с.ш., 59°56′–60°27′ в.д.) в пределах Белоярского южно-таежного ботанико-географического округа Свердловской области. Мезорельеф района холмисто-увалистый с преобладанием высот 300–350 м над ур. м. Климат умеренно-континентальный с продолжительной (5–6 мес.) холодной зимой и коротким (около 3 мес.) теплым летом. Среднегодовая температура +1.7...+2.4°C, среднегодовое количество осадков 510–580 мм. Район типично лесной, с южно-таежными сосновыми с лиственницей, реже сосново-еловыми и вторичными березовыми и смешанными лесами. Леса неоднократно подвергались рубкам и пожарам. Все луга вторичные послелесные.

Территории, местообитания и пробные площади. Работы проведены на трех разных территориях — на двух техногенных отвалах и на одной территории с естественными сообществами, которые считали вариантами, контрольными к техногенным. “Территория I” — отвал золы (золоотвал) Верхнетагильской районной электростанции (ВТГРЭС, г. Верхний Тагил), образовавшийся в 1956–1965 гг. в результате складирования золы от сжигания угля при электрогенерации. Площадь отвала 125 га, поверхность выровненная. В ре-

зультате естественного зарастания поверхности золы примерно за 50 лет на отвале сформировались участки с лесной и луговой растительностью. Существование участков с луговой и лесной растительностью связано с разной скоростью сукцессии в связи с локальными особенностями увлажнения. “Территория II” — золоотвал Среднеуральской районной электростанции (СУГРЭС, г. Среднеуральск), образовавшийся в 1936–1968 гг. в результате складирования золы от сжигания угля. Площадь отвала 104 га, поверхность выровненная. В результате естественного зарастания поверхности золы за 50 лет сформировались лесные и луговые участки. Естественные сообщества, которые обозначили как “фон”, подобраны на расстоянии 3–5 км от территории I и 40–50 км от территории II.

На каждой территории сбор образцов выполнен в двух местообитаниях — лесном (обозначение “лес”) и луговом (“луг”). **Т е р р и т о р и я I**, лес: мелколиственный лес с *Betula pendula* и *Populus tremula*, единично встречается *Pinus sylvestris*; в напочвенном покрове всего 26 видов (оценки видового богатства приведены для сосудистых растений на площадь 300 м² (луг) и 400 м² (лес)); наиболее обильны *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Orthilia secunda*, *Deschampsia cespitosa*. **Т е р р и т о р и я I**, луг: разнотравно-злаковое сообщество с доминированием *Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *Silene nutans*; всего 34 вида. **Т е р р и т о р и я II**, лес: смешанный хвойно-мелколиственный лес с *B. pendula*, *P. tremula*, *P. sylvestris* и подлеском из *Salix caprea* и *Prunus padus*; в напочвенном покрове всего 27 видов; преобладают *Equisetum pratense*, *Trifolium medium*, *P. rotundifolia*. **Т е р р и т о р и я II**, луг: злаково-разнотравный луг с *C. epigeios*, *P. pratensis*, *Potentilla argentea*, *T. medium*; всего 18 видов. **Ф о н**, лес: березовый лес с *Betula pubescens* и *B. pendula* и единичными *P. sylvestris* и *Picea obovata*; в напочвенном покрове 48 видов; преобладают *Calamagrostis arundinaceae*, *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*. **Ф о н**, луг: вторичный разнотравно-мелкозлаковый луг с доминированием *Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Alchemilla* sp.; всего 54 вида. Названия видов растений даны по [25].

В каждом местообитании территорий I и II заложили по 3 пробные площади (в луговых местообитаниях — 10 × 10 м, в лесных — 20 × 20 м); в каждом местообитании фоновой территории — по 2 пробные площади такого же размера. Таким образом, всего было 16 пробных площадей, на которых отобрали образцы растений и почв.

Отбор образцов выполнен в июле 2017 г. (фоновая территория и территория I) и 2018 г. (территория II). Образцы корней отбирали у видов, которые доминировали на пробных площадях. Образцы (корневые мочки) откапывали с глубины 0–10 см. Образцом могла быть целая корневая система (у

видов с небольшой корневой системой) или ее фрагмент. Всего образцов каждого вида на пробной площади было 4–6; у видов с небольшими корневыми системами – до 10–15. Корни в лаборатории отмывали от почвы в проточной воде. Для элементного анализа и микроскопии отбирали тонкие корни по критериям [26]. К тонким относили поглощающие корни первичного строения диаметром <0.5 мм. Корневища, мертвые корни и все корни диаметром >0.5 мм отбраковывали. Из всех образцов вида на каждой пробной площади старались сформировать несколько (от 2 до 5) проб; каждая проба – около 5 г корней в свежем состоянии. Часть пробы фиксировали в 70%-ном этиловом спирте для изучения микоризообразования. Другую часть пробы сушили 48 ч при 60°C для определения элементного состава.

Образцы почв отбирали из почвенных разрезов, которые делали по одному на каждой пробной площади. Образцы отбирали из каждого морфологически выделенного горизонта верхнего корнеобитаемого слоя почвы 0–10 см. В лесных местообитаниях территорий I и II это были подстилка A0 (мощностью 2 см), горизонт AC (мощностью 5 см) и в некоторых случаях верхняя часть горизонта C (до 3 см). В фоновых лесах это были горизонты A0 и A дерново-подзолистых почв. В луговых местообитаниях территорий I и II верхние 10-см части профиля были представлены гумусовым A (2 см) и переходным AC (5 см) горизонтами и верхней частью горизонта C, на фоновых лугах – горизонт A дерново-подзолистых почв.

Анализ микоризы. У *B. pendula* и *P. tremula* с эктомикоризой (обозначение ECM) и видов рода *Pyrola* с арбускулярной (Arb) микоризой при увеличении $\times 40$ регистрировали долю микоризных корневых окончаний. У некоторых корневых окончаний видов с ECM и Arb после заморозки с помощью ротационного микротомы делали срезы толщиной 10–20 мкм и регистрировали наличие микоризных морфологических структур. Морфологические структуры, характерные для арбускулярной микоризы (AM), регистрировали микроскопически ($\times 200$ – 400) на давленных препаратах после мацерации в КОН на водяной бане и окрашивания корней анилиновым синим.

Химический и элементный анализ. Подготовку образцов почвы к анализу и определение основных химических характеристик почв проводили согласно руководствам [27, 28]. Содержание общего органического углерода определяли по Тюрину, общего азота – по Кьельдалю, доступного фосфора (P_2O_5) – по Кирсанову, доступного калия (K_2O) – пламенно-фотометрическим методом, рН – потенциометрическим методом.

Для элементного анализа использовали образцы корней, размолотых до порошкообразного состояния. Содержание C и N определяли в микро-

навесках 3–5 мг с помощью CHNS-анализатора (EURO EA 3000 (EuroVector, Италия); точность определения <0.3%) в лаборатории микроанализа Новосибирского института органической химии им. Н.Н. Ворожцова СО РАН (Россия). Концентрации C и N в каждой пробе корней измеряли в двух аналитических повторностях. Общее число элементно-определений в корнях – 444 для C и 444 для N.

Анализировали четыре характеристики: 1) содержание C (C%) – массовая доля углерода в образце; 2) содержание N (N%) – массовая доля азота в образце; 3) соотношение C/N (= C%/N%); 4) ΔN – разность N% в корнях и измеренного по Кьельдалю N в почве на данной площади. Последний показатель использовали, чтобы характеризовать степень обогащения азотом корней по сравнению с почвой.

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Единицей наблюдения в статистическом анализе было значение признака у вида на пробной площади ($n = 83$; исходные данные – DOI: 10.5281/zenodo.3996905). При некоторых сравнениях использовали дополнительные критерии формирования выборок и число наблюдений было меньше. Чтобы оценить, какие факторы сильнее влияли на элементный состав корней, применяли информационный критерий Акаике (AIC). Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007). При усреднении значений через символ \pm приведена стандартная ошибка (SE), на рисунках дополнительно представлен 95%-ный доверительный интервал (95CI).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав почвы. Верхние слои почв изученных территорий различались по химическому составу (табл. 1): на территории I величина рН верхнего горизонта была на 1.15 ед. сдвинута в щелочную область по сравнению с фоновыми условиями. Также территории различались по содержанию N и P: низкая концентрация N была у почв на территории II, а P – у почв на территории I. Это позволило считать изученные территории тремя разными вариантами эдафических условий и обоснованно использовать вместо географических привязок соответствующие обозначения: “фон”, “I (P_{\min})” и “II (N_{\min})” (см. табл. 1).

Поскольку почвы фоновых территорий и техногенных отвалов были контрастными по общей обеспеченности N и P, сравнение особенностей состава корней на них может быть продуктивно, так как позволяет разделить эффекты, связанные с биоэкологическими особенностями видов и условиями местообитаний.

Таблица 1. Средневзвешенные характеристики химического состава верхнего (0–10 см) слоя почв исследованных территорий

Территория	n	pH _{H2O}	C _{орг}	N _{общ}	P ₂ O ₅	K ₂ O	Обозначение
			%		мг/100 г		
Фоновые территории	4	5.51 ± 0.28	5.25 ± 1.38	0.51 ± 0.16	4.3 ± 1.9	7.8 ± 2.8	Фон
Отвал ВТГРЭС	6	6.66 ± 0.30	5.09 ± 1.24	0.32 ± 0.06	0.4 ± 0.1	26.8 ± 6.0	I (P _{min})
Отвал СУГРЭС	6	5.69 ± 0.09	3.96 ± 1.07	0.15 ± 0.04	3.9 ± 0.2	10.8 ± 2.1	II (N _{min})

Микориза. В корнях всех видов *Pyrola* и *Orthilia* микроскопически подтверждены структуры, характерные для Arб-микоризы (мицелиальные чехлы, сеть Гартига, гифальные кольца внутри клеток корней). Во всех местообитаниях у 59–95% корней *Betula pendula* и *Populus tremula* были структуры, характерные для ЕСМ (мицелиальные чехлы и сеть Гартига). В корнях всех видов трав в фоновых сообществах и на отвалах наблюдали структуры АМ – везикулы и/или арбускулы, в том числе у видов семейств Caryophyllaceae, Polygonaceae и Equisetaceae, редко образующих микоризу. У некоторых особей видов этих семейств структур АМ не обнаружено, но у микоризных особей встречаемость АМ варьировала в диапазоне 6–48%, поэтому группу безмикоризных видов при анализе собственных данных мы не выделяли.

С и N в корнях бобовых растений. Специфику содержания N в корнях наиболее оправданно было ожидать у видов сем. Fabaceae, обычно симбиотизирующих с азотфиксирующими ризобиями. Для проверки этого предположения сравнили содержание С и N в 4 образцах корней Fabaceae и 79 образцах других растений: содержание С в корнях бобовых и небобовых не различалось ($F_{(1;81)} = 0.81$, $P = 0.3701$); содержание N ожидаемо было существенно выше у бобовых ($3.16 \pm 0.25\%$), чем у небобовых ($1.32 \pm 0.03\%$) ($F_{(1;81)} = 180.50$, $P < 0.0001$). Корни бобовых по сравнению с почвой были обогащены N примерно в 3 раза больше, чем корни других растений: у бобовых $\Delta N = 3.00 \pm 0.22\%$, у небобовых $\Delta N = 1.05 \pm 0.03\%$ ($F_{(1;81)} = 171.02$, $P < 0.0001$). Соотношение С/N у бобовых было низким (12.6 ± 0.8), у небобовых – высоким (32.4 ± 0.8) ($F_{(1;81)} = 34.21$, $P < 0.0001$).

Учитывая статистически подтвердившуюся и большую по амплитуде специфику видов Fabaceae по содержанию N в корнях, при последующем анализе закономерностей содержания С и N в корнях эту группу исключили, соответственно объем наблюдений составил 79 измерений.

С и N в корнях растений разных экологических стратегий и с разными типами микоризы. Объемы выборок, характеризующих особенности содержания С и N у растений разных экологических

стратегий, были следующими: S – 9 наблюдений, C – 36, R – 6, CSR – 28; у растений с разными типами микориз объем выборки также были неравномерными: Arб – 7, ЕСМ – 16, АМ – 56. Группы растений, выделяемые по типам экологических стратегий и типам микориз, отчасти взаимосвязаны. В частности, в нашем массиве данных группа S-стратегов – это виды преимущественно с арбутоидной, реже – с арбускулярной микоризой; образцы двух древесных видов с ЕСМ составляют значительную часть наблюдений C-стратегов; группы R- и CSR-стратегов представлены исключительно видами с арбускулярной микоризой. Поэтому сопоставление особенностей содержания С и N в корнях растений разных экологических стратегий и с разными типами микоризы выполнено одновременно (рис. 1).

Виды разных экологических стратегий не различались по содержанию С в корнях (рис. 1а). Содержание N было значимо связано с типом стратегии (рис. 1б; $F_{(3;75)} = 5.92$, $P = 0.0011$). Больше всего N было в корнях стресс-толерантов ($1.59 \pm 0.08\%$), а меньше всего – в корнях конкурентов ($1.24 \pm 0.04\%$). Соответственно соотношение С/N также значимо связано с типом стратегии (рис. 1в; $F_{(3;75)} = 6.68$, $P = 0.0005$): самое низкое – у стресс-толерантов (25.6 ± 1.7), а самое высокое – у конкурентов (35.1 ± 1.0). Относительное обогащение корней N по сравнению с почвой также значимо различалось у видов разных стратегий: значения ΔN были наименьшими у C-видов ($0.94 \pm 0.05\%$) и наибольшими – у S- и R-видов (1.19 ± 0.11 и $1.27 \pm 0.14\%$ соответственно). Таким образом, содержание общего азота в корнях не сильно, но различалось у растений разных экологических стратегий: наиболее контрастно – у конкурентов и стресс-толерантов и в меньшей степени – у конкурентов и рудералов.

Виды растений с разными типами микоризы различались по общему содержанию С в корнях ($F_{(2;76)} = 9.38$, $P = 0.0002$): в корнях ЕСМ-деревьев его было больше ($43.94 \pm 0.50\%$), чем в корнях видов с микоризой Arб ($39.25 \pm 0.91\%$) и АМ (40.26 ± 0.47). Содержание N было значимо ($F_{(2;76)} = 7.25$, $P = 0.0012$) выше в корнях видов с Arб-микоризой

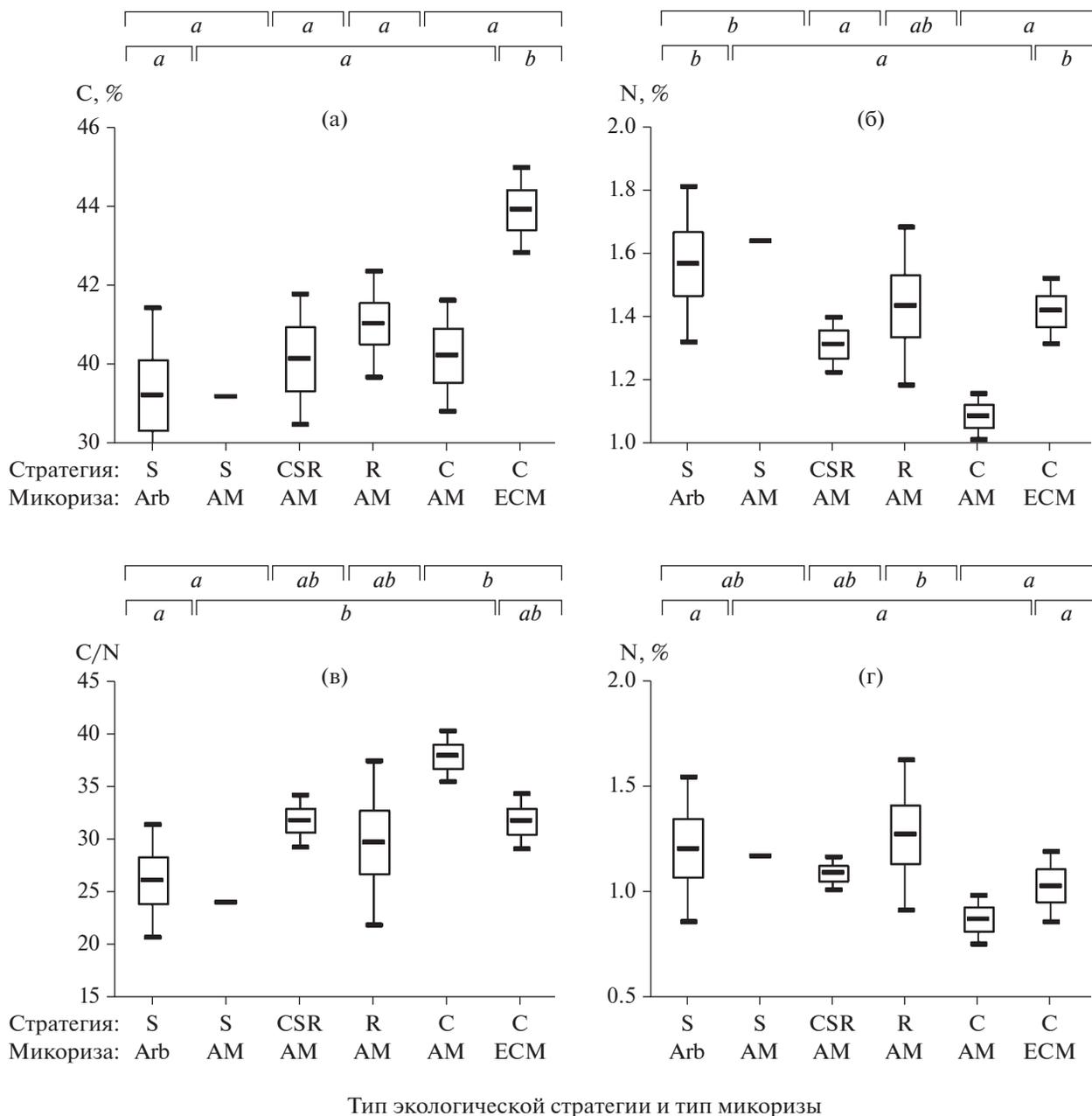


Рис. 1. Содержание углерода (а) и азота (б) в корнях, их соотношение (в) и разность между содержанием азота в корнях и почве (г) у растений разных экологических стратегий (S, CSR, R, C) и с разными типами микорризы (Arb, AM, ECM): среднее арифметическое, $\pm SE$, $\pm 95CI$. В одном случае (S-стратегия с AM) SE и 95CI не приведены из-за малого ($n = 2$) объема наблюдений. Буквенными индексами сверху диаграмм показаны гомогенные по критерию Тьюки значения при группировке по типам экологических стратегий и типам микорризы.

(1.57 ± 0.10), чем в корнях AM-видов (1.26 ± 0.03). Соотношение C/N было низким у видов с Arb-микорризой ($26.1 \pm 2.2\%$) и более высоким (31–33%) у AM- и ECM-видов. Значения ΔN в зависимости от типа микорризы в нашем массиве измерений не различались.

С и N в корнях растений в разных условиях. Содержание С и N в тонких корнях растений продемонстрировало экологическую изменчивость,

т.е. изменчивость в зависимости от условий территории (фон, P_{\min} или N_{\min}) и/или местообитаний (лесных и луговых). Содержание углерода изменялось только между разными территориями, возможно, в связи с их эдафическими условиями (рис. 2а). В двухфакторном ANOVA получены следующие эффекты: $F_{\text{территория}(2;73)} = 7.54$, $P = 0.0011$; $F_{\text{местообитание}(1;73)} = 0.43$, $P = 0.5154$. Повышенное содержание С в корнях ($42.94 \pm 0.48\%$) было на

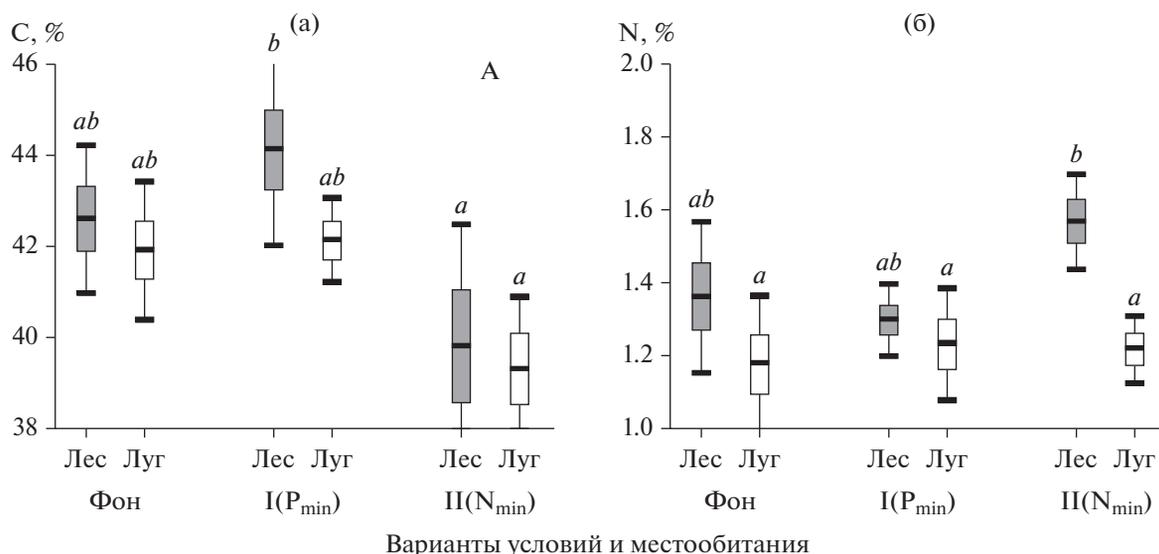


Рис. 2. Содержание углерода (а) и азота (б) в корнях растений на территориях с разными вариантами условий (Фон, I (P_{min}) и II (N_{min})) в лесных (серые фигуры) и луговых (белые фигуры) местообитаниях: среднее арифметическое, \pm SE, \pm 95CI. Буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Тьюки значения.

территории I на почвах с низким содержанием P, низкое ($39.51 \pm 0.66\%$) — на территории II на почвах с низким содержанием N. Содержание N изменялось только между лесными и луговыми местообитаниями. В двухфакторном ANOVA были получены следующие эффекты: $F_{\text{территория}(2;73)} = 2.59$, $P = 0.0821$; $F_{\text{местообитание}(1;73)} = 15.15$, $P = 0.0002$. Во всех условиях у растений, собранных в лесных местообитаниях, азота в корнях было больше, чем у растений, собранных на лугах (рис. 2б), а среднее содержание N составило: лесные растения/образцы — $1.44 \pm 0.04\%$, луговые — $1.22 \pm 0.03\%$.

Сопоставление факторов, влияющих на содержание C и N в корнях. В качестве причины изменчивости содержания C и N в корнях анализировали, во-первых, биоэкологические особенности растений, их групп и, во-вторых, экологические особенности местообитаний. Для соответствующих однофакторных (“способность к симбиотической азотфиксации”, “тип микоризы”, “экологическая стратегия”) и двухфакторных (“условия \times местообитания”) объяснений рассчитали AIC (табл. 2; использовали полный массив оценок — $n = 83$). В отношении всех характеристик содержания N наибольшая объясняющая ценность установлена для способности к симбиотической азотфиксации, поскольку для этого фактора значения AIC минимальны. Вторая по значимости причина изменчивости состава N корней — изменчивость между территориями и местообитаниями. Основная причина изменчивости содержания C в корнях в нашем массиве данных — тип микоризы.

Соотношение C/N в листьях и корнях. Для оценки особенностей элементного состава листьев и корней использовали данные из работы [24], в которой приведены сведения о химическом составе листьев 73 видов растений Среднего Урала. Для сопоставления мы выбрали интегральную характеристику C/N. Публикация [24] основана на сравнении групп растений с разными экологическими стратегиями. Все неосновные стратегии (CR, CS, SR, CSR) объединили в одну группу CSR-видов. На основании литературных сведений все 73 вида классифицировали по типам корневых симбиозов, понимая под ними тип микоризы, дополненный группой растений с азотфиксирующим ризобияльным симбиозом (обозначение — Nf). При этом и виды из нашего массива оценок, и виды из работы [24], помимо типов микоризы Arb, ECM и AM, относили еще к одной группе — факультативно микоризным или безмикоризным видам (poM-AM). Сюда отнесли виды семейств, в которых часто встречаются немикоризные растения: Alismataceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Equisetaceae, Polygonaceae. Виды с орхидными и эрикоидными микоризами в анализ не включали.

У стресс-толерантов соотношение C/N в корнях и листьях одинаковое, но у растений других стратегий в корнях оно более широкое, чем в листьях (рис. 3а): среднее соотношение C/N в корнях составляет 31.8 ± 0.9 , а в листьях — 17.6 ± 0.9 . На одинаковое число атомов углерода число атомов азота в листьях выше, чем в корнях, в 2.0 раза у C-видов, в 2.8 раза — у R-видов и в 1.8 раза — у CSR-видов. Аналогичная картина видна при клас-

Таблица 2. Качество объяснения (значения *AIC*) изменчивости характеристик содержания С и N в корнях разными факторами

Признак	Факторы и число степеней свободы в полной модели			
	условия × местообитания (<i>df</i> = 5)	способность к симбиотической азотфиксации (<i>df</i> = 1)	тип микоризы (<i>df</i> = 2)	экологическая стратегия (<i>df</i> = 3)
Весь массив видов с Fabaceae (<i>n</i> = 83)				
Содержание С	434.26	443.42	427.64	440.92
Содержание N	107.08	18.43	116.74	110.52
Отношение С/N	559.33	551.02	578.45	566.69
ΔN	105.82	33.15	128.31	120.10
Массив видов без Fabaceae (<i>n</i> = 79)				
Содержание С	417.05	Не оценивалось	410.00	422.96
Содержание N	-6.57	»	-0.68	-1.68
Отношение С/N	508.80	»	522.20	513.69
ΔN	-8.70	»	28.18	19.40

сификации растений по способам корневого питания (рис. 3б): одинаковое соотношение С/N в корнях и листьях установлено у Arb- и Nf-видов, а у AM- и поM-AM-видов в корнях оно в 1.9–2.6 раза больше, чем в листьях.

ОБСУЖДЕНИЕ

На фоне глобальных обобщений о закономерностях содержания углерода и азота в растениях [18–21] наши результаты имеют локальный и уточняющий характер. Они позволяют дать неза-

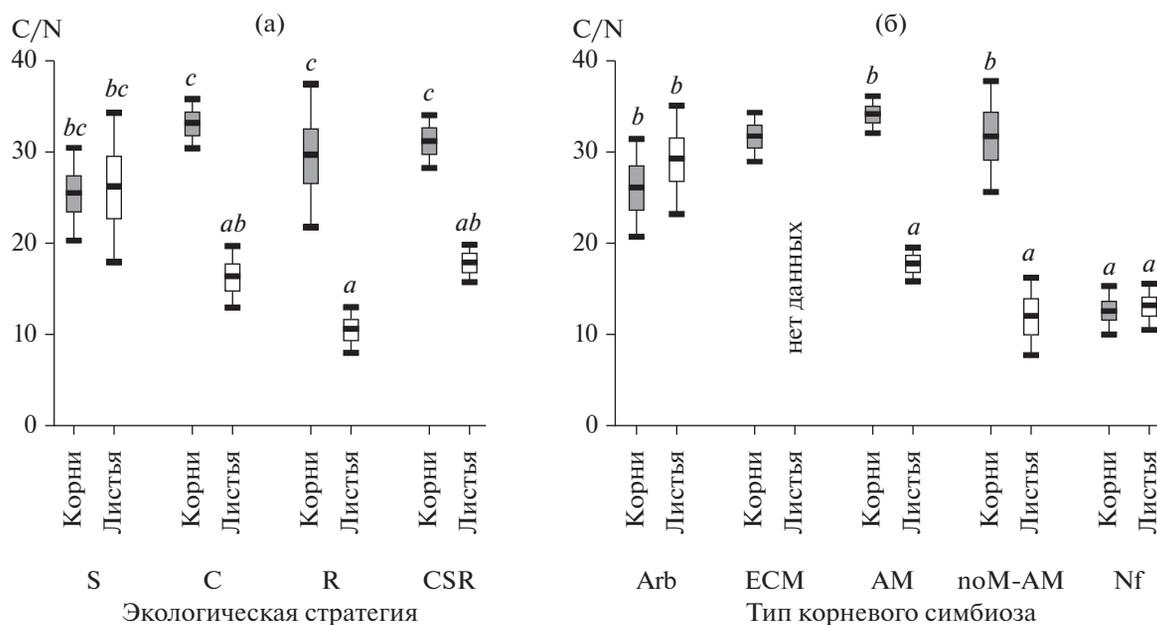


Рис. 3. Соотношение С/N в корнях (серые фигуры; наши данные) и листьях (белые фигуры; по [24]) у растений Среднего Урала разных экологических стратегий (а) и с разными типами почвенного питания (б); при проведении ANOVA и расчете значений критерия Тьюки группа ECM-видов была исключена; среднее арифметическое, ±SE, ±95CI. Буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Тьюки значения.

висимую оценку относительной важности влияния на соотношение C/N в растениях внешних условий и таких внутренних факторов, как филогенетические и функциональные особенности групп видов. Этот вопрос важен для адекватного моделирования и прогнозирования реакции растительных систем на глобальные изменения [19].

На одном из золоотвалов с ситуацией P_{\min} обеспеченность почвы P примерно в 3 раза меньше нижней границы естественного регионального диапазона, который составляет 1.5–12.9 мг $P_2O_5/100$ г [29, 30]. На другом отвале с ситуацией N_{\min} обеспеченность почвы N была меньше, чем нижняя граница естественного регионального диапазона, который составляет 0.21–0.35% $N_{\text{общ}}$ [29, 30]. Таким образом, территории, на которых мы проводили наблюдения, действительно контрастны по эдафическим условиям. Несмотря на это, основная причина варьирования N (характеристики $N\%$, C/N и ΔN) в корнях в нашем массиве данных — это различия между видами, способными и не способными к симбиотической азотфиксации, т.е. между видами семейства *Fabaceae* и всеми остальными. Особенности условий в разных местообитаниях — вторая по значимости причина изменчивости содержания N . Со способностью к симбиотической азотфиксации связано 55–90% изменчивости характеристик $N\%$, C/N и ΔN ; с различиями между местообитаниями — 1–10%; суммарно с типом микоризы и экологической стратегией — 1–8%. Следовательно, таксономический/филогенетический сигнал в изменчивости содержания N в тонких корнях преобладает. Близкая амплитуда содержания N — до 10 раз между разными видами — установлена при сравнении изменчивости содержания C и N в других локальных местообитаниях [19]. По-видимому, экологическая компонента изменчивости содержания C и N может быть ведущей при небольшой генотипической вариативности [31].

Изменчивость средних оценок содержания C и N между разными территориями и местообитаниями обусловлена не только условиями среды. Списки и соответственно экологические свойства изученных видов на разных территориях и в разных местообитаниях были разными. Следовательно, какая-то доля изменчивости, которую мы трактуем как экологическую, обусловлена особенностями таксонов растений.

Содержание C в первую очередь определяется типом микоризы (порядка 20% изменчивости признака) и во вторую — внешними условиями (порядка 15% изменчивости). Особенности содержания $C\%$ в корнях у растений с разными типами микоризы или у растений разных жизненных форм, что в нашем случае одно и то же, такие же, как в листьях [10]: у *AM*-трав — $C\%$ относительно мало, а у *ECM*-деревьев — относительно

много. Количество $C\%$, как правило, связывают с конструкционной ценой органов [32], и в этом отношении распределение $C\%$ у растений с разными микоризами (= разными жизненными формами) объяснимо: много углерода и соответственно высокая конструкционная цена — у долгоживущих корней деревьев, и относительно меньше C и цена — у относительно короткоживущих корней трав.

Содержание N — характеристика метаболической активности ткани или органа [33], положительно коррелирующая со скоростью роста [34]. В листьях $N\%$ возрастает от видов с эрикоидной микоризой к эктомикоризным деревьями и далее к арбускулярно микоризным деревьям и травам [10]. Виды с арбускулярной микоризой в работе [10] отсутствовали, однако структурно и функционально *Arb*-микориза ближе всего к *ECM* [35]. В корнях последовательность возрастания $N\%$ другая: *AM*—*ECM*—*Arb*. Специфика содержания N в корнях по сравнению с листьями видна также при группировке видов по экологическим стратегиям: в листьях $N\%$ возрастает в ряду *S*—*C*—*R*, а в корнях — в ряду *C*—*R*—*S*. Корни стресс-толерантных растений как с арбускулярной микоризой, так и с арбускулярной богаты азотом, несмотря на низкую относительную скорость роста этих растений.

У азотфиксирующих бобовых и *S*-стратегов в листьях и корнях соотношение C/N одинаковое, а у *C*- и *R*-стратегов корни относительно обеднены N по сравнению с листьями. Таким образом, растения с разными экологическими стратегиями по-разному перераспределяют ресурсы между надземными и подземными органами не только в отношении общей биомассы органов [36] и не только в отношении ресурсов, выделяемых для поддержки корневых симбионтов [37], но и, по-видимому, в отношении C/N . Известно, что высокие инвестиции в подземные органы, оцениваемые по их относительной массе, характерны для *S*-стратегов, а низкие — для *R*-стратегов [36]. О больших инвестициях в корни также свидетельствует установленное равенство C/N в листьях и корнях *S*-стратегов. Соответственно сильная обедненность тканей корней азотом у *R*-стратегов подтверждает низкие инвестиции в корни у этих растений. Таким образом, не исключено, что обедненность корней арбускулярно микоризных *C*-стратегов и часто факультативно микоризных или безмикоризных *R*-стратегов азотом — это часть общего комплекса особенностей их строения. Делать подобные заключения на основании косвенных сравнений, как это сделано выше, преждевременно. Обоснованно можно лишь сформулировать предположение, требующее дальнейшей проверки. Можно также отметить, что возрастание $N\%$ в корнях в ряду *C*—*R*—*S*-видов соответствует общей закономерности увеличения

концентрации питательных веществ с уменьшением размера растения [19].

Исследования взаимосвязи между химическими свойствами листьев и корней растений показали скоррелированное изменение содержания азота у корней и листьев [3, 16]. Важная особенность строения тонких корней по сравнению с листьями состоит в том, что их структура часто оптимизирована не для самостоятельного осуществления поглотительных функций, а для размещения симбионтов и эффективного взаимодействия с ними [38, 39]. В тонких корнях эктомикоризных деревьев грибной симбионт может занимать 20% объема и более [11, 40], а в корнях трав с арбускулярной микоризой – до 3–17% [11]. Поскольку среднее соотношение C/N в грибном мицелии 18 : 1 [41], а в растениях оно шире – от 18 : 1 [25] до 25 : 1–36 : 1 [3, 10, 42], то большое обилие грибного мицелия в корнях может приводить к снижению C/N. Высокое содержание N в корнях изученных *Pyrola* spp. может быть связано с особым взаимодействием симбионтов в арбускулярной микоризе, в отношении которого дискутируется микогетеротрофный характер [35], что сопровождается высокой ферментативной активностью тканей корня [33]. Другой возможной причиной особенности элементного состава корней может быть их специализация как запасующих органов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате сопоставления факторов содержания C и N в тонких корнях растений с разными экологическими стратегиями и типами корневых симбиозов в контрастных эдафических условиях удалось установить внутренне непротиворечивые закономерности, согласующиеся с основными современными представлениями об отношении C/N растений. Ведущие факторы содержания C и N в тонких корнях различны, но в обоих случаях они характеризуют особенности корневых симбиозов или тип почвенного питания. Для содержания C определяющее значение имеет тип микоризы, для содержания N – принадлежность вида к семейству Fabaceae или способность к симбиотической азотфиксации. На втором месте по степени влияния на содержание C и N – экологические особенности местообитаний, на третьем – тип экологической стратегии Раменского–Грайма. Хотя функциональные особенности видов, интегрально выраженные в типах экологических стратегий и типах микориз, не сильно влияли на содержание C и N, эти эффекты были значимы. По нашему мнению, они заслуживают особого внимания. Это связано с тем, что большое содержание N у бобовых – тривиальный, легко предсказуемый результат. Установленные особенности изменчивости C/N, связанные с условиями среды, имеют локальное значе-

ние и в наши задачи не входило содержательно интерпретировать эти эффекты. Но эффекты, связанные с особенностями накопления C и N в корнях видов разных экологических стратегий и с разными типами микориз, имеют относительно высокую общность. Основной результат работы можно резюмировать так: закономерности накопления N в корнях растений разных стратегий с разными типами микориз не полностью повторяют закономерности накопления N в листьях. Это открывает новые возможности для поиска общих особенностей приспособления растений к абиотическим условиям и биотическим взаимодействиям.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 18-04-00714: полевые и аналитические работы; обобщение данных) и частично в рамках выполнения темы государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (AAAA-A19-119031890084-6, обобщение данных).

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ruess R.W., Van Cleve K., Yarie J. et al. Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior // *Can. J. For. Res.* 1996. V. 26. № 8. P. 1326–1336.
2. Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control // *New Phytol.* 2012. V. 193. P. 30–50.
3. Tjoelker M.G., Craine J.M., Wedin D. et al. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species // *New Phytol.* 2005. V. 167. P. 493–508.
4. Салпагарова Ф.С., ван Логтестайн Р., Онищенко В.Г. и др. Содержание азота в тонких корнях и структурно-функциональные адаптации высокогорных растений // *Журн. общ. биол.* 2013. Т. 74. № 3. С. 190–200.
5. Roumet C., Birouste M., Picon-Cochard C. et al. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economic spectrum related to carbon economy // *New Phytol.* 2016. V. 210. P. 815–826.
6. Valverde-Barrantes O.J., Freschet G.T., Roumet C. et al. A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants // *New Phytol.* 2017. V. 215. № 4. P. 1562–1573.
7. Clark R.B., Zeto S.K. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants // *J. Plant Nutr.* 2000. V. 23. P. 867–902.
8. Wright S.F., Upadhyaya A., Buyer J.S. Comparison of N-linked oligosaccharides of glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi and soils by capillary electrophoresis // *Soil Biol. Biochem.* 1998. V. 30. № 13. P. 1853–1857.
9. Rygielwicz P.T., Andersen C.P. Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground // *Nature.* 1994. V. 369. № 6475. P. 58–60.

10. *Cornelissen J.H.C., Aerts R., Cerabolini B.* et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. V. 129. № 4. P. 611–619.
11. *Langley J.A., Hungate B.A.* Mycorrhizal controls on belowground litter quality // *Ecology*. 2003. V. 84. № 9. P. 2302–2312.
12. *Langley A.J., Chapman S.K., Hungate B.A.* Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: the post-mortem fungal legacy // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. № 8. P. 955–959.
13. *Бетехтина А.А., Некрасова О.А., Дергачева М.И.* и др. Разложение корней луговых и лесных растений в зольном субстрате отвалов электростанций: лабораторный эксперимент // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2020. № 3. С. 318–324.
14. *Wurzburger N., Brookshire E.N.J.* Experimental evidence that mycorrhizal nitrogen strategies affect soil carbon // *Ecology*. 2017. V. 98. № 6. P. 1491–1497.
15. *Frey S.D.* Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2019. V. 50. P. 237–259.
16. *Craine J.M., Fargione J., Sugita S.* Supply pre-emption, not concentration reduction, is the mechanism of competition for nutrients // *New Phytol.* 2005. V. 166. P. 933–942.
17. *Reich P.B.* The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto // *J. Ecol.* 2014. V. 102. P. 275–301.
18. *Wang G.* Leaf trait co-variation, response and effect in a chronosequence // *J. Veg. Sci.* 2007. V. 18. № 4. P. 563–570.
19. *Elser J.J., Fagan W.F., Kerkhoff A.J.* et al. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change // *New Phytol.* 2010. V. 186. № 3. P. 593–608.
20. *He M., Dijkstra F.A., Zhang K.* et al. Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability // *Sci. Rep.* 2014. V. 4. P. 1–7.
21. *Tang Z., Xu W., Zhou G.* et al. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China’s terrestrial ecosystems // *Proc. Natl. Acad. Sci USA*. 2018. V. 115. № 16. P. 4033–4038. <https://doi.org/10.1073/pnas.1700295114>
22. *Read D.J.* Mycorrhizas in ecosystems // *Experientia*. 1991. V. 47. № 4. P. 376–391.
23. *Ахметжанова А.А., Онопченко В.Г., Эльканова М.Х.* и др. Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // *Журн. общ. биол.* 2011. № 5. С. 388–400.
24. *Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х.* Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // *Экология*. 2001. № 4. С. 243–251. [*Pyankov V.I., Ivanov L.A., Lambers H.* Chemical composition of the leaves of plants with different ecological strategies from the boreal zone // *Rus. J. Ecol.* 2001 V. 32. № 4. P. 221–229. doi 10.1023/A:1011354019319]
25. The Plant List [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 30.04.2020).
26. *McCormack M.L., Dickie I.A., Eissenstat D.M.* et al. Redefining fine roots improves understanding of belowground contributions to terrestrial biosphere processes // *New Phytol.* 2015. V. 207. № 3. P. 505–518.
27. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 478 с.
28. Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Воробьева Л.А. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
29. *Фирсова В.П., Ржанникова Г.К.* Почвы южной тайги Урала и Зауралья // *Труды ИЭРиЖ УНЦ СССР. Свердловск*, 1972. Вып. 85. С. 3–83.
30. *Гафуров Ф.Г.* Почвы Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. 396 с.
31. *Agren G.I., Weih M.* Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype // *New Phytol.* 2012. V. 194. P. 944–952.
32. *Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х.* Конструкционная цена растительного материала у видов бореальной зоны с разными типами экологических “стратегий” // *Физиол. раст.* 2001. Т. 48. № 1. С. 81–88.
33. *Reich P.B., Tjolkner M.G., Pregitzer K.S.* et al. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants // *Ecol. Letters*. 2008. V. 11. P.793–801.
34. *Wright L.G., Reich P.B., Westoby M.* et al. The world-wide leaf economics spectrum // *Nature*. 2004. V. 428. P. 821–827.
35. *Смит С.Э., Рид Д.Дж.* Микоризный симбиоз. М., 2012. 776 с.
36. *Пьянков В.И., Иванов Л.А.* Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // *Экология*. 2000. № 1. С. 3–10. [*Pyankov V.I., Ivanov L.A.* Biomass allocation in boreal plants with different ecological strategies // *Rus. J. Ecol.* 2000. V. 31. № 1. P. 1–7. doi 10.1007/BF02799718]
37. *Бетехтина А.А., Веселкин Д.В.* Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // *Экология*. 2011. № 3. С. 176–183. [*Betekhtina A.A., Veselkin D.V.* Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals // *Rus. J. Ecol.* 2011. V. 42. № 3. P. 192–198. doi 10.1134/S1067413611030040]
38. *Проворов Н.А.* Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // *Журн. общ. биол.* 2009. Т. 70. № 1. С. 10–34.
39. *Betekhtina A.A., Veselkin D.V.* Mycorrhizal and non-mycorrhizal dicotyledonous herbaceous plants differ in root anatomy: evidence from the Middle Urals, Russia // *Symbiosis*. 2019. V. 77. № 2. P. 133–140.
40. *Веселкин Д.В.* Соотношение объемов гриба и древесных тканей в эктомикоризных корнях хвойных: сравнение двух массивов измерений // *Лесоведение*. 2015. № 2. С. 70–76.
41. *Zhang J., Elser J.J.* Carbon: nitrogen: phosphorus stoichiometry in fungi: a meta-analysis // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. № 1281. P. 1–9.
42. *Elser J.J., Fagan W.F., Denno R.F.* et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs // *Nature*. 2000. V. 408. P. 578–580.

ИЗМЕНЕНИЕ ФИТОГОРМОНАЛЬНОГО СТАТУСА КРАСНОЙ ЯПОНСКОЙ СОСНЫ ПОСЛЕ АВАРИИ НА АЭС ФУКУСИМА

© 2021 г. С. В. Битаршвили^а, С. А. Гераськин^а, В. И. Йощенко^б, А. А. Празян^а, К. Нанба^{б,с}

^аВсероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии,
Россия 249032 Обнинск, Киевское шоссе, 109-й км

^бInstitute of Environmental Radioactivity at Fukushima University, 1 Kanayagawa, Fukushima, 960-1296, Japan

^сFaculty of Symbiotic Systems Science at Fukushima University, 1 Kanayagawa, Fukushima, 960-1296, Japan

*e-mail: bitarishvili.s@gmail.com

Поступила в редакцию 27.05.2020 г.

После доработки 26.06.2020 г.

Принята к публикации 03.07.2020 г.

После аварии на АЭС Фукусима у молодых сосен была обнаружена повышенная частота нарушений апикального доминирования. Наиболее вероятно, что обнаруженные морфозы связаны с повреждением апикальных меристем хвойных растений в результате облучения и изменением их фитогормонального статуса. Для проверки этой гипотезы в популяциях красной японской сосны с территорий, загрязненных радионуклидами в результате аварии на АЭС Фукусима, была оценена частота морфозов, связанных с нарушением апикального доминирования, и содержание основных классов фитогормонов: индолилуксусной кислоты (ИУК), индолилмасляной кислоты (ИМК), зеатина, гибберелловой кислоты (ГК) и абсцизовой кислоты (АБК). Концентрации фитогормонов в хвое молодых деревьев (5–8 лет) определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Впервые показано, что хроническое радиационное воздействие изменяет соотношение основных классов фитогормонов в хвое красной японской сосны: повышает концентрации ИУК, зеатина и АБК и снижает концентрации ГК. Полученные результаты позволили объяснить феномен повышенной частоты появления нарушений апикального доминирования в популяциях молодых хвойных деревьев из района аварии на АЭС Фукусима.

Ключевые слова: авария на АЭС Фукусима, хроническое облучение, *Pinus densiflora*, апикальное доминирование, фитогормоны

DOI: 10.31857/S0367059721020049

Произошедшей 11 марта 2011 г. аварии на АЭС Фукусима-1 присвоен максимальный 7-й уровень опасности по шкале INES МАГАТЭ. В результате взрывов на энергоблоках произошел выброс радиоактивных материалов, повлекший за собой загрязнение значительной территории. Основной вклад в радиоактивные выпадения вносили ^{129m}Te, ¹³²Te, ¹²⁹I, ¹³¹I, ¹³³I, ¹³⁴Cs, ¹³⁶Cs и ¹³⁷Cs [1]. Из перечисленных радионуклидов в отдаленный период после аварии основную опасность представляет ¹³⁷Cs, длительный период полураспада которого (30 лет) осложняет оценку экологических последствий аварии и предполагает долгосрочное воздействие на окружающую среду. Тяжелые радиационные аварии предоставляют уникальную возможность изучения механизмов адаптации природных популяций к хроническому радиационному воздействию в естественной среде их обитания.

Большая часть загрязненной территории покрыта лесами [2]. Ранее в ходе обследования за-

грязненных радионуклидами районов в популяциях ели [3] и сосны [4] была обнаружена повышенная частота морфозов, связанных с нарушением апикального доминирования. Преобладающая часть аномалий обнаружена у молодых деревьев на второй год после аварии, у взрослых деревьев морфозов не обнаружено. У поврежденных деревьев главная ось ствола прекращала рост, боковые побеги интенсивно развивались. У части поврежденных деревьев наблюдалось восстановление апикального доминирования: один из верхних побегов занимал лидирующее положение, рост других подавлялся.

Коррелятивные процессы у растений, а также адаптивные реакции на стресс находятся под контролем гормональной системы [5]. Наиболее вероятно, что обнаруженные морфозы связаны с повреждением в результате облучения апикальных меристем хвойных растений и изменением их фитогормонального статуса. Для проверки этой гипотезы в популяциях красной японской

Таблица 1. Мощность амбиентной дозы в воздухе и доля деревьев с морфозами на экспериментальных участках

Участок	Описание	Координаты	Мощность дозы, мкЗв/ч	Доля деревьев с морфозами
<i>F</i>	Университетский городок, склон холма	37.682921 N, 140.456635 E	0.25 ± 0.05	0.14 ± 0.04
<i>Ак</i>	Заброшенное рисовое поле	37.411508 N, 140.960887 E	3.4 ± 0.1	0.52 ± 0.11*
<i>T</i>	Заброшенный сельскохозяйственный участок	37.553270 N, 140.786833 E	3.5 ± 0.3	0.42 ± 0.07*
<i>S</i>	Бывшая спортивная площадка	37.562330 N, 140.768256 E	3.7 ± 0.4	0.45 ± 0.06*
<i>O</i>	Пологий склон вдоль дороги возле заброшенного спорткомплекса	37.411911 N, 140.994318 E	6.4 ± 0.4	0.42 ± 0.06*

* Различия статистически значимы по сравнению с контрольными величинами, $p < 0.05$, *U*-тест.

сосны с территорий, загрязненных радионуклидами в результате аварии на АЭС Фукусима, была оценена частота морфозов, связанных с нарушением апикального доминирования, и содержание основных классов фитогормонов в хвое хронически облучаемых деревьев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. Красная японская сосна (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.) широко распространена на территории Японии. Она характеризуется высокой радиочувствительностью и является одним из референтных видов, рекомендованных Международной комиссией по радиационной защите для оценки последствий облучения [6].

Характеристика участков, пробоотбор. В мае 2019 г. были заложены 4 экспериментальных участка: *Akibadai (Ak)*, *Tsushima Farm (T)*, *Tsushima School (S)*, *Okuma (O)* на территории, подвергшейся радиоактивному загрязнению в результате аварии на АЭС Фукусима. Контрольный участок располагался на территории Фукусимского университета (*F*). Участки характеризовались сходными условиями произрастания и почвенными характеристиками, но различались уровнем хронического облучения (табл. 1).

Средний возраст деревьев на момент отбора проб составлял 5–8 лет. В популяциях выделяли нормальные (*N*), аномальные (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленные (*R*) деревья. Доля аномальных деревьев в популяции приведена в табл. 1. Мощность амбиентной дозы в воздухе измеряли на высоте 1 м с помощью дозиметра PDR-111 (Hitachi-Aloka Medical, Япония). Мощность дозы оценивали 5–7 раз под каждым деревом, с которого отбирали пробы. На каждом участке отбирали двухлетнюю хвою с деревьев на высоте 1–2 м от земли. Хвою замораживали в жидком азоте и лиофилизировали.

Анализ содержания фитогормонов. Оценивали концентрации основных классов фитогормонов:

2 представителей ауксинов (индолилуксусная кислота (ИУК) и индолилмасляная кислота (ИМК)), зеатина, абсцизовой (АБК) и гибберелловой (ГК) кислот методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Для этого была модифицирована методика выделения и определения концентраций фитогормонов методом ВЭЖХ, ранее апробированная на ячмене [7].

Пробоподготовка. Лиофилизированный материал массой 250 мг гомогенизировали в жидком азоте. К гомогенату добавляли 1.5 мл подкисленного до pH 3.5 80%-ного метанола (HPLC Gradient Grade, T.J. Baker, Нидерланды), охлажденного до 4°C. Для уменьшения окислительной деградации фитогормонов во время экстракции добавляли антиокислители: 100 мкл 0.1%-ного раствора динатриевой соли этилендиаминтетрауксусной кислоты, 100 мкл 0.1%-ного раствора 2-меркаптоэтанола. Пробирки с суспензией помещали в холодильник на мини-шейкер 3D типа “Sunflower” (Biosan, Латвия) на 30 мин. Далее суспензию центрифугировали 5 мин при 14500 об./мин на мини-центрифуге MiniSpin (Eppendorf, Германия), надосадочную жидкость отделяли, осадок отбрасывали.

Твердофазная экстракция (ТФЭ). Для очистки экстракта проводили ТФЭ на приборе VacMaster-20 (Biotage, Норвегия) с использованием SPE колонок Biotage – ISOLUTE C18 (1 мл). Для сольватации колонки через нее пропускали 1 мл метанола, для уравнивания – 1 мл 0.1%-ного раствора уксусной кислоты. Ультрарастая вода приобретена у компании Panreac. Твердофазную экстракцию проводили при давлении 0.35 бар. На этапах активации скорость потока через колонку, регулируемая запорным краном установки, составляла 0.5 мл/мин. Далее в колонку порционно вводили весь объем супернатанта, уменьшив скорость потока до 0.2 мл/мин. Очищенную фракцию собирали в вials.

Условия ВЭЖХ. Качественный и количественный анализ экстрактов проводили на высокоэффективном жидкостном хроматографе Shimadzu

LC-30 Nexera (Япония) с диодно-матричным детектором SPD-M20A (Shimadzu). Данные обрабатывали с помощью программного обеспечения Lab Solutions (Shimadzu). В аналитическую колонку с обращенной фазой C18 (Shim-pack XR-ODSII, 2 мкм, диаметр 3.0 мм, длина 100 мм, Shimadzu) вводили 10 мкл экстракта. Начальные условия: растворитель (А) – метанол; растворитель (В) – 0.1%-ный раствор уксусной кислоты (10 : 90). Температура термостата колонки составляла 35°C, скорость потока – 0.3 мл/мин в течение всего времени разделения. Для разделения пяти фитогормонов были подобраны оптимальные условия градиентного элюирования (табл. 2). Для устранения возможных инструментальных ошибок измерения каждый образец анализировали дважды.

Для идентификации и количественного анализа применяли метод внешних стандартов, основанный на соотношении пиков проб и стандартов. Для построения калибровочных графиков использовали стандарты фитогормонов, полученные от Sigma-Aldrich (США). Стандарты разводили в метаноле в концентрациях 5–5000 мкгМ. Время удерживания составило для зеатина (272 нм) – 10.82 мин; для ГК (253 нм) – 16.42 мин; для ИУК (277 нм) – 23.61 мин; для АБК (259 нм) – 35.96 мин; для ИМК (220 нм) – 40.65 мин.

Статистический анализ данных. Экспериментальные данные анализировали методами непараметрической статистики с помощью программ MS Excel и STATISTICA. Статистическую значимость различий оценивали с помощью *U*-теста Манна-Уитни. На рисунках представлены минимальные значения, первые квартили (*Q1*), медианы (*M*), третьи квартили (*Q3*) и максимальные значения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из приведенных в табл. 1 данных о частоте морфозов, связанных с нарушением апикального доминирования в исследуемых популяциях, следует отсутствие связи этого показателя с мощностью AMBIENTНОЙ ДОЗЫ на участках ($r = 0.7, p > 0.05$). Тем не менее частота данного типа морфозов статистически значимо превышает контрольный уровень на всех загрязненных радионуклидами участках. Следует также отметить, что в ходе обследования популяций в 2014–2016 гг. статистически значимая связь частоты встречаемости морфозов с уровнем радиационного воздействия на момент обследования также не была обнаружена [4]. Как и в нашем случае, максимальная частота морфозов отмечена на участке *Akibadai*, уровень радиационного воздействия на котором в момент обследования был гораздо ниже, чем на участке *Okuma*. При оценке последствий радиационного воздействия в популяциях *Akibadai* и

Таблица 2. Режим градиентного элюирования для анализа фитогормонов методом ВЭЖХ

Время, мин	Растворитель А (метанол), %	Растворитель В (0.1%-ная уксусная кислота), %
0.01	10	90
7	20	80
10	30	70
25	35	65
35	45	55
50	95	5
60	10	90
65.1	Stop	Stop

Okuma, помимо мощности дозы, необходимо учитывать распределение деревьев по возрастам: в первой популяции большинство деревьев появилось в 2011 г., а во второй – в 2012–2013 гг. С учетом того, что в 2011 г. поглощенные деревьями дозы были гораздо больше, чем в 2012–2013 гг. [1], становится понятно, почему в популяции *Akibadai* частота встречаемости морфозов выше, чем в популяции *Okuma*. Если же радиационное воздействие на популяцию оценивать с учетом возрастной структуры составляющих ее деревьев, как это было сделано в работе [4], то корреляция между частотой морфозов и уровнем радиационного воздействия становится статистически значимой. Этот пример подчеркивает важность учета доз, полученных деревьями в первый период аварии, при оценке отдаленных последствий радиационного воздействия.

У сосен из хронически облучаемых популяций обнаружен статистически значимый ($r = 0.95, p < 0.05$) рост содержания основного ауксина растений ИУК с увеличением мощности дозы (рис. 1). Содержание другого ауксина (ИМК) не изменялось. Выявлено увеличение уровней зеатина на трех самых загрязненных участках – *T* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.0002$), *S* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.00009$) и *O* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.01$) и снижение ГК на этих же участках – *T* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.0002$), *S* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.002$), *O* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.049$). Содержание основного стрессового гормона АБК в хронически облучаемых популяциях сосны было увеличено на участках *T* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.000006$) и *S* (*U*-тест, $n = 36, p = 0.0007$) по сравнению с контрольным. Выявлена отрицательная связь между концентрациями зеатина и ГК ($r = -0.88, p < 0.05$).

Отдельно были сопоставлены концентрации фитогормонов у нормальных (*N*), аномальных (*A*) и восстановленных (*R*) деревьев в пределах участка. На контрольном участке с фоновым уровнем облучения аномальные деревья характеризова-

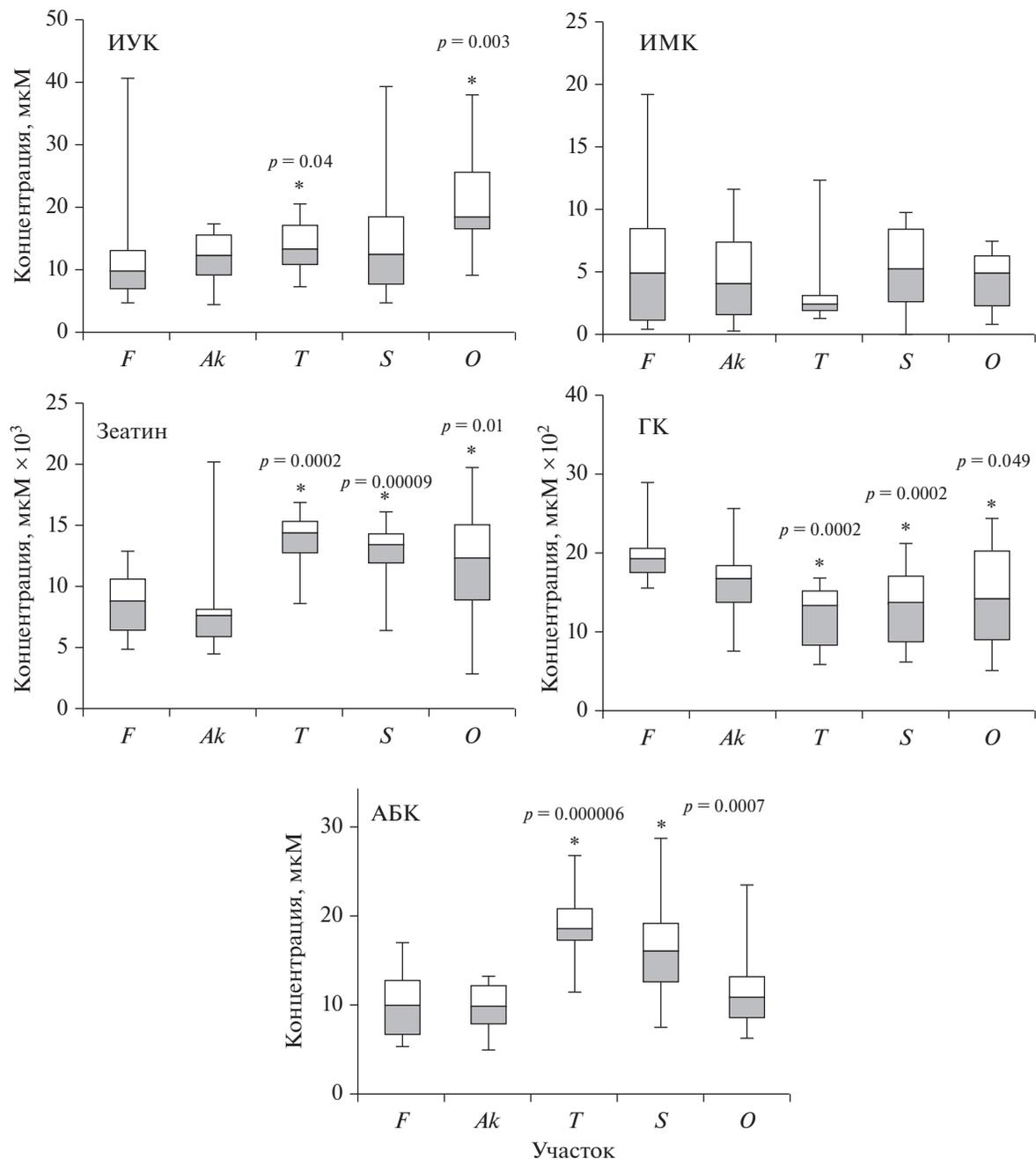


Рис. 1. Влияние хронического облучения на концентрации фитогормонов в хвое: * – различия статистически значимы по сравнению с контрольными величинами, $p < 0.05$, U -тест.

лись пониженными концентрациями ауксинов: ИУК (U -тест, $n = 12$, $p = 0.01$) и ИМК (U -тест, $n = 12$, $p = 0.004$) (рис. 2 и 3 соответственно), у восстановленных деревьев только уровень ИУК был понижен (U -тест, $n = 12$, $p = 0.01$). На самом загрязненном участке *Окута* в отличие от контрольного у аномальных и восстановленных деревьев наблюдали повышение содержания ИМК по сравнению с нормальными (для аномальных U -тест, $n = 12$, $p = 0.04$; для восстановленных U -тест, $n = 12$,

$p = 0.04$). Необходимо отметить, что максимальные концентрации ИУК были зафиксированы у нормальных деревьев на контрольном участке, любые другие варианты эксперимента – повышенная мощность дозы или наличие аномалий развития, приводили к снижению ее уровня (см. рис. 2).

По содержанию зеатина деревья с морфогами и восстановленные не отличались от нормальных

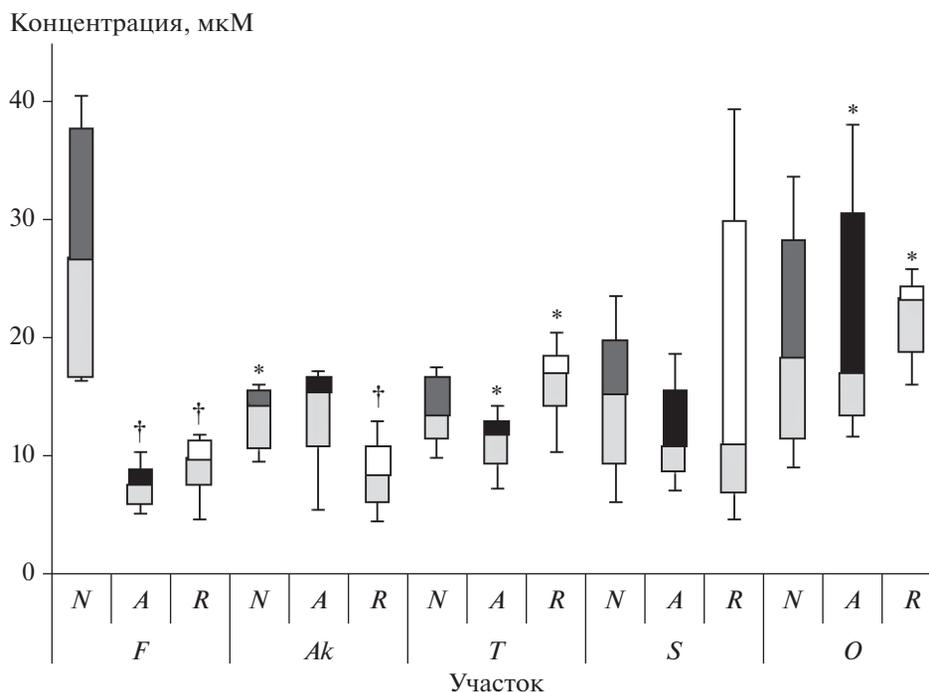


Рис. 2. Влияние хронического облучения на содержание ИУК в хвое нормальных (*N*), аномальных (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (*R*) деревьев. Здесь и на рис. 3–6: * – сравнение в зависимости от участка в пределах одного типа деревьев: различия статистически значимы по сравнению с контрольными показателями (участок *F*), $p < 0.05$, *U*-тест; † – сравнение разных типов деревьев в пределах одного участка: различия статистически значимы по сравнению с нормальными (*N*) деревьями, $p < 0.05$, *U*-тест.

в пределах одного участка (рис. 4). Уровни гормона стресса АБК (рис. 5) были повышены на загрязненных участках *Ak* и *S* у аномальных деревьев с нарушением апикального доминирования (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.01$ и *U*-тест, $n = 12$, $p = 0.02$ соответственно) по сравнению с нормальными. У восстановленных деревьев на участках *T* и *S* выявлено разнонаправленное изменение уровней гормонов-антагонистов АБК и ГК (рис. 5, 6).

При сопоставлении содержания гормонов у деревьев одного типа на разных участках обнаружено, что у всех типов деревьев содержание АБК было выше на участке *T* по сравнению с контрольным участком (для нормальных *U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$; для аномальных *U*-тест, $n = 12$, $p = 0.01$; для восстановленных *U*-тест, $n = 12$, $p = 0.02$), на участке *S* – только у аномальных и восстановленных (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$; *U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$ соответственно). Повышенные уровни зеатина на загрязненных участках фиксировали у всех типов деревьев (для нормальных – участки *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.006$) и *S* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.04$); для аномальных – участки *S* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.055$) и *O* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.01$); для восстановленных – участки *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$) и *S* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.006$)). В отличие от зеатина содержание ГК было снижено на загрязненных участках по отношению к контрольному у нормаль-

ных деревьев на участках *Ak* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.02$) и *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.01$); у аномальных – на участке *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.01$) и у восстановленных деревьев – на трех самых загрязненных участках *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$), *S* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$) и *O* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$). Содержание ГК у нормальных деревьев имело тенденцию к снижению с мощностью дозы ($r = -0.78$, $p > 0.05$).

Концентрации ауксинов ИУК и ИМК были понижены у нормальных деревьев на загрязненных участках (см. рис. 2, 3): ИУК – участок *Ak* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.01$); ИМК – участки *Ak* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.03$), *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.055$) и *O* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$), и увеличены у аномальных (ИУК – участки *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.04$) и *O* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$); ИМК – на всех загрязненных участках (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$)) и восстановленных (ИУК: участок *T* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.01$), *O* (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$)) деревьев. Концентрация ИМК у восстановленных деревьев на участке *T* уменьшилась (*U*-тест, $n = 12$, $p = 0.004$). Были выявлены корреляции между содержанием ауксинов у аномальных деревьев и мощностью дозы: ИУК – $r = 0.87$, $p = 0.05$; ИМК – $r = 0.88$, $p < 0.05$. У восстановленных деревьев была обнаружена тенденция к увеличению содержания ИУК с мощностью дозы ($r = 0.75$, $p > 0.05$).

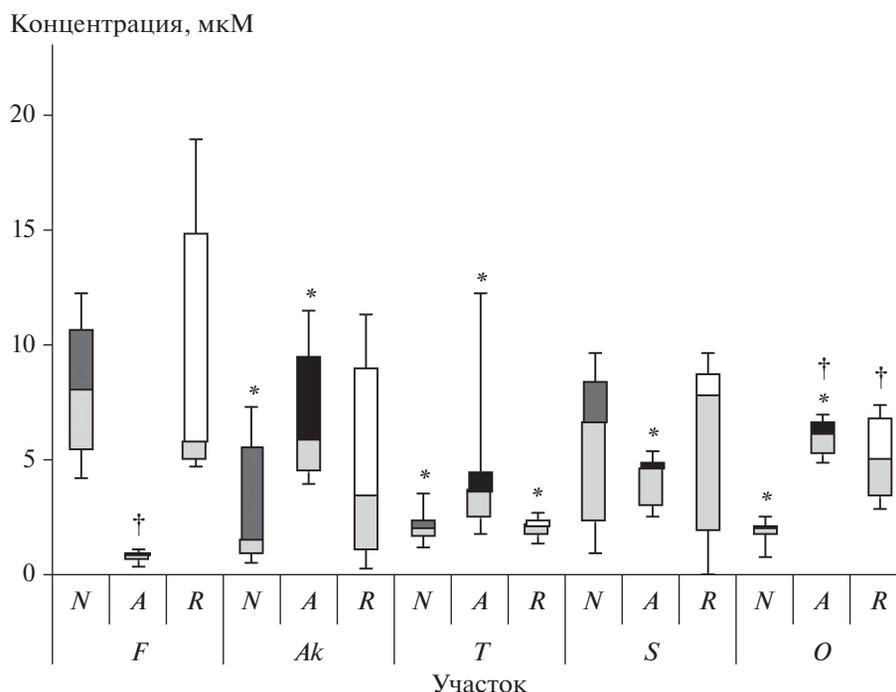


Рис. 3. Влияние хронического облучения на содержание ИМК в хвое нормальных (*N*), аномальных (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (*R*) деревьев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Фитогормоны играют ключевую роль в развитии растений и их ответе на стресс, в том числе в отмене апикального доминирования [5]. Несмотря на то, что с момента аварии прошло 9 лет, исследования гормональной системы сосен с загрязненных в результате аварии на АЭС Фукусима территорий до сих пор не проводились. Более того, в научной литературе нет данных о подобных исследованиях на территориях, загрязненных радионуклидами в результате других крупных радиационных аварий. Учитывая полное отсутствие сведений о важнейшей регуляторной системе растений в хронически облучаемых популяциях, представленные в настоящей статье результаты заполняют важный пробел в наших знаниях.

В неблагоприятных условиях основной «стрессовый гормон» АБК запускает важнейшие адаптивные реакции растений – замедление роста, снижение транспирации, синтез стрессовых белков и др., приводящие к формированию неспецифической устойчивости [8]. Повышение содержания АБК в популяциях красной японской сосны на загрязненных участках соотносится с данными, полученными нами при исследовании 4 видов травянистых растений, произрастающих в зоне отчуждения ЧАЭС, у которых также были обнаружены повышенные уровни АБК [9]. Вероятно, высокие уровни АБК – один из эле-

ментов ответной реакции растений на хроническое радиационное воздействие, причем это относится ко всем рассмотренным в настоящей работе типам деревьев. Следует отметить, что в пределах одного участка у аномальных деревьев содержание АБК было выше, чем у нормальных.

Острое облучение, наряду с другими стрессовыми факторами, индуцирующими окислительный стресс, изменяет фитогормональный баланс растений. При больших дозах, ингибирующих ростовые процессы, увеличивается содержание АБК и снижается содержание ауксинов, цитокининов, ГК [7, 10]. При малых дозах, не оказывающих влияния на рост либо вызывающих его стимуляцию, наоборот снижаются концентрации АБК и увеличиваются уровни ауксинов и цитокининов [7], т.е. в ответ на острое облучение изменения в содержании АБК и гормонов-стимуляторов роста направлены противоположно. Однако нами было обнаружено, что при хроническом облучении наблюдается иной паттерн изменения концентраций фитогормонов, указывающий на общую активацию метаболических процессов.

В хвое хронически облучаемых сосен обнаружено повышение уровней основного ауксина растений ИУК, достигаемое за счет роста концентраций у аномальных и восстановленных деревьев (см. рис. 2). Статистически значимая зависимость концентраций гормона от мощности дозы ($r = 0.95$, $p < 0.05$) указывает на радиационную

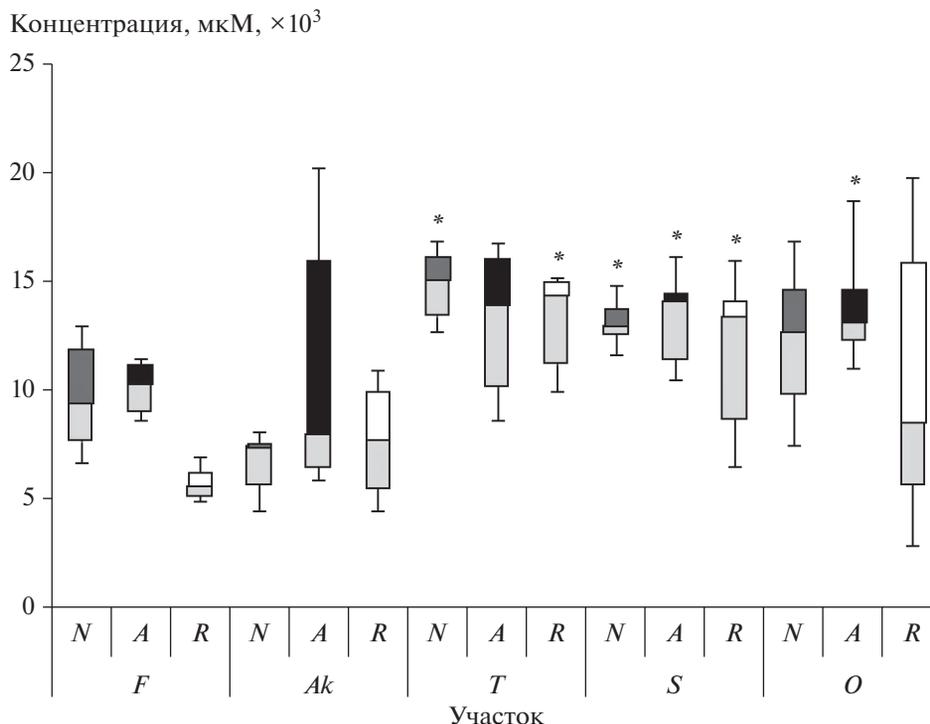


Рис. 4. Влияние хронического облучения на содержание зеатина в хвое нормальных (N), аномальных (A) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (R) деревьев.

природу выявленного феномена. Ауксины, поддерживающие апикальное доминирование за счет стимуляции растяжения клеток в апикальной меристеме и подавления роста боковых почек, синтезируются в верхушке побега [11]. Этим объясняется резкое снижение концентраций ауксинов у деревьев с нарушением апикального доминирования (A, R) на контрольном участке по сравнению с нормальными. Однако на загрязненных участках по сравнению с контрольным выявлен рост концентраций ИУК у аномальных и восстановленных деревьев с увеличением мощности дозы ($r = 0.87, p = 0.05$ и $r = 0.75, p > 0.05$ соответственно) и снижение у нормальных деревьев, т.е. изменение соотношения фитогормонов направлено в этом случае на восстановление нормального развития деревьев.

Повышение уровней ИМК у аномальных и восстановленных деревьев относительно нормальных на самом загрязненном участке, вероятно, связано с активацией образования ИМК из ИУК, так как ИМК служит запасной формой для более подверженной окислительной деградации ИУК [12].

Цитокинины и ГК являются антагонистами в контроле развития апикальной меристемы побега (ПАМ), хотя имеют общие факторы транскрипции генов метаболизма [13]: цитокинины стимулируют пролиферацию клеток ПАМ, а ГК ингибируют их пролиферацию и стимулируют дифференци-

ровку. Выявленная связь ($r = -0.88, p < 0.05$) между повышением уровня зеатина и снижением ГК указывает на активацию развития ПАМ.

Снижение содержания ГК ведет к укорочению и утолщению побегов и хвои. Подобное явление наблюдали в популяциях сосны обыкновенной в зоне аварии на ЧАЭС: длина хвои у деревьев с загрязненных участков была статистически значимо короче по сравнению с контролем [14].

Не выявлено связи концентраций зеатина с наличием морфозов у деревьев в пределах одного участка. На загрязненных участках повышение уровней зеатина относительно контроля отмечали у всех типов деревьев, а снижение ГК – преимущественно у восстановленных и нормальных деревьев. На радиационную природу выявленных изменений указывает тенденция к снижению содержания ГК у нормальных деревьев с мощностью дозы на участках ($r = -0.78, p > 0.05$).

В регуляции большинства физиологических процессов, протекающих в растениях, зеатин и АБК считаются антагонистами [15], однако в ряде случаев эти гормоны действуют однонаправленно, усиливая действие друг друга [16]. Выявленная в нашем исследовании тенденция связи между содержанием АБК и зеатина ($r = 0.86, p > 0.05$) указывает на возможные взаимодействия метаболических путей этих фитогормонов. В частности, АБК и зеатин участвуют в элиминации активных

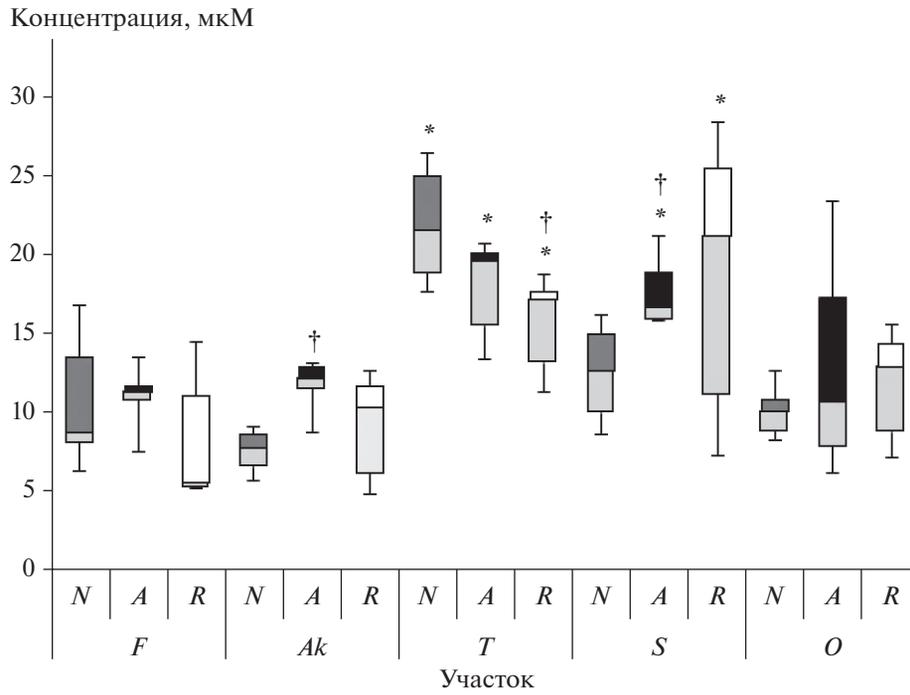


Рис. 5. Влияние хронического облучения на содержание АБК в хвое нормальных (*N*), аномальных (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (*R*) деревьев.

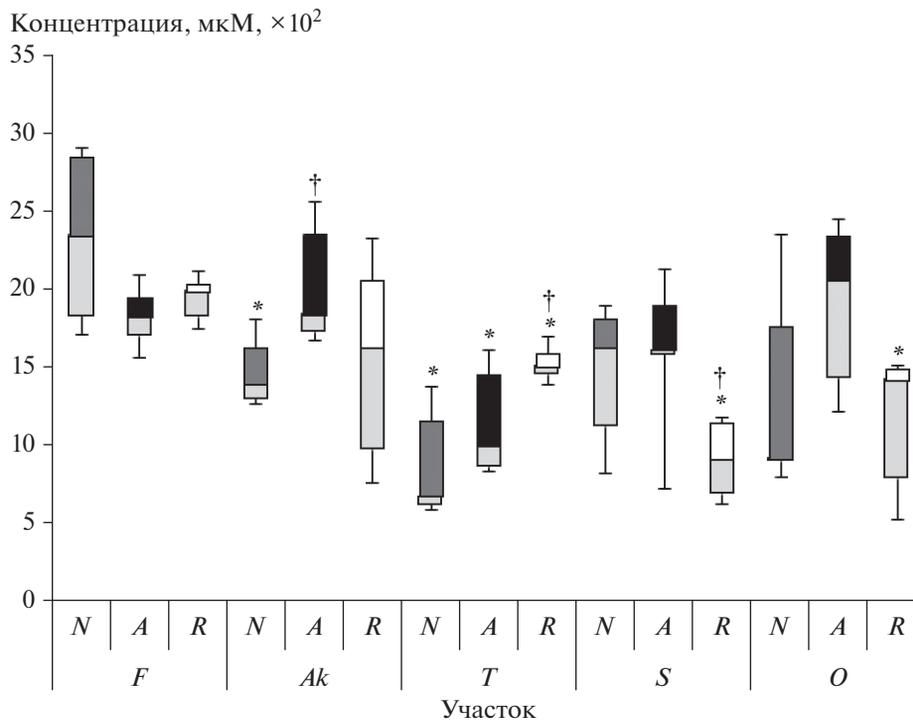


Рис. 6. Влияние хронического облучения на содержание ГК в хвое нормальных (*N*), аномальных (*A*) – с нарушением апикального доминирования и восстановленных (*R*) деревьев.

форм кислорода [8, 17], которые являются неотъемлемыми спутниками стресса, в том числе и радиационного.

Таким образом, хроническое радиационное воздействие изменяет соотношение основных классов фитогормонов в хвое красной японской сосны: повышает концентрации ИУК, зеатина и АБК и снижает концентрации ГК. Концентрации ИУК растут с мощностью дозы на участках в обобщенной выборке ($r = 0.95$, $p < 0.05$), у аномальных ($r = 0.87$, $p = 0.05$) и восстановленных ($r = 0.75$, $p > 0.05$) деревьев. Содержание гормонов в популяциях изменялось в зависимости от наличия морфозов, что подтверждают выявленные корреляция с мощностью дозы для ИМК у аномальных деревьев ($r = 0.88$, $p < 0.05$) и тенденция к снижению ГК у нормальных ($r = -0.78$, $p > 0.05$).

Полученные нами результаты позволяют объяснить феномен повышенной частоты появления нарушений апикального доминирования в популяциях молодых хвойных деревьев из района аварии на АЭС Фукусима. Молодые хвойные деревья гораздо чувствительнее к облучению, чем взрослые, клетки в их меристемах делятся гораздо активнее. Радиочувствительность клеток меристемы на несколько порядков выше, чем дифференцированных и специализированных, поэтому они являются критическими тканями в условиях облучения [18] и повреждаются при дозах, не оказывающих видимых эффектов на сформированные органы и ткани. Поглощенные дозы на апикальную меристему в первые годы после аварии были гораздо выше, чем в настоящее время [4], и могли привести к поражению активно делящихся клеток апикальной меристемы молодых хвойных деревьев. Повреждение апикальной меристемы запускает процессы восстановления, стимулирует пролиферативную активность спящих, более радиостойчивых почек, из которых образуются боковые побеги.

Действительно, анализ содержания ГК и зеатина в хронически облучаемых популяциях красной японской сосны свидетельствует об усилении пролиферативной активности клеток ПАМ и активации ее развития, что связано с необходимостью компенсации сформировавшихся в первый период аварии повреждений клеток апикальной меристемы. В ряде случаев наблюдается восстановление апикального доминирования, когда один из побегов подавляет рост других и занимает лидирующее положение. В регуляции всех этих процессов ведущую роль играют фитогормоны, скоординированное изменение концентраций которых, как было показано в настоящей работе, направлено на компенсацию последствий радиационного воздействия. В целом представленные данные подтвердили нашу гипотезу об изменении фитогормонального статуса в хронически об-

лучаемых популяциях красной японской сосны и связи фитогормонов с морфологическими изменениями у облученных молодых деревьев.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 119-54-50003) и гранта JSPS в рамках двусторонней программы совместных проектов РФФИ-JSPS.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Steinhauser G., Brandl A., Johnson T.E.* Comparison of the Chernobyl and Fukushima nuclear accidents: a review of the environmental impacts // *Science Total Environment*. 2014. V. 470–471. P. 800–817. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.10.029>
2. *Hashimoto S., Ugawa S., Nanko K.* et al. The total amounts of radioactively contaminated materials in forests in Fukushima, Japan // *Scientific Reports*. 2012. V.2:416. <https://doi.org/10.1038/srep00416>
3. *Watanabe Y., Ichikawa S., Kubota M.* et al. Morphological defects in native Japanese fir trees around the Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant // *Scientific Reports*. 2015. V.5:13232. <https://doi.org/10.1038/srep13232>
4. *Yoschenko V., Nanba K., Yoshida S.* et al. Morphological abnormalities in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) at the territories contaminated as a result of the accident at Fukushima Dai-Ichi Nuclear Power Plant // *J. Environmental Radioactivity* 2016. V. 165. P. 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2016.09.006>
5. *Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А.* Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2010. 539 с.
6. ICRP. The 2007 Recommendations of the International Commission on Radiological Protection // ICRP Publication 103. Annual ICR, 2007. V. 37.
7. *Битаршвили С.В., Волкова П.Ю., Гераськин С.А.* Влияние γ -облучения семян на фитогормональный статус проростков ячменя // *Физиология растений*. 2018. Т. 65. № 2. С. 223–231. <https://doi.org/10.7868/S0015330318030065>
8. *Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N.* et al. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: A review on current knowledge and future prospects // *Frontiers Plant Science* 2017. V. 8:161. <https://doi.org/10.3389/fpls00161>
9. *Битаршвили С.В., Пишенин И.А., Шестерикова Е.М., Волкова П.Ю.* Содержание абсцизовой кислоты в популяциях травянистых растений, обитающих в условиях хронического радиационного воздействия // *Современные проблемы радиобиологии, радиэкологии и агроэкологии*. Обнинск, 2019. С. 26.
10. *Mounir A.M., El-Yazid A.A., Orabi I.O.A.* et al. Effect of sowing date, gamma irradiation and intercultural differences on growth, pod characteristics and some endogenous plant growth regulators in snap beans // *World Journal Agricultural Sciences*. 2015. V. 11. P. 380–390. <https://doi.org/10.5829/idosi.wjas.2015.11.6.1891>
11. *Woodward A.W., Bartel B.* Auxin: Regulation, action, and interaction // *Annals Botany*. 2005. V. 95. P. 707–735. <https://doi.org/10.1093/aob/mci083>

12. *Strader L.C., Culler A.H., Cohen J.D., Bartel B.* Conversion of endogenous indole-3-butyric acid to indole-3-acetic acid drives cell expansion in *Arabidopsis* seedlings // *Plant Physiology*. 2010. V. 153. P. 1577–1586. <https://doi.org/10.1104/pp.110.157461>
13. *Jasinski S., Piazza P., Craft J.* et al. KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities // *Current Biology*. 2005. V. 15. P. 1560–1565. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.07.023>
14. *Козубов Г.М., Таскаев А.И.* Особенности морфогенеза и ростовых процессов у хвойных растений в районе аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2007. Т. 47. № 2. С. 204–223.
15. *Ha S., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K.* et al. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses // *Trends Plant Science*. 2012. V. 17. P. 172–179. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.12.005>
16. *Nishiyama R., Watanabe Y., Fujita Y.* et al. Analysis of cytokinin mutants and regulation of cytokinin metabolic genes reveals important regulatory roles of cytokinins in drought, salt and abscisic acid responses, and abscisic acid biosynthesis // *Plant Cell*. 2011. V. 23. P. 2169–2183. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.087395>
17. *Pavlu J., Novak J., Koukalova V.* et al. Cytokinin at the crossroads of abiotic stress signaling pathways // *Int. J. Molecular Science*. 2018. V. 19: 2450. <https://doi.org/10.3390/ijms19082450>
18. *Гудков И.Н.* Основы общей и сельскохозяйственной радиобиологии. Киев: Изд-во УСХА, 1991. 328 с.

УДК [581.55]:470.55/.58

ИЗМЕНЕНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЮЖНОГО УРАЛА СО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЫ XX в.

© 2021 г. Н. И. Федоров^{а, *}, В. Б. Мартыненко^а, С. Н. Жигунова^а,
О. И. Михайленко^б, Г. В. Шендель^а, Л. Г. Наумова^с

^аУфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,
Россия 450054 Уфа, просп. Октября, 69

^бУфимский государственный нефтяной технический университет,
Россия 450062 Уфа, ул. Космонавтов, 1, корп. 1

^сБашкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,
Россия 450008 Уфа, ул. Октябрьской революции, 3-а

*e-mail: fedorov@anrb.ru

Поступила в редакцию 30.05.2020 г.

После доработки 10.07.2020 г.

Принята к публикации 10.08.2020 г.

С использованием тематических карт распространения широколиственных древесных видов *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds. в центральной части Южного Урала, созданных с использованием картографических материалов лесоустройств, проведенных в 70-е годы XX в. и начале XXI в., проанализировано изменение их распространения после прекращения экстремально холодных зим в конце 70-х годов XX в. Аномальные зимние температуры наиболее сильно повлияли на распространение *A. platanoides* и *U. glabra*. В настоящее время наблюдается увеличение распространения всех широколиственных пород и сдвиг границ их распространения на восток на левобережье р. Белой.

Ключевые слова: изменение климата, широколиственные леса, фиторазнообразие, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0367059721020050

Как известно, Уральский хребет стал естественной физико-географической границей для распространения многих видов неморального комплекса, что во многом связано с континентальностью климата. Хребет является преградой на пути влажных и теплых атлантических воздушных масс. По этой причине на западном макросклоне и в его предгорьях климат более влажный и теплый, он более благоприятен для формирования широколиственных лесов и сопутствующих им вторичных лугов. На восточном макросклоне климат более континентальный, что обусловило господство гемибореальных светлохвойно-мелколиственных лесов западно-сибирского типа и степных сообществ. В центрально-возвышенной части Южного Урала (ЮУ) широко представлены темнохвойные бореальные и смешанные широколиственно-темнохвойные леса. Стык разных лесных биомов породил экотонный эффект регионального масштаба, который проявляется во взаимопроникновении в растительные сообщества видов трех флоро-ценотических комплексов — неморального, бореального и гемибореального, и

повышении за счет этого видового богатства сообществ лесов [1–5].

В направлении с запада на восток в Южно-Уральском регионе из состава насаждений исчезают *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds. и *Tilia cordata* Mill. Далее на восток от Уральских гор на Кузнецком Алатау есть изолированный липовый остров [6]. Таким образом, на ЮУ проходит восточная граница основных видов лесообразователей неморальных широколиственных лесов европейской части России.

Одним из выдающихся специалистов в изучении широколиственных лесов ЮУ был П.Л. Горчаковский [1, 2, 7], труды которого актуальны и востребованы в настоящее время. Прошло 40 лет с опубликования его фундаментальной монографии “Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала” [7], в которой он обобщил результаты 20-летних исследований распространения *T. cordata*, *Q. robur*, *A. platanoides* и *U. glabra* на Урале. В дальнейшем эти данные для ЮУ были детализированы Г.В. Поповым [3], который создал тематические карты распро-

странения древесных видов на основе материалов лесоустройств лесхозов Башкирии, проведенных в начале 70-х годов XX в.

Границы широколиственных лесов на ЮУ с 70-х годов XX в. не изучали, но на примере хвойных и мелколиственных пород было показано, что на распространение древесных видов на Урале оказывают сильное влияние не только лесохозяйственная деятельность, но и изменение климата [8], которое проявляется прежде всего в увеличении сомкнутости ранее разреженных лесных сообществ и “подъеме” березовых и хвойных лесов по склонам, что приводит к смещению границы лес–тундра [9–15].

Известно, что на распространение *A. platanoides*, *Q. robur* и *U. glabra*, обладающих пониженной зимостойкостью, существенно влияли повторяющиеся до конца 70-х годов XX в. аномальные зимние температуры. Среди холодных зим во второй половине XX в. выделялась зима 1968/69 г., когда в январе–феврале температура ниже -30°C держалась в течение 26 дней, а в течение 9 дней – ниже -40°C , а также зима 1978/79 г., когда температура доходила до $-47...-48^{\circ}\text{C}$. На состояние деревьев также влияли весенние заморозки. Так, в мае 1969 г. в период начала распускания листьев температура дважды опускалась ниже -10°C . Отсутствии сильных морозов, начиная с 80-х годов XX в., создало более благоприятные условия для произрастания широколиственных видов.

Цель данной работы – анализ изменения распространения широколиственных древесных пород на восточной границе их ареала в центральной части ЮУ, в том числе на территории геопарка “Торатау”, с 60–70-х годов XX в.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – широколиственные древесные породы (*Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds.), произрастающие в предгорных и низкогорных широколиственных лесах западного макросклона ЮУ (территория геопарка “Торатау”) и заходящие в зону распространения сосново-березово-лиственничных лесов в среднегорной части ЮУ. Для анализа распространения этих пород в начале 70-х годов XX в. нами были оцифрованы тематические карты их распространения по Республике Башкортостан, созданные Г.В. Поповым [3] на основе таксационных описаний о присутствии и доминировании древесных видов в составе лесной растительности, а также данных лесников об изолированных находках широколиственных видов.

Для характеристики современного распространения использовали оцифрованные материалы лесоустройств Авзянского, Макаровского, большей части Гафурийского и, частично, Бур-

зянского лесхозов, проведенных в 2003–2005 гг. Эта территория расположена между $53^{\circ}15'$ и $54^{\circ}03'$ с.ш. и $56^{\circ}40'$ и $58^{\circ}00'$ в.д. и занимает площадь около 9.5 тыс. км² (рис. 1). Созданная ГИС-карта включает 59540 полигонов, соответствующих выделам кварталов лесоустройств, для которых в атрибутивную таблицу была добавлена информация таксационных описаний о долевом участии древесных видов в древостое, их бонитете, возрасте и др. На основе ГИС-карты были созданы тематические карты современного распространения анализируемых видов. Информация на этих картах была дополнена данными о не отмеченных ранее местообитаниях широколиственных видов, выявленных в ходе экспедиционных работ в 2018–2019 гг. Оцифровку растровых картографических материалов и создание тематических ГИС-карт проводили в программе QGIS 2.18.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тематические ГИС-карты распространения широколиственных древесных видов (*T. cordata*, *A. platanoides*, *U. glabra*, *Q. robur*) на западном макросклоне и в центральной части ЮУ в начале 70-х годов XX в. и начале XXI в. приведены на рис. 2–5. На основе их анализа установлено, что восточная граница массового распространения широколиственных лесов проходит по системе хребтов Зильмердак – Баштин – Большой Калу и в целом совпадает с областью массового распространения наиболее холодоустойчивого вида *T. cordata*.

T. cordata – наиболее распространенный древесный вид на западном макросклоне ЮУ, образующий как монодоминантные, так и смешанные с другими видами древостои. В центральной части ЮУ липа также наиболее распространена по сравнению с другими широколиственными видами. В целом восточная граница распространения *T. cordata* на тематической карте Г.В. Попова совпадает с данными П.Л. Горчаковского, однако последний указывал на наличие нескольких изолированных местообитаний (куртин) липы на левобережье р. Белой, которых нет на карте Г.В. Попова. Их отсутствие в начале 70-х годов XX в. может быть связано с проведением в этот период сплошных рубок. Сравнение современного распространения *T. cordata* с картографическими данными по распространению этого вида в начале 70-х годов XX в. показало, что в целом доминирование липы в древесном ярусе сохранилось на тех же территориях, но при этом произошел сдвиг границы распространения лесов с участием вида на восток, в том числе на левобережье р. Белой на 10–12 км (рис. 2). Продвижению липы способствуют ее успешное семенное размножение под пологом сосново-березовых лесов и выборочные рубки сосны и березы [16].

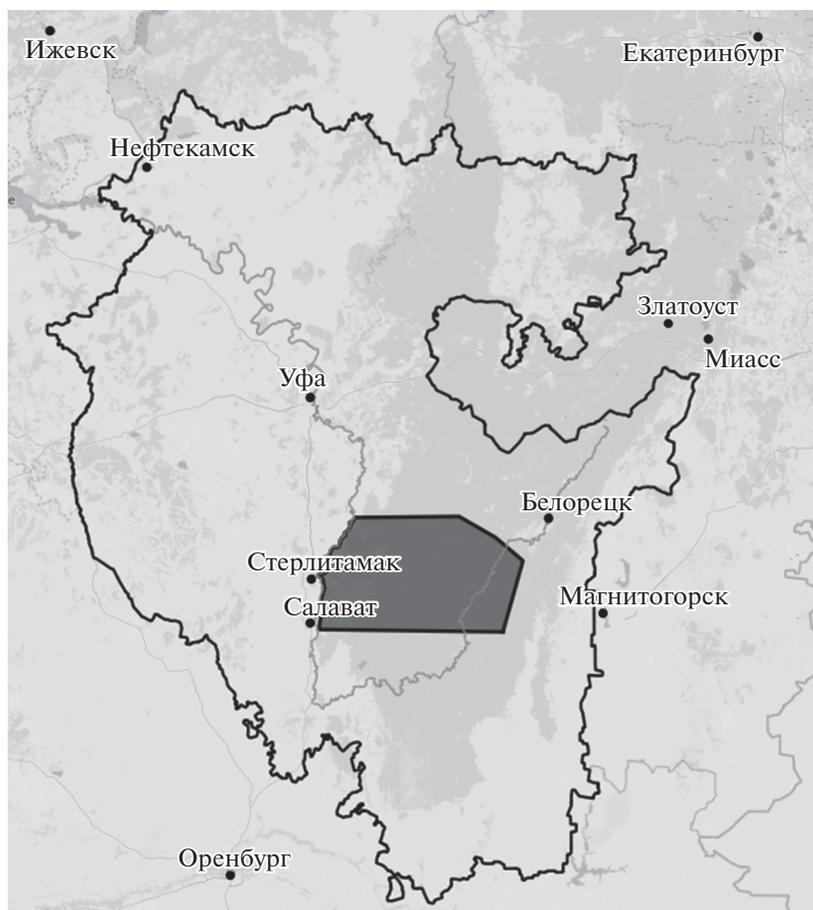


Рис. 1. Территория исследования изменения распространения широколиственных древесных пород в центральной части Южного Урала с 70-х годов XX в.

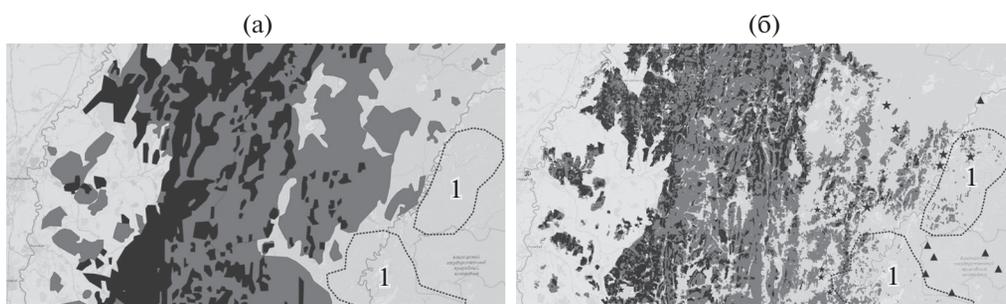


Рис. 2. Изменение распространения *Tilia cordata* Mill. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древесостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе.

Другие широколиственные древесные породы менее распространены, чем *T. cordata*, и реже образуют чистые древостои. До начала интенсивной эксплуатации лесов вторым по значимости лесообразующим видом был *Q. robur*. В настоящее время в увалисто-холмистой полосе западного макросклона ЮУ леса с доминированием низко-

бонитетного дуба встречаются преимущественно на крутых инсолируемых склонах и вершинах увалов. Более высокобонитетные дубняки на относительно пологих склонах были вырублены и заместились преимущественно на липово-кленово-ильмовые леса, в которых дуб представлен в основном единичными крупными деревьями и

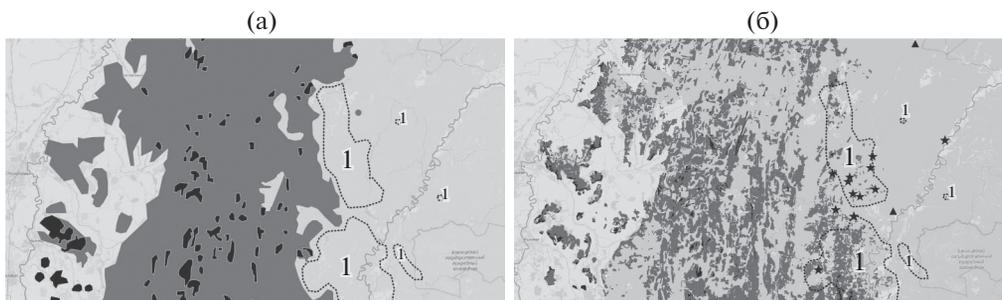


Рис. 3. Изменение распространения *Quercus robur* L. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе.

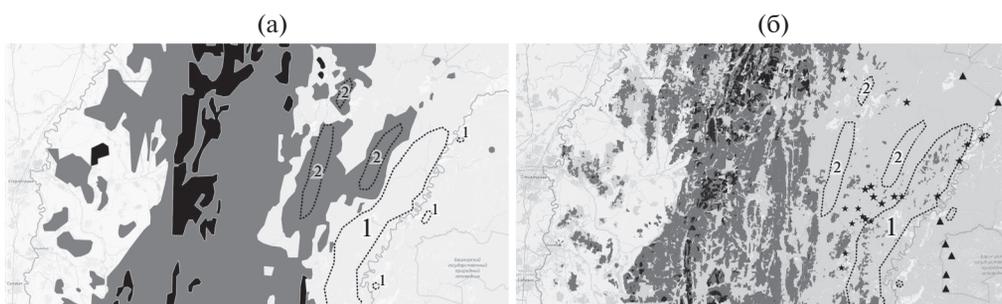


Рис. 4. Изменение распространения *Acer platanoides* L. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе, 2 – зоны выпадения вида из древесного яруса.



Рис. 5. Изменение распространения *Ulmus glabra* Huds. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе, 2 – зоны выпадения вида из древесного яруса.

подростом. В центральной части ЮУ он встречается на прогреваемых верхних частях склонов хребтов в составе сложных сосняков, в древостой которых могут входить также липа и осина. На распространение дуба существенное влияние оказали аномально низкие зимние температуры, продолжавшиеся до конца 70-х годов XX в. Ослабление крупных деревьев дуба в первом ярусе привело к их постепенному усыханию, и, согласно данным ле-

соустройств, в среднегорной части района исследования (Авзянский лесхоз) с 1989 г. по 2003 г. площади лесов с доминированием дуба снизились на 23%. В целом по Республике Башкортостан с 1966 г. по 2016 г. площади лесов с доминированием дуба и клена уменьшились почти в 3 раза [17].

Из рис. 3 видно, что усыхание дуба на западном макросклоне ЮУ и в его среднегорной части

привело не только к уменьшению площади лесов с доминированием этого вида, но и его отсутствию в древостое в ряде мест, где в начале 70-х годов XX в. его участие было небольшим. Отсутствие с начала 1980-х годов сильных морозов привело к частичному восстановлению позиций вида и расширению его границ в южной части района исследований на восток на 10–15 км, в том числе за счет выхода в основной ярус сохранившегося крупного подроста. Причем при лесоустройстве в 2003 г. дуб был уже отмечен в составе древостоя на левобережье, а во время наших экспедиций в 2018–2019 гг. — на правобережье р. Белой, где этот вид не был обнаружен П.Л. Горчаковским и не отмечен на тематической карте Г.В. Попова.

Вид *A. platanoides* доминирует в смешанных широколиственных лесах чаще, чем дуб, особенно в восточной части горных широколиственных лесов западного макросклона ЮУ. При этом клен менее распространен в среднегорной части ЮУ по сравнению с дубом, что связано с его более ранним сезонным развитием и большим повреждением поздними весенними заморозками. Восточная граница распространения *A. platanoides* на тематической карте Г.В. Попова совпадает с данными П.Л. Горчаковского.

Из рис. 4 видно, что площади лесов с доминированием клена на западном макросклоне ЮУ, как и площади дубняков, сильно уменьшились. В отличие от дуба сокращение площадей лесов с доминированием клена после морозных зим в конце 70-х годов XX в. произошло преимущественно на восточной границе распространения вида. После прекращения экстремально холодных зим наблюдается увеличение участия клена в смешанных древостоях (что особенно выражено в перестойных сосново-березовых лесах), наиболее заметное на восточной границе распространения вида, где она сместилась на восток на 8–10 км. Кроме того, уже при лесоустройстве 2003 г. отмечались небольшие участки лесов с участием клена на левобережье р. Белой. Их наличие было подтверждено нами во время экспедиций 2018–2019 гг. Появление таких участков связано с увеличением плодоношения клена и его внедрением под полог разреженных перестойных сосново-березовых лесов, а также формированием подроста на вырубках с последующим выходом части подроста в древесный ярус, особенно при выборочной рубке хвойных пород [18].

На западном макросклоне и в центральной части ЮУ наименьшее распространение среди широколиственных древесных видов имеет *U. glabra*. Этот вид практически не образует чистые древостои и обычно встречается во втором и реже в первом ярусах смешанных широколиственных лесов. Граница распространения *U. glabra* на тематической карте Г.В. Попова совпадает с данны-

ми П.Л. Горчаковского. Из рис. 5 видно, что площади лесов с участием ильма на западном макросклоне ЮУ уменьшились, а восточная граница массового распространения этого вида в средней и северной частях анализируемой территории на момент лесоустройства 2003 г. сдвинулась на запад на 30–40 км, что стало следствием не только ослабления деревьев под влиянием морозных зим, но и вспышек численности насекомых-вредителей. Так, после холодной зимы в 1976 г. наблюдались вспышки насекомых-вредителей (заболонника большого ильмового *Scolytus scolytus* F. и заболонника струйчатого *Scolytus multistriatus* Marsch.), обусловивших массовое распространение у ильма “голландской болезни” (графиоза), возбудителем которой является гриб *Graphium ulmi* Schwarz. В целом по сравнению с 60-ми годами XX в. площадь ильмовых лесов в Республике Башкортостан сократилась в 2 раза [19]. Тем не менее ильм встречается достаточно часто в подросе и даже выходит во второй ярус древостоя в ряде мест, где он отсутствовал в середине XX в., в том числе и на левобережье р. Белой.

Широколиственные виды присутствуют в сообществах смешанных сосново-березовых лесов, травяной ярус которых наряду с гемибореальными видами класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 содержит типичные виды неморального комплекса класса *Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968. При этом по флористическому составу нижних ярусов участки леса, на которых в древесном ярусе выявлены ранее не встречавшиеся широколиственные виды, не отличаются от участков экотонных смешанных лесов, в которых широколиственные виды присутствовали в основном древесном ярусе в 60–70-х годах XX в. Это свидетельствует о том, что расширение распространения широколиственных древесных видов в настоящее время происходит преимущественно на местах их прежнего произрастания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Современная граница распространения широколиственных видов на ЮУ формировалась после окончания среднего суббореального теплового максимума [20], когда средняя годовая температура упала на 1–2.5°C [21]. При ксерофитизации и похолодании климата в центральной части ЮУ происходили постепенное выпадение дуба и сужение распространения ильма и клена до границ наиболее прогреваемых участков. Почти сплошной массив широколиственных и хвойно-широколиственных южно-уральских лесов распался на широколиственные леса западного макросклона и низкогорий ЮУ и единичные изолированные местообитания широколиственных пород восточнее границы основного распространения,

которые находятся в окружении экотонных смешанных сообществ с доминированием в древесном ярусе светлохвойных и мелколиственных видов деревьев [22]. В зависимости от комплекса условий произрастания, и прежде всего температурного режима, в составе экотонных сообществ присутствуют липа, клен и ильм в подросте или в виде единичных деревьев во втором ярусе. В сохранении данных видов в этих местообитаниях при изменении климата ведущую роль играли вегетативное размножение и способность к произрастанию под пологом сосново-березовых лесов. Наиболее морозоустойчивая липа за счет способности к интенсивному возобновлению порослью от пня распространена более широко и сохраняет свое присутствие в подросте значительно восточнее других видов, в том числе на территории Башкирского государственного заповедника (см. рис. 2).

Рассматриваемый нами интервал времени, за который произошли описанные изменения распространения широколиственных древесных видов, условно делится на два периода. В первый из них, длившийся до конца 80-х годов XX в., были часты экстремально холодные зимы и весенние заморозки, что в сочетании со вспышками численности насекомых-вредителей и заболеваний деревьев ослабляло широколиственные древесные виды. Из-за экстремальных климатических явлений и вспышек численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)) происходило усыхание значительной части деревьев дуба в широколиственных и смешанных лесах ЮУ [23, 24]. При этом снижение площадей дубовых лесов наблюдалось не только на ЮУ, но и в целом по Европе [25] и в Северной Америке [26]. Во второй половине XX в. было несколько вспышек распространения “голландской болезни” вязовых, в результате которых на ЮУ, как и во всем мире [27–29], произошла массовая гибель деревьев видов рода *Ulmus*, в том числе *U. glabra*.

Весенние заморозки во время распускания почек или формирования молодых неокрепших листьев и побегов также оказывают существенное влияние на состояние широколиственных деревьев, причем не только на дуб и ильм, но и на деревья ранне-вегетирующего клена остролистного [30–34]. От зимних морозов и весенних заморозков из рассматриваемых видов в наименьшей степени пострадала липа. Перечисленные факторы играли решающую роль в динамике лесов и взаимодействовали с более постепенными аутогенными изменениями их структуры и состава [35]. Как и в широколиственных лесах Европы [36, 37], при усыхании дуб и ильм постепенно замещались произрастающими с ними теневыносливыми видами — липой и кленом, а в смешанных лесах — осиною и березой [18].

Во второй период, продолжающийся в настоящее время, в связи с потеплением климата прекратились аномальные зимние морозы и снизилась частота весенних заморозков [8], что существенно улучшило условия произрастания широколиственных деревьев. Это оказало влияние не только на структуру древесного яруса широколиственных лесов, но и на их распространение на восточной границе ареала, где в настоящее время наблюдается увеличение плодоношения у липы, клена и ильма, а также их выход из подроста в древесный ярус. Данные изменения совпадают с мировыми тенденциями расширения ареалов широколиственных видов [38, 39].

Одним из факторов, определяющих скорость продвижения древесных видов, является интенсивность семенного размножения и эффективность распространения семян. На открытых местообитаниях основная масса семян *T. cordata* может переноситься на расстояние до 80 м, а видов *A. platanoides* и *U. glabra* — до 200 м [40]. Семена ильма могут также переноситься водой [41]. Основной перенос семян этих видов происходит из наиболее прогреваемых участков в верхних частях склонов в их нижние части, где они образуют мелкий подрост, выходящий при благоприятных условиях в крупный подрост и второй древесный ярус. Желуди дуба распространяются птицами и млекопитающими и в Европе легко внедряются под полог монокультур сосны [42], однако в центральной части ЮУ для массовой инвазии этого вида недостаточно плодоносящих деревьев. В целом наиболее эффективно семенное размножение реализуется у клена остролистного.

Наблюдаемое увеличение площадей лесов с участием липы — одного из основных лесообразователей среднеголоценовых лесов Европы [43] и ЮУ, в настоящее время происходит за счет выхода крупного подроста в основной древесный ярус в экотонных сообществах. Этому значительно способствуют и выборочные рубки сосны.

Вследствие интенсивного семенного размножения клена его теневыносливый подрост легко внедряется под полог лесов с доминированием других пород. Мы наблюдали обильный подрост этого вида в Белорецком районе (в березняках в окрестностях дер. Тукан и на вырубках сосняков северо-восточнее пос. Авзян), а также южнее Башкирского госзаповедника под пологом нарушенных выпасом перестойных липняков. Пополнение древесного яруса этим видом происходит так же, как и у *Acer rubrum* L. в лесах Европы, за счет появления одиночных деревьев в окнах полога древостоя и выхода в древесный ярус пережившего период подавления подроста при рубках леса [44].

Ильм, наиболее пострадавший не только от морозов, но и насекомых-вредителей, на ЮУ вос-

становивается медленнее липы и клена, хотя и достаточно распространен в крупном подросте, который часто выходит во второй ярус. Дуб восстанавливается еще медленнее, что в значительной степени связано с ослабленным плодоношением этого вида. Можно ожидать постепенное восстановление его позиций на наиболее прогреваемых ксерофитных участках. В мезофитных сообществах его восстановление будет происходить гораздо медленнее и только в комплексе с сопутствующими видами (липы, ильма).

При сохранении современных тенденций изменения климата в центральной части ЮУ будет увеличиваться распространение широколиственных видов на восточной границе их ареалов, что соответствует данным о расширении подходящей среды обитания для широколиственных видов [45, 46]. Однако влияние потепления климата на широколиственные породы деревьев неоднозначно — оно может проявляться в изменении сроков сезонного развития от начала периода вегетации до полного развития [47]. Сдвиг на более ранние сроки начала вегетации увеличивает риск повреждения распускающихся листьев заморозками, что в наибольшей степени будет оказывать влияние на клен. Потепление климата также ускоряет темпы роста, плодовитость, зимовочную выживаемость и увеличение численности насекомых-вредителей [48, 49], что может провоцировать новые вспышки “голландской болезни” у ильма. Распространению широколиственных древесных видов могут способствовать также выборочная вырубка хвойных пород и бактериальная водянка березы (*Erwinia multivora* Sch.-Parf.), которая при потеплении климата может продвинуться в среднегорную часть ЮУ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно констатировать, что восточные границы распространения широколиственных древесных видов в центральной части горно-лесной зоны ЮУ в течение XX в. сдвигались на запад после серии экстремально холодных зим, а в настоящее время в связи с потеплением климата постепенно смещаются на восток. На западном макросклоне ЮУ липа получила определенные преимущества по сравнению с дубом, кленом и ильмом из-за большей морозостойчивости и способности к вегетативному размножению.

Изменение ареала древесных пород происходит более медленными темпами, чем изменение климата [50]. На ЮУ это в значительной степени связано с конкуренцией с березой повислой и достаточно долго растущей до возраста рубки сосной. О потенциале изменения границ распространения широколиственных древесных видов в значительной степени можно судить по удален-

ности от основного ареала изолированных местообитаний [51–53], среди которых есть обнаруженное М.И. Пряхиным местонахождение липы и ильма на восточном склоне хребта Крыкты (отроги Южно-Уральских гор в Зауралье) [7]. До момента смыкания границ массового распространения широколиственных древесных видов с их восточными изолированными местообитаниями можно говорить об изменениях растительности в пределах ее флюктуации в голоцене. Тем не менее происходящие изменения растительности обуславливают необходимость их мониторинга и коррекции в подходах к ведению лесного хозяйства.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. 286 с.
2. Горчаковский П.Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 146 с.
3. Попов Г.В. Леса Башкирии. Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1980. 114 с.
4. Martynenko V.B., Mirkin B.M., Muldashev A.A. Syntaxonomy of Southern Urals forests as a basis for the system of their protection // Rus. J. of Ecology. 2008. V. 39. № 7. P. 459–465.
5. Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Намумова Л.Г. Анализ факторов, определяющих видовое богатство сообществ лесов Южного Урала // Журн. общ. биол., 2010. Т. 71. № 2. С. 131–143.
6. Особо охраняемые природные территории России: современное состояние и перспективы развития / Авт.-состав.: В.Г. Кревер, М.С. Стишов, И.А. Онуфреня. М.: WWF России, 2009. 459 с.
7. Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1968. 207 с.
8. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации [Электронный ресурс] - 2008. Режим доступа: <http://climate2008.igce.ru/v2008/htm/index00.htm>
9. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83–90.
10. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УРО РАН, 2009. 216 с.
11. Елсаков В.В., Марущак И.О. Спектрональные спутниковые изображения в выявлении трендов климатических изменений лесных фитоценозов западных склонов Приполярного Урала // Компьютерная оптика. 2011. Т. 35. № 2. С. 281–286.

12. *Им С.Т., Харук В.И.* Климатически индуцированные изменения в экотоне альпийской лесотундры плато Путорана // Исследование Земли из космоса. 2013. № 5. С. 32.
13. *Елсаков В.В., Щанов В.М., Бирюкова В.С.* и др. Изменения предгорных лесов бассейна р. Шугор по материалам спутниковой съемки периода 1986–2016 гг. // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг. Йошкар-Ола, 2016. С. 51–57.
14. *Моисеев П.А., Шиятов С.Г., Григорьев А.А.* Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. Екатеринбург: УрО РАН, 2016. 136 с.
15. *Моисеев П.А., Гайсин И.К., Бубнов М.О., Моисеева О.О.* Динамика древесной растительности на участках остепненных склонов Южного Крака в последние 80 лет // Экология. 2018. № 2. С. 157–162. <https://doi.org/10.7868/S0367059718020105>
16. *Давыдычев А.Н., Горичев Ю.П., Кулагин А.Ю., Сулейманов Р.Р.* Возобновительные процессы под пологом широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала // Лесоведение. 2011. № 2. С. 51–61.
17. Лесной план Республики Башкортостан [Электронный ресурс] – 2012. Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/935110326>. (дата обращения: 30.06.2020).
18. *Жигунова С.Н., Федоров Н.И., Михайленко О.И.* Восстановительные сукцессии на сплошных вырубках сосново-березовых лесов центральной части Южного Урала // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия: Естественные науки. 2013. № 3 (146). С. 30–35.
19. *Гайнанов С.Г.* Сохранение и воспроизводство ильмовых на Южном Урале // Вестник Башкирского гос. аграрного ун-та. 2013. № 4. С. 114–117.
20. *Хотинский Н.А.* Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода / Ред. Пуннинг Я.-М.К., Иванова И.К., Кинд Н.В., Чичагова О.А.. М.: Наука, 1987. С. 39–45.
21. *Novenko E., Tsyganov A., Volkova E.* et al. The Holocene palaeoenvironmental history of Central European Russia reconstructed from pollen, plant macrofossil and testate amoeba analyses of the Klukva peatland // Tula region. Quat. Res. 2015. V. 83. P. 459–468.
22. *Мартыненко В.Б., Широких П.С., Миркин Б.М.* Синтаксономия коренных лесов Южно-Уральского региона и их горных аналогов // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. М., 2013. С. 67–129.
23. *Сергеев Л.И.* Зимостойкость лесообразующих пород и лесовозобновление в Башкирии // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии: Тез. докл. науч.-практ. конф. Уфа, 1974. С. 30–34.
24. *Кучеров С.Е., Кучерова С.В.* Усыхание дуба на юго-восточной границе ареала в связи с воздействием повреждающих факторов // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3-4. С. 1341–1343.
25. *Gagen M., Matthews N., Denman S.* et al. The tree ring growth histories of UK native oaks as a tool for investigating Chronic Oak Decline: An example from the Forest of Dean // Dendrochronologia. 2019. V. 55. P. 50–59.
26. *Ma W., Liang J., Cumming J.R.* et al. Fundamental shifts of central hardwood forests under climate change // Ecol. Model. 2016. V. 332. P. 28–41.
27. *Tomlinson I., Potter C.* “Too little, too late”? Science, policy and Dutch Elm Disease in the UK // J. of Historical Geography. 2010. V. 36. P. 121–131. <https://doi.org/10.1016/j.jhg.2009.07.003>
28. *Fisher M.C., Henk D.A., Briggs C.J.* et al. Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health // Nature. 2012. V. 48. P. 186–194.
29. *Nitschke C.R., Nichols S., Allen K.* et al. The influence of climate and drought on urban tree growth in Southeast Australia and the implications for future growth under climate change // Landsc. Urban Plan. 2017. V. 167. P. 275–287. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.06.012>
30. *Cannell M.G.R.* Spring frost damage on young *Picea sitchensis*. I. Occurrence of damaging frosts in Scotland compared with western North America // Forestry. 1984. V. 57. № 2. P. 159–175.
31. *Rammig A., Jönsson A.M., Hickler T.* et al. Impacts of changing frost regimes on Swedish forests: Incorporating cold hardiness in a regional ecosystem model // Ecological Modelling, 2010. V. 221. P. 303–313. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.05.014>
32. *Augspurger C.K.* Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing // Ecology. 2013. V. 94. P. 41–50. <https://doi.org/10.1890/12-0200.1>
33. *Muffler L., Beierkuhnlein C., Aas G.* et al. Distribution ranges and spring phenology explain late frost sensitivity in 170 woody plants from the Northern Hemisphere // Global Ecol. Biogeogr. 2016. V. 25. P. 1061–1071. <https://doi.org/10.1111/geb.12466>
34. *Bascietto M., Bajocco S., Mazzenga F., Matteucci D.G.* Assessing spring frost effects on beech forests in Central Apennines from remotely-sensed data // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. V. 248. P. 240–250.
35. *Von Oheimb G., Brunet J.* Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest // Acta Oecol. 2007. V. 31. P. 229–242. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.12.001>
36. *Abrams M.K., Orwig D.A., Dockry M.K.* Dendroecology and successional status of two contrasting old-growth oak forests in the Blue Ridge Mountains, U.S.A. // Can. J. Forest Res. 1997. V. 27. P. 994–1002.
37. *Reif A., Gärtner S.M.* Die natürliche Verjüngung der laubabwerfenden Eichen – arten Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.) – eine Literaturstudie mit besonderer Berücksichtigung der Waldweide // Waldökologie Online. 2007. Bd 5. S. 79–116.
38. *Putnam R.C., Reich P.B.* Climate and competition affect growth and survival of transplanted sugar maple

- seedlings along a 1700 km gradient // *Ecol. Monogr.* 2017. V. 87. P. 130–157.
39. Gao W.-Q., Liu J.-F., Xue Z.-M. et al. Geographical patterns and drivers of growth dynamics of *Quercus variabilis* // *Forest Ecology and Management.* 2018. V. 429. P. 256–266.
40. Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев Восточно-Европейских лесов // *Лесоведение.* 2017. №1. С. 45–52.
41. Venturas M., Nanos N., Gil L. The reproductive ecology of *Ulmus laevis* Pallas in a transformed habitat // *Forest Ecology and Management.* 2014. V. 312. P. 170–178.
42. Wozniwoda B., Krzyżanowska A., Dyderski M.K. et al. Propagule pressure, presence of roads, and microsite variability influence dispersal of introduced *Quercus rubra* in temperate *Pinus sylvestris* forest // *Forest Ecology and Management.* 2018. V. 428. P. 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.033>
43. Grant M.J., Waller M.P., Groves J.A. The Tiliadecline: vegetation change in lowland Britain during the mid and late Holocene // *Quat. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 394–408.
44. Hart J.L., Buchanan M.L., Clark S.L., Torreano S.J. Canopy accession strategies and climate-growth relationships in *Acer rubrum* // *Forest Ecology and Management.* 2012. V. 282. P. 124–132. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.033>
45. Корзунин М.Д., Цельникер Ю.Л. Модельный анализ современных ареалов лесных древесных пород на территории России и их вариаций при возможных изменениях климата // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.* 2010. Т. 23. С. 249–268.
46. Rustad L., Campbell J., Dukes J.S. et al. Changing Climate, Changing Forests: The Impacts of Climate Change on Forests of the Northeastern United States and Eastern Canada. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture // Forest Service, Northern Research Station, 2012. 48 p.
47. Park H., Jeong Su-J., Ho Ch.-H. et al. Nonlinear response of vegetation green-up to local temperature variations in temperate and boreal forests in the Northern Hemisphere // *Remote Sens. Environ.* 2015. V. 165. P. 100–108.
48. Wang X.-Y., Zhao C.-Y., Jia Q.-Y. Impacts of climate change on forest ecosystems in Northeast China // *Advances in Climate Change Research.* 2013. V. 4. P. 230–241. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1248.2013.230>
49. Butenschoen O., Scheu S. Climate change triggers effects of fungal pathogens and insect herbivores on litter decomposition // *Acta Oecologica.* 2014. V. 60. P. 49–56.
50. Brecka Aaron F.J., Shahi C., Chen Han Y.H. Climate change impacts on boreal forest timber supply // *Forest Policy and Economics.* 2018. V. 92. P. 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2018.03.010>
51. Keppel G., Van Niel K.P., Wardell-Johnson G.W. et al. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change // *Global Ecol. Biogeogr.* 2012. V. 21. P. 393–404.
52. Шевченко Н.Е., Смирнова О.В. Рефугиумы флористического разнообразия темнохвойных лесов Северного Урала как маркеры природной растительности восточно-европейской тайги // *Экология.* 2017. № 3. С. 171–177.
53. Kołaczek P., Gałka M., Apolinarska K. et al. A multiproxy view of exceptionally early postglacial development of riparian woodlands with *Ulmus* in the Dniester River valley, western Ukraine // *Rev. of Palaeobotany and Palynology.* 2018. V. 250. P. 27–43.

УДК 574.45

ЗИМНЕЕ ПОЧВЕННОЕ ДЫХАНИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ: СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ТРЕХ МЕТОДОВ ИЗМЕРЕНИЙ

© 2021 г. А. В. Панов^{а, *}, А. С. Прокушкин^а, Г. К. Зражевская^а, А. В. Урбан^а,
В. И. Зырянов^а, Н. В. Сиденко^а, М. Хайманн^{б, с}

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН — обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН,
Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28

^бИнститут биогеохимии общества Макса Планка, Германия 07745 Йена, ул. Ганса Кнолля, 10

^сУниверситет Хельсинки, Институт исследования атмосферных и наземных систем,
Финляндия 00560 Хельсинки, ул. Густава Хеллстремина, 26

*e-mail: alexey.v.panov@gmail.com

Поступила в редакцию 03.03.2020 г.

После доработки 04.06.2020 г.

Принята к публикации 30.06.2020 г.

Представлены результаты измерений зимнего почвенного дыхания, проведенных в ключевых экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири с использованием нескольких методических подходов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы и снега, расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров, оценка эмиссии CO₂ методом турбулентных пульсаций. Проанализированы величины дыхания, полученные разными методами измерений, с обсуждением значимости различий между ними, возможности и ограничений их применения. Приведены оценки значений дыхания почвы в зимний период для разных экосистем среднетаежной подзоны Сибири.

Ключевые слова: диоксид углерода, зимнее почвенное дыхание, закрытые динамические камеры, молекулярная диффузия газа, Eddy Covariance, Средняя Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059721020098

Среди биогенных потоков диоксида углерода (CO₂) его эмиссия с поверхности почвы — «почвенное дыхание» — наиболее мощный источник, ежегодно приносящий в атмосферу до 80 Пг углерода [1–3]. Дыхание почв в зимний период априори считалось исследователями незначительным из-за низкой температуры, доступности почвенной влаги, содержания лабильного углерода и прочих факторов, ингибирующих почвенные метаболические процессы. Однако первые же результаты исследований показали несостоятельность существующего взгляда [4–6]. В настоящее время отмечается, что в регионах с продолжительными периодами устойчивого снежного покрова зимнее почвенное дыхание в зависимости от типа ценоза и погодных условий составляет от 5 до 45% величины годовой эмиссии CO₂, формируемой растительным покровом и почвой [7–15]. Как следствие, оно выступает одним из важнейших и вместе с тем наименее учтенных компонентов углеродного баланса наземных экосистем, оценки которого востребованы для верификации существующих биогеохимических моделей [16–18].

Однако эта задача усложняется из-за отсутствия единого мнения о наиболее приемлемом методе измерений зимнего почвенного дыхания, для каждого из которых существуют свои преимущества и недостатки.

Цель настоящей работы — сравнительная оценка результатов измерений зимнего почвенного дыхания, проведенных в преобладающих экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири с использованием трех разных методических подходов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы и снега, расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров, оценка эмиссии CO₂ методом турбулентных пульсаций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен в среднетаежной подзоне Приенисейской Сибири вблизи п. Зотино (60° с.ш., 90° в.д.) Туруханского района Красноярского края. Тип климата — континентальный: суровая и снежная зима и умеренно теп-

Таблица 1. Характеристики участков наблюдений в экосистемах среднетаежной подзоны Сибири

Участок наблюдений	Преобладающие древесные породы	Метод измерений*	H_{snow} см	ρ_{snow} кг м ⁻³	Φ_{snow}
Смешанный лес	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.; <i>Populus tremula</i> L.	1, 2, 3	70.1	198.2	0.78
Сосняк лишайниковый	<i>Pinus sylvestris</i> L.	1, 2, 3, 4	76.3	191.9	0.79
Сосняк лишайниково-зелено-мошный	<i>Pinus sylvestris</i> L.	1, 2, 3	73.6	187.2	0.80
Темнохвойный лес	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.; <i>Picea obovata</i> Ledeb.	1, 2, 3, 4	79.1	211.6	0.77
Сосновый рям	<i>Pinus sylvestris</i> L.	1, 2, 3, 4	80	220.7	0.76

* 1 – F_{soil} ; 2 – F_{snow} ; 3 – F_{diff} ; 4 – F_{ec} .

лое и влажное лето. Рельеф местности представляет собой чередование уплощённых холмов, валов и грив. Особенности геоморфологии, литологии и климата приводят к значительной заболоченности территории. Более подробная характеристика района исследований представлена в работе [19].

Измерения проводили в рамках зимнего полевого эксперимента на базе Средне-Енисейского ОЭП Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Международная обсерватория ZOTTO) в период с 26.01.2018 г. по 06.02.2018 г. в пяти ключевых экосистемах района исследований (табл. 1), где вдоль 15–20-метровых трансект закладывали по 3 пробные площадки размером 1.5 × 1.5 м, на каждой из которых в трехкратной повторности проводили измерения почвенного дыхания двумя методами: 1) измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы (F_{soil}) и снега (F_{snow}); 2) расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров (F_{diff}). На трех стационарных постах круглогодичных измерений газообмена CO₂ [19], а именно в сосновом ряме, сосняке лишайниковом и темнохвойном лесу, в качестве третьего подхода к оценке эмиссионного потока диоксида углерода был использован метод турбулентных пульсаций (ТП, F_{ec}).

При оценке F_{soil} эмиссионный поток CO₂ измеряли непосредственно с поверхности почвы. Площадь удаления снега при этом была минимально необходимой для установки поливинилхлоридных (ПВХ) колец площадью 165 см² (Ø = 15.24 см) и внутренним объемом 1881 см³. Кольца устанавливали на поверхность почвы с заглублением на 1 – 2 см за сутки до начала измерений. Для максимального возможного сохранения микроклиматических условий отверстие в снеговом покрове закрывали теплоизоляционным материалом, а в кольца помещали снег, удаляемый непосредственно перед измерениями. Дыхание почвы определяли инфракрасным (ИК) газоанализатором закрытого типа LI-6400 (Li-Cor Inc., США) в трехкратной по-

вторности с параллельными измерениями температуры почвы (T_{soil}) на глубине 10 см.

Метод измерения потока F_{snow} отличался от F_{soil} тем, что эмиссию CO₂ оценивали с поверхности снежного покрова. Для устойчивого размещения камеры на поверхности снега система была снабжена дополнительным ПВХ экраном площадью 30 × 30 см согласно методическим рекомендациям, изложенным в работе [13], что минимизировало уплотнение снежного покрова при установке камеры и сохраняло заданный расчетный объем в закрытой динамической системе. Уравнения расчетов почвенного дыхания не различались для F_{soil} и F_{snow} .

Градиентный (диффузионный) метод оценки эмиссии CO₂ (F_{diff}) был основан на расчете молекулярной диффузии газа сквозь толщу снежного покрова согласно первому закону диффузии Фика:

$$F_{\text{diff}} = -\Phi t D (dc/dz). \quad (1)$$

Здесь dc/dz , $\mu\text{моль моль}^{-1} \text{м}^{-1}$ – градиент концентрации CO₂ между двумя точками измерений, где поток частиц вещества пропорционален градиенту потенциала; Φ – порозность снега; t – индекс кривизны; D – коэффициент диффузии газа ($\text{м}^2 \text{с}^{-1}$), подлежащий корректировке по температуре (T) и давлению (P):

$$D \times 10^{-4} = D_c (P_0/P_{\text{snow}}) (T_{\text{snow}}/T_0)^\alpha, \quad (2)$$

где D_c – константа диффузии CO₂ в воздухе ($0.138 \times 10^{-4} \text{м}^2 \text{с}^{-1}$) при стандартной температуре воздуха ($T_0 = 273 \text{К}$) и атмосферном давлении ($P_0 = 101.3 \text{кПа}$); T_{snow} и P_{snow} – температура и давление в толще снега; $\alpha = 1.81$ – теоретический коэффициент [20].

Концентрацию диоксида углерода ($\mu\text{моль моль}^{-1}$) в профиле снежного покрова измеряли ИК датчиком CO₂ GMP-222 с индикатором измерений MI70 (Vaisala Oyj, Финляндия). Шаг измерений составлял 10 см на всю глубину снеговой колонки. Полученные результаты были скорректирова-

ны по значениям температуры (T_{snow}) и давления (P_{snow}). Измерение T_{snow} по градиенту проводили с помощью датчика температуры TR-52 (T&D corp., Япония). Датчики CO_2 и температуры заглубляли в толщу снега не менее чем на 50 см. Эффект адвективного переноса, отмеченный в работе [20], был исключен проведением измерений в безветренную погоду. На участках отбирали керны снега ($n = 3$) для определения его плотности (ρ_{snow}) в лаборатории. На основе значений плотности снега и стандартной плотности льда были рассчитаны порозность снега (Φ) и индекс кризисности (t):

$$\Phi = 1 - (\rho_{\text{snow}}/\rho_{\text{ice}}); \quad (3)$$

$$t = 1 - (1 - \Phi)^{2/3}, \quad (4)$$

где ρ_{snow} — плотность снега; $\rho_{\text{ice}} = 917 \text{ кг м}^{-3}$.

Величины почвенного дыхания, измеренные методом турбулентных пульсаций (F_{ec}), были усреднены за весь период полевых исследований (26.01 — 06.02.2018 г.) для трех выше приведенных экосистем (см. табл. 1). Метод турбулентных пульсаций (“Eddy Covariance”) [21, 22] основан на измерении высокочастотных (5–20 Гц) колебаний: 1) трех компонентов скорости ветра: двух — по горизонтальным осям (u , v), перпендикулярным друг другу, и одной — по вертикальной оси (w); 2) температуры воздуха и 3) концентрации CO_2 и H_2O в атмосферном воздухе. Измерения компонентов (1) и (2) проводили с помощью ультразвуковых 3-D анемометров-термометров: METEK USA-1 (METEK GmbH, Германия), Gill R3-50 (Gill Instruments, Великобритания), а (3) — ИК газоанализаторами закрытого типа: LI-7200 и LI-7210 (Li-Cor Inc., США). При расчете эмиссии CO_2 методом ТП горизонтальный ветровой компонент u' , отражающий изменения скорости ветра под пологом леса и адвекцию газа сквозь снежный покров [20], выступал индикатором формирования кинетической энергии турбулентности. При усреднении и расчетах почвенного дыхания, согласно алгоритму Райхштайна [23], использовали величины обменных потоков CO_2 выше минимального порогового значения $u' \geq 0.2 \text{ м/с}$.

Статистическую обработку результатов измерений проводили на основе программных пакетов Statistica 12 (StatSoft, США) и StatPlus 7 (AnalystSoft, Канада).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительная оценка результатов измерений зимнего почвенного дыхания, полученных разными методами

В табл. 2 приведены результаты измерений почвенного дыхания, проведенных в зимний период 2018 г. в экосистемах среднетаежной подзо-

ны Приенисейской Сибири с использованием трех методов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы (F_{soil}) и снега (F_{snow}); расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров (F_{diff}); оценка эмиссии CO_2 методом ТП (F_{ec}). В целом двухфакторный дисперсионный анализ значений дыхания, полученных с применением разных методов измерений для всей выборки исследуемых экосистем, показал наличие статистически значимых различий как между участками наблюдений ($F = 18.66$; $p = 0.00000$), так и методами измерений ($F = 29.72$; $p = 0.00000$). В ходе парных множественных сравнений групповых средних значений для участков наблюдений посредством апостериорного критерия Бонферрони (табл. 3) отмечено, что результаты измерений статистически различаются между участками смешанного леса и сосняка лишайниково-зеленомошного, а для соснового рьяма обнаружены значимые различия в величинах дыхания со всеми биотопами, за исключением темнохвойного леса.

Значения величин дыхания на участках темнохвойного леса и сосняка лишайниково-зеленомошного различаются, но не отличаются от показателей, наблюдаемых в смешанном лесу и сосняке лишайниковом. В свою очередь различие величин дыхания в сосняке лишайниковом и смешанном лесу статистически значимо, но отсутствует при сравнении со значениями в сосняке лишайниково-зеленомошном. При парных множественных сравнениях групповых средних величин между методами измерений (см. табл. 3) отмечены статистически значимые различия для групп $F_{\text{diff}} - F_{\text{ec}}$ ($p = 0.00000$), $F_{\text{ec}} - F_{\text{snow}}$ ($p = 0.00000$), $F_{\text{ec}} - F_{\text{soil}}$ ($p = 0.00000$) и $F_{\text{snow}} - F_{\text{soil}}$ ($p = 0.00386$) и их отсутствие в группах $F_{\text{diff}} - F_{\text{snow}}$ и $F_{\text{diff}} - F_{\text{soil}}$.

Среднее значение F_{soil} для всей выборки экосистем составляет $0.97 \pm 0.29 \text{ моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, что на 10% выше средних показателей F_{snow} ($F_{\text{snow}}/F_{\text{soil}} = 0.9$) и на 20% выше F_{diff} ($F_{\text{diff}}/F_{\text{soil}} = 0.8$) (см. табл. 2). Полученные нами отношения ниже 3-кратных различий, отмеченных Макдауэллом с соавт. [13] для участка соснового леса с примесью листопадных пород деревьев в северном Айдахо (США) и предполагавших переоценку F_{soil} за счет латеральной диффузии CO_2 , возникающей при удалении снежного покрова. Мы не наблюдали подобного эффекта, что могло быть обусловлено большей порозностью снега (см. табл. 1) в сравнении со значением 0.4, приводимом в работе [13], и значительно меньшим градиентом CO_2 в толще снега (рис. 1) в сравнении с диапазоном 2000–3000 моль моль^{-1} , отмеченным в исследованиях [15, 24]. Исходя из опыта применения F_{soil} в нашей работе, можно отметить, что технически данный метод более ориентирован на оценку пространственной изменчи-

Таблица 2. Зимнее почвенное дыхание в экосистемах среднетаежной подзоны Сибири

Участок наблюдений	F_{soil}	F_{snow}	F_{diff}	F_{ec}	F_{snow}/F_{soil}	F_{diff}/F_{soil}	F_{snow}/F_{diff}
Смешанный лес	<u>0.65</u>	<u>0.79</u>	<u>0.26</u>	н/д	1.2	0.4	2.1
	0.05	0.23	0.05				
Сосняк лишайниковый	<u>0.79</u>	<u>0.84</u>	<u>0.58</u>	<u>0.21</u>	1.1	0.7	1.5
	0.09	0.07	0.07	0.07			
Сосняк лишайниково-зеленомошный	<u>1.06</u>	<u>0.95</u>	<u>1.47</u>	н/д	0.9	1.4	0.7
	0.09	0.29	0.11				
Темнохвойный лес	<u>0.94</u>	<u>0.72</u>	<u>0.80</u>	<u>0.32</u>	0.8	0.7	0.9
	0.26	0.20	0.13	0.08			
Сосновый рям	<u>1.41</u>	<u>0.71</u>	<u>1.04</u>	<u>0.12</u>	0.5	1.0	0.7
	0.49	0.31	0.19	0.06			
Среднее	<u>0.97</u>	<u>0.80</u>	<u>0.83</u>	<u>0.22</u>	0.9	0.8	1.2
	0.29	0.10	0.46	0.09			

Примечание. Над чертой – μ , под чертой – σ ; н/д – нет данных.

Таблица 3. Парные сравнения групповых средних значений дыхания с использованием критерия Бонферрони

Фактор	Сравниваемые группы									
	Между группами: участок наблюдений									
Участок*	1 – 2	1 – 3	1 – 4	1 – 5	2 – 3	2 – 4	2 – 5	3 – 4	3 – 5	4 – 5
p -значение**	0.06289	0.00342	0.00038	0.03074	1.00000	1.00000	0.00000	1.00000	0.00000	0.00000
Метод	Внутри групп: участок наблюдений									
	1 – 2	1 – 3	1 – 4	1 – 5	2 – 3	2 – 4	2 – 5	3 – 4	3 – 5	4 – 5
F_{diff}	1.00000	0.08289	0.00048	0.05835	1.00000	0.03976	0.00032	0.69360	0.00000	0.00000
F_{ec}	1.00000	1.00000	н/д	н/д	1.00000	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
F_{snow}	1.00000	1.00000	1.00000	0.22792	1.00000	1.00000	0.29050	1.00000	1.00000	1.00000
F_{soil}	0.00015	0.00000	0.00000	0.00979	1.00000	0.08156	1.00000	1.00000	0.13845	0.00213
p -значение	Между группами: метод измерений									
	$F_{diff} - F_{ec}$	$F_{diff} - F_{snow}$	$F_{diff} - F_{soil}$	$F_{ec} - F_{snow}$	$F_{ec} - F_{soil}$	$F_{snow} - F_{soil}$				
	0.00000	0.12049	1.00000	0.00000	0.00000	0.00386				
Участок	Внутри групп: метод измерений									
	$F_{diff} - F_{ec}$	$F_{diff} - F_{snow}$	$F_{diff} - F_{soil}$	$F_{ec} - F_{snow}$	$F_{ec} - F_{soil}$	$F_{snow} - F_{soil}$				
1	0.00001	0.18760	0.07918	0.00094	0.00000	0.00000				
2	0.06101	1.00000	1.00000	0.05252	0.00046	0.26896				
3	0.21470	0.31429	0.68470	0.00032	0.00109	1.00000				
4	н/д	0.00369	0.06371	н/д	н/д	1.00000				
5	н/д	0.00007	0.00212	н/д	н/д	1.00000				

* 1 – сосновый рям; 2 – темнохвойный лес; 3 – сосняк лишайниковый; 4 – смешанный лес; 5 – сосняк лишайниково-зеленомошный.

** Различия значимы при $p < .05000$ (выделено жирным шрифтом).

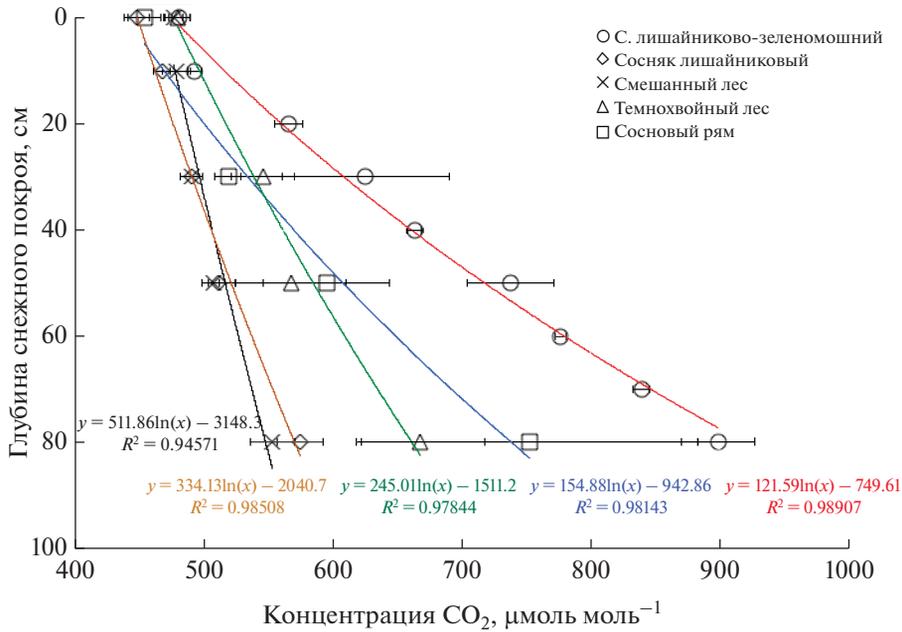


Рис. 1. Градиент концентрации диоксида углерода в толще снежного покрова на участках наблюдений в экосистемах.

ности дыхания в пределах одного или нескольких биотопов, но не предполагает систематических измерений на одной и той же выбранной точке из-за нарушения микроклиматических условий (промерзание почвы при удалении снега). Вместе с тем метод F_{soil} следует считать контрольным для альтернативных методов измерений дыхания.

В отличие от F_{soil} оценка дыхания с поверхности снега (F_{snow}) предотвращает его нарушение и при статичном пуле CO_2 (до выпадения свежего снега) должна обеспечивать достоверность результатов [13] с сохранением простоты измерений. В ходе экспериментов установлено (см. табл. 2), что среднее значение F_{snow} для исследуемых экосистем составляет 0.80 ± 0.10 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. За исключением соснового рьяма, где наблюдалось наиболее существенное расхождение значений F_{snow} и F_{soil} , различие на остальных участках наблюдений достигает 20% как в сторону увеличения величин ($F_{snow}/F_{soil} = 1.2$), так и их снижения ($F_{snow}/F_{soil} = 0.8$). В свою очередь отношение F_{snow}/F_{diff} варьирует от 0.7 до 2.1, что входит в диапазон 0.2–5.5, представленный в работе [25], но в среднем выше величин 0.37 [26] и 1.03 [13]. Так, в работе Г. Винстона с соавт. [25] широкий диапазон значений F_{snow}/F_{diff} объясняется мозаичностью снежного покрова, а М. Маст с соавт. [26] выделяют проблему недостаточной герметизации между камерой и снегом, предлагая увеличить время измерений до получаса, что в свою очередь может выступать причиной занижения потока. В целом статистически значимые различия значе-

ний с контрольным F_{soil} как для всей выборки экосистем (см. табл. 3), так и отдельных участков наблюдений, за исключением соснового рьяма ($p = 0.00000$), ограничивают возможность применения метода F_{snow} для измерений зимнего дыхания, по крайней мере в рамках маршрутных исследований, не предполагающих верификации полученных результатов определением контрольных значений F_{soil} .

Метод оценки эмиссии CO_2 при расчете молекулярной диффузии газа сквозь снег (F_{diff}) почти полностью исключает фактор нарушения снежного покрова [27], но основан на ряде допущений. Оценка F_{diff} предполагает наличие статичного пула CO_2 в толще снега и требует высокой точности и повторности измерений Φ и t , что, согласно [28], служит основным источником ошибки в расчетах диффузии газа в связи с неоднородной структурой снега [25]. Среднее значение F_{diff} для участков наблюдений в разных биотопах достигает 0.83 ± 0.46 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ (см. табл. 2). Высокое стандартное отклонение F_{diff} косвенно подтверждает необходимость использования большой выборки измерений для адекватной оценки диффузии газа сквозь снежный покров. По результатам наших наблюдений, наиболее существенное (до 60%) снижение величины F_{diff} в сравнении с F_{soil} отмечено в смешанном типе леса с минимальным среди всех участков градиентом CO_2 в толще снега (75 $\mu\text{моль моль}^{-1}$) (см. рис. 1), и наоборот, повышение значений дыхания на 40% ($F_{diff}/F_{soil} = 1.4$) наблюдается на участке в сосняке

лишайниково-зеленомошном с наибольшим градиентом газа ($415 \text{ } \mu\text{моль моль}^{-1}$). Очевидно, это обусловлено методическими ограничениями при расчете диффузии газа сквозь снег: отсутствие или низкий градиент и высокая порозность снега, приводящие к занижению значений F_{diff} , и наоборот, высокий градиент и более низкий Φ_{snow} , формирующие латеральную диффузию CO_2 и переоценку потока. Так, на участке соснового рьяма, где величины F_{soil} и F_{diff} близки по значениям ($F_{\text{diff}}/F_{\text{soil}} = 1.0$), и в меньшей степени в сосняке лишайниково-зеленомошном положительные температуры почвы (рис. 2) могли приводить к частичному протаиванию нижних горизонтов снега и образованию линз льда (диффузионных барьеров), обуславливая фрагментарные изменения Φ_{snow} , что также методически не учитывается при расчете F_{diff} [15].

Вместе с тем отсутствие статистически значимых различий в группе $F_{\text{diff}} - F_{\text{soil}}$ между экосистемами и для отдельных участков наблюдений (см. табл. 3), за исключением сосняка лишайниково-зеленомошного ($p = 0.00212$), позволяет рассматривать метод F_{diff} в качестве возможной альтернативы измерениям динамическими камерами с поверхности почвы, но предполагает высокую точность и повторность измерений характеристик снега и стационарный характер наблюдений. При выполнении данных условий использование F_{diff} может дать возможность для систематических оценок зимнего дыхания в пределах одних и тех же выбранных точек наблюдений.

Значения величин зимнего дыхания, полученные методом ТП (F_{ec}), на 75–80% ниже результатов измерений другими методами. Так, средний показатель F_{ec} для выбранных экосистем не превышает $0.22 \pm 0.09 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Значительное расхождение значений F_{ec} с результатами альтернативных методов измерений дыхания прослеживалось целым рядом авторов [29–31]. В частности, отмечается [6], что базовая неточность оценки дыхания методом ТП может достигать 10–15%, результаты в существенной степени зависят от турбулентных флуктуаций вертикальной скорости ветра [20] и возможно систематическое занижение потока CO_2 за счет подавленной или прерывистой турбулентности атмосферы над поверхностью земли [21, 31, 32]. В целом значимые различия величин в группе $F_{\text{ec}} - F_{\text{soil}}$, отмеченные для всей выборки экосистем ($p = 0.00000$) и отдельных участков (см. табл. 3), и существенное занижение потока ограничивают его использование для оценки дыхания в зимний период.

Сравнительная оценка интенсивности зимнего почвенного дыхания в экосистемах среднетаежной подзоны Сибири

Интенсивность зимнего дыхания в исследуемых экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири в зависимости от метода измерений (F_{soil} , F_{snow} , F_{diff}) варьирует в диапазоне от 0.549 ± 0.26 до $1.16 \pm 0.13 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ при среднем значении $0.86 \pm 0.37 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. На всех участках наблюдений температура почвы на глубине 10 см (T_{soil}) была существенно выше порогового диапазона $-5...-7^\circ\text{C}$, когда, согласно П. Бруксу с соавт. [33], недостаток почвенной влаги лимитирует почвенные метаболические процессы. Наименьшие средние величины дыхания почвы наблюдаются в смешанном типе леса и сосняке лишайниковом (см. табл. 2, рис. 2), где отмечены наиболее низкие температуры почвы. Показатели эмиссии CO_2 в сосняке лишайниковом (см. табл. 2) близки к значениям F_{soil} ($0.7 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), полученным в работе [34] в сходное время измерений (конец января) на участке с доминированием сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.) (Монтана, США), но величины F_{snow} несколько выше – на уровне 0.6 и $0.5 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ соответственно для участков леса с преобладанием сосны Банка (*Pinus banksiana* Lamb.) в провинции Манитоба (Канада) [6] и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) непосредственно в нашем районе исследований [35]. Различие со значениями F_{snow} , представленными в работе О.Б. Шибистовой с соавт. [35] на уровне $0.5 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, очевидно, связано с более поздним временем измерений – перед сходом снежного покрова (первая декада мая), когда температура почвы выше, а порозность значительно ниже и в толще снега отмечается наличие линз и горизонтов льда. Такие диффузионные барьеры формируют существенный градиент CO_2 , препятствуя его транспорту на поверхность [15, 36], и при измерении потока с поверхности снега (F_{snow}) могут занижать итоговые значения [25, 26, 37]. Так, в работе [38] отмечено увеличение градиента CO_2 от $50 \text{ } \mu\text{моль моль}^{-1}$ в зимний период до $830 \text{ } \mu\text{моль моль}^{-1}$ весной, перед сходом снега.

При сравнении результатов измерений дыхания динамическими камерами и методом ТП (см. табл. 2) обнаружено, что среднее значение F_{ec} в сосняке лишайниковом (*Pinus sylvestris* L.) существенно ниже F_{soil} и F_{snow} и находится на уровне $0.21 \pm 0.07 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, что не противоречит данным работ [35, 39, 40]. Близкие значения F_{ec} ($0.15\text{--}0.18 \text{ } \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) в период отсутствия вегетации – с ноября по март, наблюдались для участка с доминированием сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.) [34]. В свою очередь для смешанного леса с преобладанием в со-

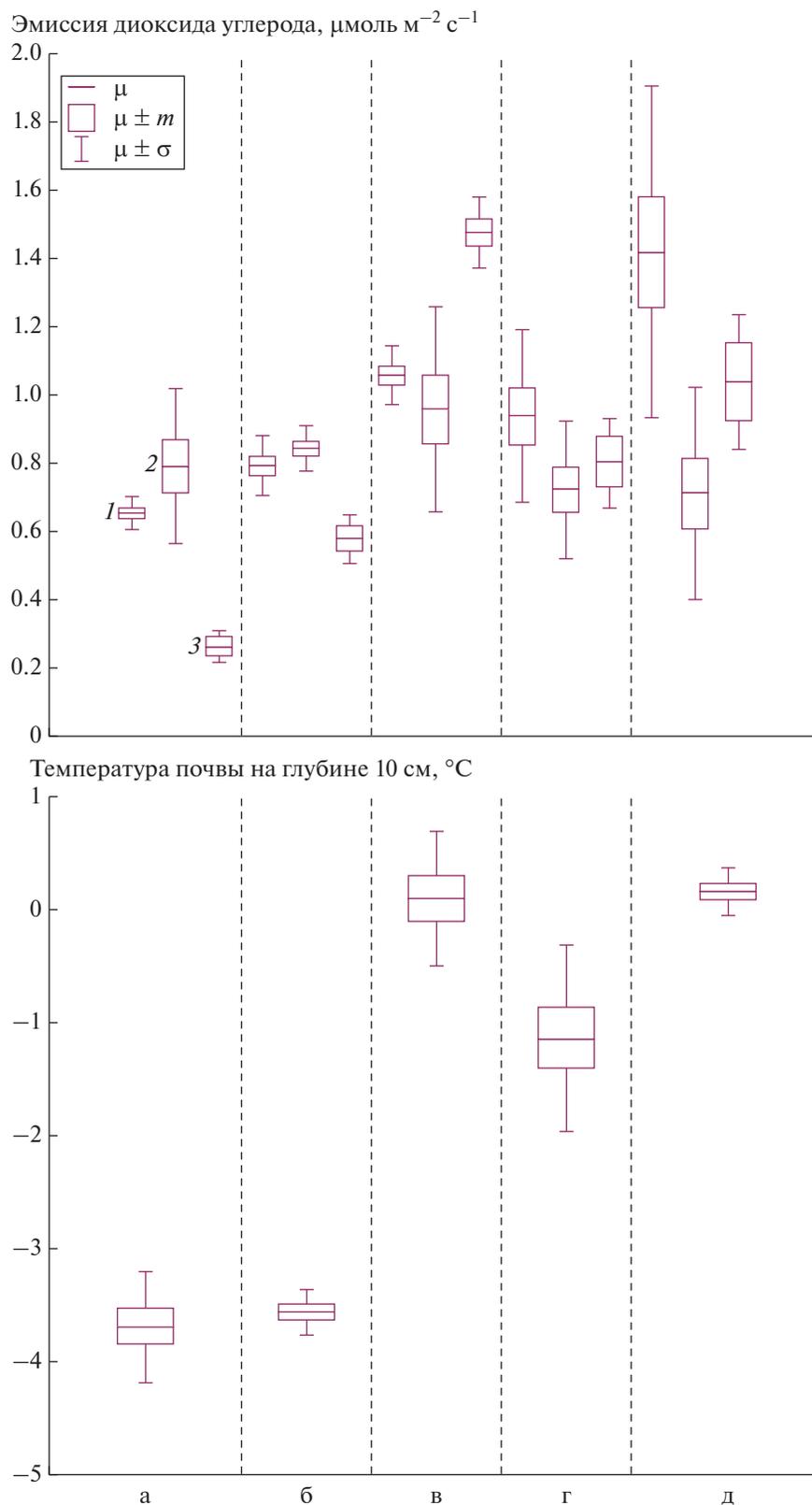


Рис. 2. Эмиссия диоксида углерода на участках наблюдений в экосистемах: а – смешанный лес; б – сосняк лишайниковый; в – сосняк лишайниково-зеленомошный; г – темновойный лес; д – сосновый рям, и температура почвы на глубине 10 см: 1 – F_{soil} ; 2 – F_{snow} ; 3 – F_{diff} .

ставе листопадных пород деревьев [15] F_{ec} отмечен на уровне $0.7 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, что обусловлено существенно меньшей степенью континентальности и более мягким климатом в районе (Мичиган, США), где проводили исследования Б. Сеок с соавт. Однако сходные по величине значения F_{ec} наблюдались и непосредственно в районе наших исследований на участке смешанного леса с преобладанием в породном составе пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), а также на участке с доминированием березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) [41], где значения F_{ec} достигали 0.7 и $0.9 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ соответственно. Данные величины даже выше полученных нами результатов измерений динамическими камерами (см. табл. 2, рис. 2), однако они отмечались К. Рёзер с соавт. [41] в октябре, непосредственно после прекращения физиологической активности растительного покрова, что допускает дальнейшее снижение потока.

Более высокие значения дыхания (см. табл. 2, рис. 2) наблюдаются на участке темнохвойного леса со слабоотрицательной T_{soil} , что достаточно близко к величинам $0.9\text{--}1.2 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ при T_{soil} около 0°C для насаждения с доминированием ели черной (*Picea mariana* Mill.) [7]. В свою очередь на участке темнохвойного леса с преобладанием в породном составе пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) (Вайоминг, США) [13] с более низкой T_{soil} ($-1.4\text{--}-1.8^\circ\text{C}$) значения F_{soil} и F_{snow} ниже представленных величин и варьируют в диапазонах $0.66\text{--}0.69 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ и $0.39\text{--}0.47 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ соответственно. Однако для насаждения с преобладанием ели Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.) в той же работе [13], в которой отмечались уже более высокие температуры почвы ($-0.13\text{--}-0.20^\circ\text{C}$), поток F_{soil} возрастает до $1.57\text{--}1.67 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, а F_{snow} остается на уровне $0.30\text{--}0.60 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Среднее значение F_{ec} в темнохвойном насаждении существенно ниже величин прямых измерений динамическими камерами и не превышает $0.32 \pm 0.08 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ (см. табл. 2), что находится в диапазоне F_{ec} от 0.1 до $0.4 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ [42], представленном для участка леса с преобладанием в породном составе пихты шершавоплодной (*Abies lasiocarpa* Nutall), ели Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.), и близко со средним значением $0.4 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ для ельника мелкотравно-зеленомошного на территории Валдайского национального парка [43]. Для насаждения с доминированием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) [41] величины F_{ec} выше и находятся на уровне $0.6\text{--}0.8 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, но

отмечены вскоре после окончания вегетационного сезона и могли быть завышенными.

На участках наблюдений со значениями T_{soil} выше нуля почвенное дыхание резко возрастает, что было отмечено в исследовании [26], а позднее в работе [42] выявлено 6-кратное увеличение интенсивности дыхания при переходе температуры почвы выше нулевой отметки на $0.3\text{--}0.5^\circ\text{C}$. В ходе наших экспериментов наибольшие показатели выделения CO_2 наблюдаются на участках сосняка лишайниково-зеленомошного и соснового рьяма (см. табл. 2, рис. 2) с положительными T_{soil} , что подтверждается рядом других исследований. Так, резкое увеличение зимнего дыхания при положительных температурах почвы приводится для северного Айдахо (США) [13], где на участке соснового леса с примесью листопадных пород деревьев, преобладанием в породном составе сосны желтой (*Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws.), пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*), лиственницы западной (*Larix occidentalis* Nutt.), пихты великой (*Abies grandis* (D. Don ex Lamb.) Lindl.) и березы бумажной (*Betula papyri-fera* Marsh.) наблюдалось возрастание потока F_{soil} от 1.86 до $2.54 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ и F_{snow} от 0.67 до $0.77 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ при повышении T_{soil} на 0.15°C — от 0.94 до 1.09°C . Еще более высокие зимние значения F_{soil} (до $2.6 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$) при положительных температурах почвы приведены для участка торфяного болота в Бебжанском национальном парке (Польша) в работе [44]. Вместе с тем среднее значение F_{ec} на участке соснового рьяма по результатам наших исследований не превышает $0.12 \pm 0.06 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, что несколько ниже зимних показателей F_{ec} для участков сфагнового болота на европейской территории России ($0.3 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$) [45], Европейском Северо-Востоке России ($0.3\text{--}0.4 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$) [46] и непосредственно в районе наших исследований ($0.3\text{--}0.5 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$) [40].

Таким образом, впервые проведены сравнительные исследования зимнего дыхания в преобладающих экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири с применением разных методических подходов: измерение дыхания закрытыми динамическими камерами с поверхности почвы (F_{soil}) и снега (F_{snow}), расчет молекулярной диффузии газа сквозь снежный покров (F_{diff}) и оценка эмиссии CO_2 методом турбулентных пульсаций (F_{ec}). Отмечены статистически значимые различия как между участками наблюдений ($F = 18.66; p = 0.00000$), так и методами измерений ($F = 29.72; p = 0.00000$), при этом для отдельных биотопов и сравниваемых методов различия могут быть незначимы, что и определяет ситуативные возможности и ограничения в их применении.

Метод F_{soil} следует считать контрольным для верификации значений дыхания, полученных

альтернативными методами измерений. Именно применение F_{soil} планируется нами в дальнейших работах. Вместе с тем выявленное отсутствие значимых различий в группе $F_{\text{diff}} - F_{\text{soil}}$ для выборки экосистем позволяет рассматривать метод F_{diff} в качестве возможной альтернативы измерениям динамическими камерами с поверхности почвы. При этом если F_{soil} технически более ориентирован на оценку пространственной изменчивости дыхания в пределах одного или нескольких биотопов и не предполагает систематических измерений на одной и той же выбранной точке из-за нарушения микроклиматических условий, то F_{diff} может дать возможность для систематических оценок зимнего дыхания на выбранных точках наблюдений, но предусматривает высокую точность и повторность измерений характеристик снега и стационарный характер наблюдений.

Интенсивность зимнего дыхания в экосистемах среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири в зависимости от метода измерений варьирует в диапазоне от 0.549 ± 0.26 до 1.16 ± 0.13 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ при среднем значении 0.86 ± 0.37 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. В результате сопоставления показателей интенсивности зимнего дыхания для разных экосистем с их средними значениями за вегетационный сезон (например [47]) отмечено, что зимний эмиссионный поток CO_2 в районе исследований варьирует от 8 до 45% от его летних значений в зависимости от биотопа. При этом наибольшая активность приходится на долю болотных экосистем, сохраняющих интенсивность зимнего дыхания на уровне 45% от летней эмиссии CO_2 , и несколько меньшие значения (20–30%) отмечены на участках в темнохвойном и сосновых лесах. Насаждения с преобладанием листопадных пород деревьев, стабильно демонстрирующие наибольшие значения эмиссионного потока CO_2 в течение вегетационного сезона, в зимний период наименее активны (8% от летних показателей дыхания).

Продолжение работ по изучению зимнего дыхания и планируемое в дальнейшем сопряжение оценок, полученных для ключевых экосистем в районе обсерватории ЗОТТО, с рассчитанными классами земной поверхности и их относительным вкладом в вариации концентраций парниковых газов в приземной атмосфере в зоне охвата измерений (“футпринта”) обсерватории [19, 48] позволят определить долю зимней почвенной эмиссии экосистем в регистрируемой динамике содержания диоксида углерода в атмосфере.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда науки в рамках научного проекта № 18-45-243003 “Дыхание лесов Сибири: региональный анализ стоков и источников углерода атмосферы в экосистемах ключевых био-

климатических зон бассейна р. Енисей”, Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научных проектов № 18-05-00235 А, № 18-05-60203 Арктика и Общества Макса Планка (Германия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Schlesinger W.H., Andrews J.A.* Soil respiration and the global carbon cycle // *Biogeochemistry*. 2000. V. 48. № 1. P. 7–20.
2. *Raich J.W., Potter C.S., Bhagawati D.* Interannual variability in global soil respiration, 1980–94 // *Glob. Chang. Biol.* 2002. V. 8. № 8. P. 800–812.
3. *Bond-Lambert B., Thomson A.* Temperature-associated increases in the global soil respiration record // *Nature*. 2010. V. 464. P. 579–582.
4. *Sommerfeld R.A., Mosier A.R., Musselman R.C.* CO_2 , CH_4 and N_2O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets // *Nature*. 1993. V. 361. P. 140–142.
5. *Zimov S.A., Davidov S.P., Voropaev Y.V.* et al. Siberian CO_2 efflux in winter as a CO_2 source and cause of seasonality in atmospheric CO_2 // *Climatic Change*. 1996. V. 33. № 1. P. 111–120.
6. *Goulden M.L., Daube B.C., Fan S.-M.* et al. Physiological responses of a black spruce forest to weather // *J. Geophys. Res.* 1997. V. 102. P. 28987–28996.
7. *Winston G.C., Sundquist E.T., Stephens B.B., Trumbore S.E.* Winter CO_2 fluxes in a boreal forest // *J. Geophys. Res.* 1997. V. 102. № D24. P. 795–804.
8. *Кудеяров В.Н., Курганова И.Н.* Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, моделирование, общие оценки // *Почвоведение*. 2005. № 9. С. 1112–1121.
9. *Карелин Д.В.* Функционирование криогенных экосистем Северной Евразии и Аляски: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 56 с.
10. *Сапронов Д.В.* Многолетняя динамика эмиссии CO_2 из серых лесных и дерново-подзолистых почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 21 с.
11. *Курганова И.Н.* Эмиссия и баланс диоксида углерода в наземных экосистемах России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2010. 50 с.
12. *Merbold L., Rogiers N., Eugster W.* Winter CO_2 fluxes in a sub-alpine grassland in relation to snow cover, radiation and temperature // *Biogeochemistry*. 2012. V. 111. P. 287–302.
13. *McDowell N.G., Marshall J.D., Hooker T.D., Musselman R.* Estimating CO_2 flux from snowpacks at three sites in the Rocky Mountains // *Tree Physiol.* 2000. V. 20. P. 745–753.
14. *Larsen K.S., Ibrom A., Jonasson S.* et al. Significance of cold-season respiration and photosynthesis in a subarctic heath ecosystem in northern Sweden // *Global Change Biol.* 2007. V. 13. № 7. P. 1498–1508.
15. *Seok B., Helmig D., Williams M.W.* et al. An automated system for continuous measurements of trace gas fluxes through snow: an evaluation of the gas diffusion meth-

- od at a subalpine forest site, Niwot Ridge, Colorado // *Biogeochemistry*. 2009. V. 95. № 1. P. 95–113.
16. *Замолодчиков Д.Г.* Баланс углерода в тундровых и лесных экосистемах России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 61 с.
 17. *Wang T., Ciais P., Piao S.L.* et al. Controls on winter ecosystem respiration in temperate and boreal ecosystems // *Biogeosciences*. 2011. V. 8. № 7. P. 2009–2025.
 18. *Kittler F., Eugster W., Foken T.* et al. High-quality eddy-covariance CO₂ budgets under cold climate conditions // *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 2017. V. 122. P. 2064–2084.
 19. *Heimann M., Schulze E.-D., Winderlich J.* et al. The Zotino tall tower observatory (ZOTTO): quantifying large scale biogeochemical changes in Central Siberia // *Nova Acta Leopoldina*. 2014. V. 399. P. 51–64.
 20. *Bowling D.R., Massman W.J.* Persistent wind-induced enhancement of diffusive CO₂ transport in a mountain forest snowpack // *J. Geophys. Res.* 2011. V. 116. P. 1–15.
 21. *Baldocchi D.D.* Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: Past, present and future // *Global Change Biol.* 2003. V. 9. № 4. P. 479–492.
 22. *Burba G.* Eddy covariance method for scientific, industrial, agricultural and regulatory applications: a field book on measuring ecosystem gas exchange and areal emission rates. Li-Cor Biosciences, Lincoln, NE, USA, 2013. 331 p.
 23. *Reichstein M., Falge E., Baldocchi D.* et al. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm // *Glob. Chang. Biol.* 2005. V. 11. № 9. P. 1424–1439.
 24. *Massman W., Sommerfeld R.A., Mosier A.R.* et al. A model investigation of turbulence-driven pressure-pumping effects on the rate of diffusion of CO₂, N₂O and CH₄ through layered snowpacks // *J. Geophys. Res.* 1997. V. 102. № D15. P. 18851–18863.
 25. *Winston G.C., Stephens B.B., Sundquist E.T.* et al. Seasonal variability in CO₂ transport through snow in a boreal forest: biogeochemistry of seasonally snow-covered catchments / Eds. Tonnessen K.A., Williams M.W. and Tranter M. IAHS Publ., 1995. P. 61–70.
 26. *Mast M.A., Wickland K.P., Striegl R.T., Clow D.W.* Winter fluxes of CO₂ and CH₄ from subalpine soils in Rocky Mountain National Park, Colorado // *Global Biogeochem. Cycles*. 1998. V. 12. P. 607–620.
 27. *Seok B., Helmig D., Liptzin D.* et al. Snowpack-atmosphere gas exchanges of carbon dioxide, ozone, and nitrogen oxides at a hardwood forest site in northern Michigan // *Elementa: Science of the Anthropocene*. 2015. V. 3. P. 1–20.
 28. *Sommerfeld R.A., Massman W.J., Musselman R.C., Mosier A.R.* Diffusional flux of CO₂ through snow: spatial and temporal variability among alpine–subalpine sites // *Global Biogeochem. Cycles*. 1996. V. 10. № 3. P. 473–482.
 29. *Norman J.M., Kucharik C.J., Gower S.T.* et al. A comparison of six methods for measuring soil surface carbon dioxide fluxes // *J. Geophysical Res.* 1998. V. 102. № D24. P. 28771–28777.
 30. *Law B.E., Baldocchi D.D., Anthoni P.M.* Below canopy and soil CO₂ fluxes in a ponderosa pine forest // *Agric. For. Meteorol.* 1999. V. 94. P. 171–188.
 31. *Janssens I.A., Kowalski A.S., Caulemans R.* Forest floor CO₂ fluxes estimated by eddy covariance and chamber-based model // *Agric. For. Meteorol.* 2001. V. 106. № 1. P. 61–69.
 32. *Курбацкий А.Ф., Курбацкая Л.И.* RANS-моделирование перемежающейся турбулентности в термически стратифицированном пограничном слое // *Прикладная механика и техническая физика*. 2013. Т. 54. № 4. С. 55–67.
 33. *Brooks P.D., Schmidt S.K., Williams M.W.* Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: environmental controls and relationship to intersystem C and N fluxes // *Oecologia*. 1997. V. 110. P. 403–413.
 34. *Rains F.A., Stoy P.C., Welch C.M.* et al. A comparison of methods reveals that enhanced diffusion helps explain cold-season soil CO₂ efflux in a Lodgepole pine ecosystem // *Cold Reg. Sci. Technol.* 2016. V. 121. P. 16–24.
 35. *Shibistova O., Lloyd J., Evgrafova S.* et al. Seasonal and spatial variability in soil CO₂ efflux rates for a central Siberian *Pinus sylvestris* forest // *Tellus*. 2002. V. 54B. № 5. P. 552–567.
 36. *Albert M.R., Perron F.E.* Ice layer and surface crust permeability in a seasonal snow pack // *Hydrol. Processes*. 2000. V. 14. № 18. P. 3207–3214.
 37. *Swanson A.L., Lefer B.L., Stroud V., Atlas E.* Trace gas emissions through a winter snowpack in the subalpine ecosystem at Niwot Ridge, Colorado // *Geophys. Res. Lett.* 2005. V. 32. № 3. P. 1–5.
 38. *Merbold L., Steinlin C., Hagedorn F.* Winter greenhouse gas emissions (CO₂, CH₄ and N₂O) from a sub-alpine grassland // *Biogeosci. Discuss.* 2013. V. 10. P. 401–445.
 39. *Лесные экосистемы Енисейского меридиана /* Под ред. Плешикова Ф.И. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 356 с.
 40. *Чебакова Н.М., Выгодская Н.Н., Арнет А.* и др. Энерго- и массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 2. Углеродный обмен и продуктивность // *Изв. РАН. Серия биол. 2014. № 1. С. 65–75.*
 41. *Roser C., Montagnani L., Schulze E.-D.* et al. Net CO₂ exchange rates in three different successional stages of the “Dark Taiga” of central Siberia // *Tellus*. 2002. V. 54B. № 5. P. 642–654.
 42. *Monson R.K., Burns S.P., Williams M.W.* et al. The contribution of beneath-snow soil respiration to total ecosystem respiration in a high-elevation, subalpine forest // *Global Biogeochem. Cycles*. 2006. V. 20. № 3. P. 1–13.
 43. *Замолодчиков Д.Г., Гитарский Л.М., Шилкин А.В.* и др. Мониторинг циклов диоксида углерода и водяного пара на полигоне “Лог таежный” (Валдайский национальный парк) // *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2017. Т. 1. С. 54–68.
 44. *Tołoczko W., Niewiadomski A.* Seasonal and daily variability of CO₂ emissions from the Czerwone Bagno peat

- bog in Biebrza National Park (Ploand) // Polish Journal of Soil Science. 2017. V. L/2. P. 217–235.
45. *Arneth A., Kurbatova J., Kolle O.* et al. Comparative ecosystem-atmosphere exchange of energy and mass in a European Russian and a central Siberian bog II. Interpersonal and interannual variability of CO₂ fluxes // *Tellus*. 2002. V. 54B. № 5. P. 514–530.
46. *Михайлов О.А., Загирова С.В., Мигловец М.Н., Вилле К.* Потоки диоксида углерода в экосистеме мезоолиготрофного болота в переходный период осень – зима // *Сибирский экологич. журн.* 2013. № 2. С. 180–186. [*Mikhailov O.A., Zagirova S.V., Miglovets M.N., Wille C.* Carbon dioxide fluxes in the ecosystem of meso-oligotrophic peatland during the transition period from autumn to winter // *Contemporary Problems of Ecology*. 2013. V. 6. № 2. P. 143–148.]
47. *Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Меняйло О.В.* и др. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаежных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности почвы // *Экология*. 2020. № 1. С. 51–61.
48. *Урбан А.В., Прокушкин А.С., Корец М.А.* и др. Влияние подстилающей поверхности на концентрации парниковых газов в Центральной Сибири // *География и природные ресурсы*. 2019. № 3. С. 32–40. [*Urban A.V., Prokushkin A.S., Korets M.A.* et al. Influence of the underlying surface on greenhouse gas concentrations in the atmosphere over central Siberia // *Geography and Natural Resources*. 2019. V. 40. № 3. P. 220–228.]

УДК 630*181.9(470.22)

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЗАПАСОВ КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКОВ В СОСНЯКАХ ЧЕРНИЧНЫХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

© 2021 г. С. А. Мошников^{а, *}, В. А. Ананьев^а, И. В. Ромашкин^{а, **}

^аИнститут леса — обособленное подразделение ФГБУН Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”, Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

*e-mail: moshniks@krc.karelia.ru

**e-mail: ivanromashkin199@gmail.com

Поступила в редакцию 24.01.2020 г.

После доработки 06.10.2020 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Цель исследования заключалась в уточнении запасов, оценке возрастных изменений и выявлении закономерностей в динамике численности, запасов и структуры крупных древесных остатков в сосняках черничных южной части Республики Карелия, относящейся к подзоне средней тайги. На основе анализа данных 160 пробных площадей установлено, что с возрастом количество крупных древесных остатков сокращается в среднем с 1525 ($SE \pm 12$) шт/га в молодняках до 805 ($SE \pm 13$) шт/га в приспевающих и 507 ($SE \pm 7$) шт/га в перестойных насаждениях. Запасы древесного детрита, наоборот, возрастают с 21 ($SE \pm 2.6$) м³/га в молодняках до 32 ($SE \pm 2.9$) м³/га в приспевающих и 69 ($SE \pm 6.8$) м³/га в перестойных. Имеются отличия в их компонентном составе: по числу стволов в молодняках и средневозрастных древостоях преобладает сухостой, в дальнейшем наблюдается постепенное нарастание доли валежа; по запасу во всех группах возраста, кроме средневозрастных, превалирует валеж. С увеличением возраста древостоя отмечается постепенное повышение степени деструкции древесины крупных древесных остатков.

Ключевые слова: лесные экосистемы, крупные древесные остатки, запас, разложение, возрастная динамика, сухостой, валеж, углеродный баланс

DOI: 10.31857/S0367059721020086

К крупным древесным остаткам (КДО) обычно относят сухостойные и валежные стволы, пни, а также обломки, крупные сучья и корни древесных растений. КДО являются важной и неотъемлемой частью лесного биогеоценоза. Известна ценность КДО для сохранения биологического разнообразия — они служат местообитанием для многих видов живых организмов [1–4], а древесный детрит — источником органического вещества почвы [5]. Считается, что валежная древесина формирует благоприятные условия для естественного возобновления древесных пород, в частности ели [6].

В последние десятилетия, на фоне все ярче проявляющейся актуальности проблем, связанных с изменением климата Земли, особое значение приобрела оценка роли древесного детрита в круговороте углерода лесных экосистем, поскольку его особенностью является не только длительное депонирование углерода, но и постепенное, обусловленное множеством факторов его высвобождение в процессе деструкции древесины. При этом величины запасов КДО в лесах России, а также темпы накопления и потери органического

вещества в ходе их разложения исследованы недостаточно [7–9]. Более того, при расчетах запаса древесного детрита зачастую используются таблицы хода роста или как постоянный процент по отношению к живой биомассе [10]. По мнению Р.Ф. Трейфельда и О.Н. Кранкиной [11], одной из основных причин расхождений в существующих оценках общих запасов и потоков углерода в лесах является именно недостаток информации о запасах КДО. Согласно данным L. Heath et al. [12], более 13% углерода лесов США сосредоточено в мертвом органическом веществе. Именно поэтому оценка запасов древесного детрита имеет решающее значение для национальной отчетности и мониторинга [13].

К настоящему времени опубликовано большое количество результатов исследований КДО в России и мире [14–16 и др.]. Большая их часть касается запасов древесного детрита и сосредоточенной в нем массы углерода. Однако работ, в которых рассматриваются численность, запасы и структура КДО, а также динамика показателей в широком возрастном диапазоне, основанных на обширном полевом материале, крайне мало [17, 18].

Таблица 1. Характеристика классов разложения [19, 20]

Классы разложения	Показатели
1	Древесина здоровая или первой стадии ксилолиза. Встречаются участки с гнилью второй стадии, занимающие менее 10% объема образца. Чаще всего это заболонная коррозия (белая гниль) или деструкция (бурая гниль). Стволы могут быть как в коре, так и без нее вследствие поселения стволовых насекомых. Плодовых тел дроворазрушающих грибов нет. Могут встречаться только эпифитные лишайники
2	Древесина на 10–100% поражена гнилью второй стадии; могут встречаться участки третьей стадии, занимающие 5–10% объема образца. Остальная древесина здоровая. На стволах появляются плодовые тела дроворазрушающих грибов, мхи и лишайники
3	Древесина третьей стадии ксилолиза (мягкая гниль) занимает от 10 до 100% объема, остальная древесина второй стадии или здоровая. В древесине могут наблюдаться включения грибного мицелия, небольшие ямки и трещинки. Встречаются плодовые тела дроворазрушающих грибов. Проективное покрытие мхов, лишайников и высших растений может достигать 100%. Появляются всходы высших растений
4	Древесина третьей стадии ксилолиза. При деструкции (бурой гнили) начинаются процессы гумификации. При пестрой гнили образуются микропустоты, древесина окрашивается в бурый цвет. При белой гнили древесина расщепляется на отдельные волокна. Другие признаки, как и для третьего класса разложения
5	Тип и границы гнили трудно различимы. Продолжается процесс гумификации. Пятый класс разложения соответствует примерно третьей фазе гумификации. Форма ствола сильно изменена. Плодовые тела дроворазрушающих грибов отсутствуют или очень старые. Растительность на стволах аналогична напочвенной растительности, с большим количеством всходов и подроста древесных растений

Таким образом, цели настоящей работы заключались в следующем:

- уточнение запасов крупных древесных остатков в сосняках черничных средней тайги;
- оценка возрастных изменений и выявление закономерностей в динамике численности, запасов и структуры древесного детрита;
- оценка возможности использования данных по изменению текущей густоты древостоя при расчетах количества и запаса КДО.

Проведенное нами исследование в дальнейшем позволит создать более целостную картину для лесов РФ и в конечном итоге повысить точность оценки компонентов их углеродного баланса. Кроме того, полученные результаты расширят понимание процессов трансформации органического вещества в лесных экосистемах, что принесет вклад в теорию лесной экологии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в восьми районах, расположенных в южной части Республики Карелия, или в более широком географическом аспекте – в пределах подзоны средней тайги, на постоянных и временных пробных площадях (ПП) Института леса Карельского научного центра РАН (ИЛ КарНЦ РАН). Форма пробных площа-

дей была прямоугольной или круговой постоянного радиуса: площадь временных ПП составляла 400–800 м², постоянных – 2000–4000 м². На пробных площадях производили сплошной пересчет растущей части древостоя (начиная со ступени толщиной 4 см), измерение высот, описание подроста, подлеска и живого напочвенного покрова по общепринятым в таксации методикам. Крупные древесные остатки учитывали раздельно по компонентам: сухостой – по двухсантиметровым ступеням толщины, валеж – путем обмера длины и диаметра в верхнем и нижнем концах бревна. Минимальный диаметр учетных стволов КДО составлял 2 см. Учет КДО осуществлялся в соответствии со шкалой (табл. 1), разработанной Е. Шороховой с соавт. [19, 20].

Исследования проводили во всех основных типах леса Карелии, но в настоящей работе использованы результаты обработки данных ПП, заложенных в черничном типе. Необходимость выделения черничного типа было продиктовано в первую очередь его широкой представленностью в средней тайге. Кроме того, в ранее проведенном нами исследовании [17] использовались обобщенные данные, полученные в сосняках широкого спектра лесорастительных условий – от лишайниковых до сфагновых типов леса, что существенно затрудняет анализ собранных данных. Общее коли-

чество ПП составило 165, диапазон возрастов обследованных насаждений – 15–160 лет.

В ходе камеральной обработки рассчитывали основные таксационные показатели насаждения (состав, густота, средние диаметр и высота, абсолютная и относительная полнота, наличный запас, класс бонитета и т.д.) и запас мертвой древесины. Объемы стволов растущих деревьев и сухостоя рассчитывали по формулам [21]:

$$\begin{aligned} & \text{сосна: } ((H + 2)/2.2) \times \\ & \times (0.02 + 0.073D_{1.3} + 0.0695D_{1.3}^2)/1000; \end{aligned} \quad (1)$$

$$\begin{aligned} & \text{ель: } ((H + 2)/2.2) \times \\ & \times (0.14 + 0.05D_{1.3} + 0.0716D_{1.3}^2)/1000; \end{aligned} \quad (2)$$

$$\begin{aligned} & \text{береза: } ((H + 2)/2.2) \times \\ & \times (0.02 + 0.067D_{1.3} + 0.0675D_{1.3}^2)/1000, \end{aligned} \quad (3)$$

где H – высота дерева, м; $D_{1.3}$ – диаметр на высоте груди (1.3 м), см.

Объем валежа определяли аналогично или, когда в границах ПП находилась только часть ствола, по формуле усеченного конуса. Для более детального анализа данных их обработку проводили по массовым материалам таксации насаждений и сгруппированным данным (с распределением на группы возраста). Группировку осуществляли в соответствии с Приказом Рослесхоза № 105 “Об установлении возрастов рубок” [22], согласно которому возраст рубки в эксплуатационных лесах Карельского таежного района третьего и выше классов бонитета составляет 81 год. Таким образом, к молоднякам были отнесены насаждения в возрасте до 40 лет (I, II классы возраста), средневозрастными – 41–60 лет (III), приспевающим – 61–80 лет (IV), спелым – 81–120 лет (V, VI) и перестойным – 121 год и старше. При необходимости применения в расчетах точного возраста использована середина группы возраста: для молодняков – 20 лет, средневозрастных – 50 лет, приспевающих – 70 лет, спелых – 100 лет, перестойных (условно) – 140 лет, т.е. длительность временных периодов составила 30 лет между группами “молодняки” и “средневозрастные”, 20 лет – “средневозрастные” и “приспевающие”, 30 лет – “приспевающие” и “спелые”, 40 лет – “спелые” и “перестойные”.

Статистическую обработку данных, а также создание графических материалов осуществляли в программном пакете R [23]. Данные были проверены на нормальность распределения с помощью теста Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk's W test) и при необходимости приведены к нормальному распределению с помощью преобразования Бокса-Кокса (Box-Cox transformation). Для выявления статистических связей между запасом древесного детрита и таксационными показателями насаждений выполнены корреляционный, регрессионный и од-

нофакторный дисперсионный (one-way ANOVA) анализы. В ходе дисперсионного анализа [24] на основе анализа F -критерия Фишера с последующим использованием многогранного теста Дункана (Duncan test) оценивали зависимость запаса КДО от возраста (5 групп). Анализ распределения запаса сухостоя и валежа по классам разложения в группах возраста осуществляли с использованием критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney U-test), численности стволов сухостоя и валежа по классам разложения в группах возраста – с использованием критерия χ^2 Пирсона (Pearson's chi-squared test).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование позволило оценить количественные и качественные изменения запаса крупных древесных остатков в сосняках черничных. В целом запасы КДО на ПП колеблются в широких пределах – от 2 до 198 м³/га и в среднем (без учета возраста древостоя) составляют 49 м³/га. Высокая вариабельность показателя отмечалась и ранее [25, 26].

Количество пробных площадей по группам возраста, усредненная таксационная характеристика древостоев и основные показатели КДО приведены в табл. 2. Сравнение с региональными таблицами хода роста [27, 28] подтвердило, что динамика основных таксационных показателей (запаса, численности, средних диаметра и высоты) в целом соответствует соснякам черничным II–III классов бонитета. Далее рассмотрены особенности возрастной динамики количественных и качественных показателей КДО.

Численность ($N_{\text{КДО}}$). В целом изменение количества стволов КДО закономерно характеризуется нисходящим трендом – показатель снижается с 1.5 тыс. шт/га в молодняках до 0.5 тыс. шт/га в перестойных насаждениях (рис. 1). Наиболее активно показатель сокращается в насаждениях 50–70-летнего возраста – почти на 30 шт на 1 га в год. В дальнейшем темпы сокращения $N_{\text{КДО}}$ падают в среднем до 8 шт/га в год к возрасту 100 лет и до 3–4 шт/га – к 140 годам. Таким образом, в течение исследованного периода развития древостоя общая численность КДО снижается почти в 3 раза, при этом наиболее интенсивно изменяется сухостойная часть – почти в 6 раз, тогда как количество валежа уменьшается менее чем в 1.5 раза.

Существенные возрастные изменения претерпевает также соотношение численности сухостой/валеж. В молодняках две трети крупного древесного детрита представлено сухостойными стволами. В средневозрастных насаждениях соотношение практически выравнивается и в дальнейшем превалирует уже валежная древесина (61% общего количества КДО в спелых и 68% – в перестойных насаждениях).

Таблица 2. Наличный (растущий) запас древостоя, запас и численность КДО сосняков черничных средней тайги (средние значения \pm стандартная ошибка)

Группа возраста	Средние		Густота древостоя, шт/га	Наличный запас, м ³ /га	Запас КДО, м ³ /га		Количество стволов КДО, шт/га	
	$D_{1,3}$, см	H , м			сухой	валеж	сухой	валеж
Молодняки	10.0 \pm 0.6	9.1 \pm 2.5	4206 \pm 338	118 \pm 4	9.2 \pm 2.3	11.6 \pm 2.1	999 \pm 95	526 \pm 44
Средневозрастные	14.2 \pm 0.8	16.4 \pm 0.7	2409 \pm 270	264 \pm 4	17.8 \pm 3.3	13.6 \pm 2.4	765 \pm 71	631 \pm 54
Приспевающие	19.0 \pm 1.0	20.5 \pm 1.0	1493 \pm 72	298 \pm 7	14.4 \pm 2.6	18.0 \pm 2.1	326 \pm 22	479 \pm 50
Спелые	25.4 \pm 1.0	23.6 \pm 0.6	1195 \pm 45	376 \pm 7	26.1 \pm 5.6	27.4 \pm 4.1	248 \pm 21	396 \pm 37
Перестойные	33.7 \pm 1.0	26.1 \pm 0.6	913 \pm 31	482 \pm 10	31.6 \pm 5.7	37.2 \pm 6.8	160 \pm 18	347 \pm 26

Важной теоретической составляющей данного исследования представляется сопоставление среднего количества стволов КДО с динамикой численности растущих деревьев – текущим отпадом, вычисленным как разность густоты древостоя в смежных группах возраста. Анализ данных проведен во всех группах возраста, кроме молодняков, из-за объективной причины – отсутствия информации. Полученные результаты выявили явную несогласованность процессов естественного изреживания и накопления КДО. В средне-

возрастных насаждениях количество регистрируемого крупного древесного детрита примерно на 30% меньше величины изменения густоты насаждения. Показатели выравниваются примерно к возрасту 70 лет (группа приспевающих), далее – в спелых и перестойных насаждениях, численность КДО в 1.5–2 раза превышает величину отпада.

Запас ($M_{\text{КДО}}$). По сравнению с численностью этот показатель с возрастом статистически значимо увеличивается – с 21 м³/га в молодняках до 54 м³/га в спелых и 69 м³/га – в перестойных насаждениях.

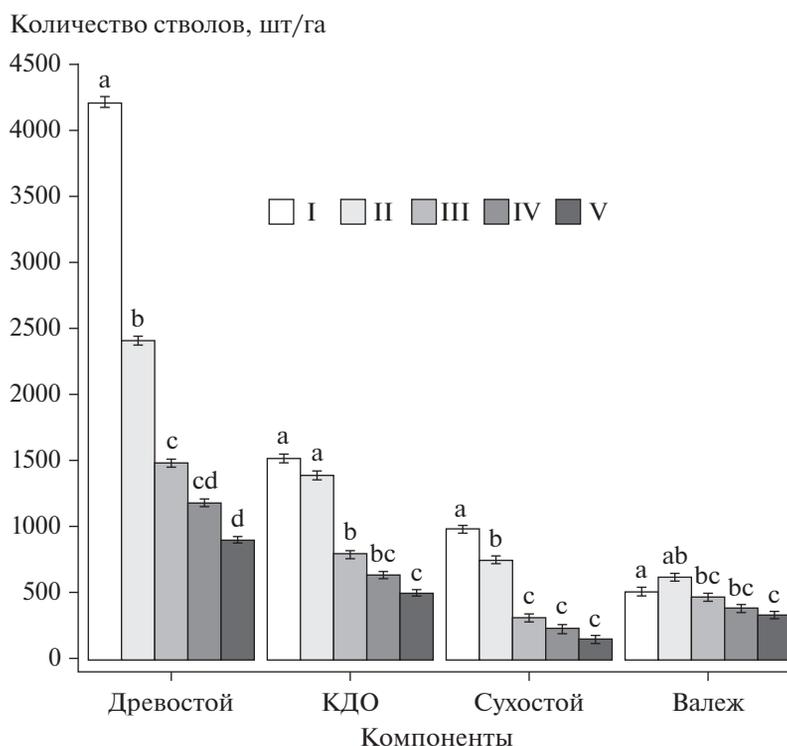


Рис. 1. Возрастная динамика численности стволов древостоя и крупных древесных остатков (с разделением на сухой и валеж) в сосняках черничных средней тайги (средние значения \pm стандартная ошибка). Буквами обозначены статистически значимые различия между группами возраста для каждого из показателей, установленные на основе дисперсионного анализа и теста Дункана. Группы возраста: I – молодняки, II – средневозрастные, III – приспевающие, IV – спелые, V – перестойные.

Указанная закономерность прослеживается во всем исследованном возрастном диапазоне (15–160 лет) и подтверждается результатами дисперсионного анализа: $F_{1;4} = 12.9$, $p < 0.0001$ (рис. 2). При этом в несколько большей степени с возрастом коррелирует запас валежа, чем сухостоя (R составила 0.47 и 0.33 соответственно; $p < 0.05$). По отношению к наличному (растущему) запасу древостоя ($M_{\text{нал}}$) $M_{\text{КДО}}$ составляет 11–17%. Запас сухостоя колеблется в пределах 5–8% $M_{\text{нал}}$, не проявляя какой-либо закономерности: запас валежа характеризуется наибольшим относительным показателем в молодняках – 9.8% и резким (до 5.2%) снижением в средневозрастных насаждениях и тенденцией к росту в дальнейшем.

На наш взгляд, весьма важным элементом оценки запасов КДО, а в дальнейшем и углерода, является зависимость $M_{\text{КДО}}$ от запаса древостоя. Это позволит существенно упростить дальнейшие расчеты, в частности при оценке запасов КДО и соответствующего пула углерода лесов на основании данных Государственного лесного реестра. На рис. 3 представлена зависимость между исследуемыми показателями. Увеличение запаса стволовой древесины сопровождается соответствующим изменением запаса КДО, что обусловлено усилением внутри- и межвидовой конкуренции и увеличением размера стволов отпада. Наиболее точно зависимость показателей описывается экспоненциальной функцией (см. рис. 3). Использование линейной функции, несмотря на практически равную величину коэффициента детерминации, приводит к отрицательным значениям запасов КДО при запасае древостоя менее 50 м³/га.

Соотношение сухостой/валеж. В молодняках сухостой и валеж представлены относительно равномерно. В результате интенсивной конкуренции в этом возрасте пул сухостоя в основном сформирован за счет стволов наименьших ступеней толщины. Состав валежа заметно отличается – сюда, кроме тонкомера, добавляются сохранившиеся пни и стволы дорубочного происхождения, что проявляется в различиях между средними объемами стволов – 0.009 м³ для сухостоя и 0.022 м³ для валежа.

В средневозрастных насаждениях наблюдается существенное, почти двукратное увеличение запаса сухостоя, тогда как запас валежа повышается незначительно – менее чем на 20%. Распределение по запасу в этом возрасте сближается с распределением по числу стволов, т.е. объемы стволов сухостоя и валежа почти выравниваются (0.023 и 0.022 м³ соответственно). В насаждениях более старшего возраста наблюдается постепенное нарастание доли валежной древесины на фоне дальнейшего усиления разрыва между средними объемами стволов КДО (0.105 и 0.070 м³ в спе-

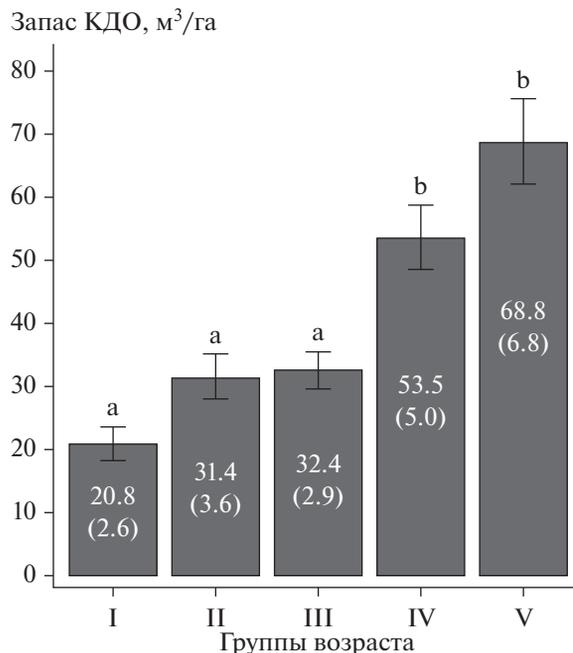


Рис. 2. Зависимость запаса КДО от возраста древостоя в сосняках черничных средней тайги (средние значения \pm стандартная ошибка). Буквами обозначены статистически значимые различия между группами возраста, установленные на основе дисперсионного анализа и теста Дункана. Группы возраста: I – молодняки, II – средневозрастные, III – приспевающие, IV – спелые, V – перестойные.

лых и 0.198 и 0.107 м³ для сухостоя и валежа соответственно).

Изучая динамику количественных показателей крупных древесных остатков, важно также уделить внимание и качественным изменениям. На рис. 4 представлена возрастная динамика распределения запаса и численности по классам разложения в сухостойной и валежной частях КДО.

В молодняках практически 100% запаса сухостоя представлено начальной стадией деструкции (1-м и 2-м классами разложения), при этом почти 80% относятся к 1-му классу, т.е. являются свежим отпадом. В дальнейшем его доля заметно сокращается, но почти на протяжении всего исследованного диапазона (15–160 лет) сохраняется на уровне 50–60%. С возраста 60–70 лет около 10% запаса сухостоя стабильно занимают стволы среднего (третьего) класса разложения. Средневзвешенный (по запасу) класс разложения сухостоя повышается с 1.24 в молодняках до 1.60 в спелых и перестойных насаждениях. Данные закономерности также подтверждаются результатами анализа с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни (табл. 3).

В валежной части ситуация заметно отличается. Уже в молодняках доля древесины поздней

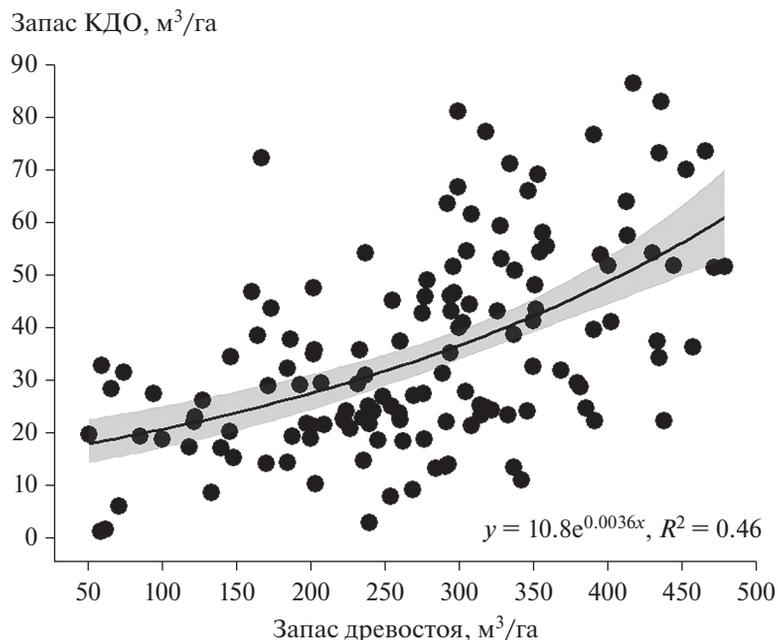


Рис. 3. Зависимость запаса КДО от запаса древостоя в сосняках черничных средней тайги.

стадии деструкции (4-й и 5-й классы разложения) составляет около 35%, что также подтверждает ранее выдвинутое предположение о заметном вкладе сохранившихся на площади пней и стволов дорубочного происхождения в эту часть КДО. Доля стволов 1-го класса разложения составляет немногим более 10% и в дальнейшем снижается практически до нуля. В средневозрастных и приспевающих насаждениях наблюдается накопле-

ние древесины 2-го класса разложения. В спелых насаждениях прослеживается заметный рост доли древесины поздней стадии деструкции — их суммарное участие составляет более 50% всего запаса валежа. Оценка по величине средневзвешенного (по запасу) класса разложения валежа подтверждает указанную тенденцию — до 70-летнего возраста (молодняки — приспевающие) показатель колеблется в пределах 3.0, после чего он воз-

Таблица 3. Результаты анализа распределения запаса КДО по классам разложения в насаждениях разных групп возраста с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни

Классы разложения		Критерий*	Группа возраста				
			молодняки	средневозрастные	приспевающие	спелые	перестойные
Сухостой	1, 2	<i>U</i>	124.0	198.0	294.0	1586.5	503.5
		<i>p</i>	<0.001	0.308	0.009	0.263	0.912
	2, 3	<i>U</i>	143.0	48.5	222.0	946.0	276.0
		<i>p</i>	0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.002
Валеж	1, 2	<i>U</i>	294.0	19.0	140.0	736.0	131.5
		<i>p</i>	0.730	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	2, 3	<i>U</i>	217.0	176.5	419.0	1743.5	311.0
		<i>p</i>	0.066	0.126	0.390	0.772	0.007
	3, 4	<i>U</i>	140.0	113.5	419.5	1578.0	385.0
		<i>p</i>	0.001	0.003	0.395	0.246	0.089
	4, 5	<i>U</i>	307.0	236.0	287.5	1611.0	432.0
		<i>p</i>	0.920	0.900	0.007	0.322	0.285

* Показаны значения критерия *U*, а также значимость различий (*p*) между запасами КДО смежных классов разложения (статистически значимые выделены полужирным).

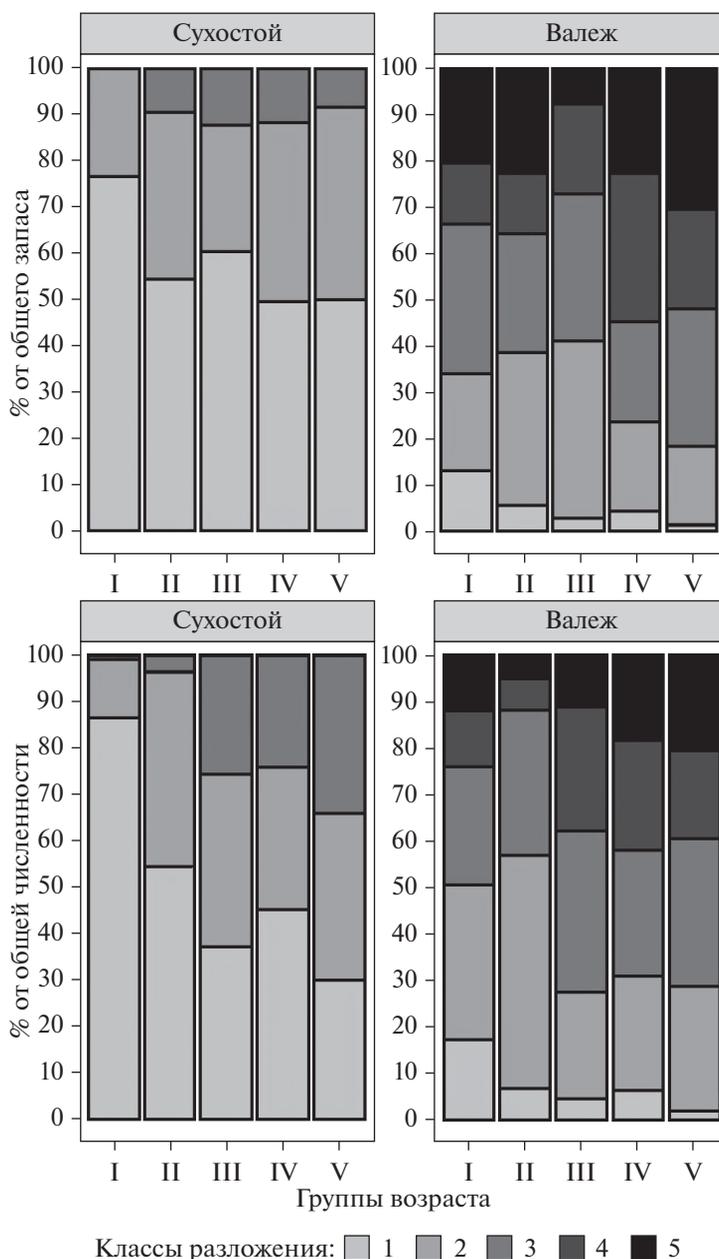


Рис. 4. Динамика распределения запаса валежа и сухостоя по классам разложения в сосняках черничных средней тайги. Группы возраста: I – молодняки, II – средневозрастные, III – приспевающие, IV – спелые, V – перестойные.

растает до 3.4 в спелых и до 3.6 в перестойных насаждениях. Постепенное смещение распределения запаса валежа в сторону увеличения степени деструкции подтверждается статистически (см. табл. 3).

Распределение численности стволов сухостоя и валежа по классам разложения также статистически значимо изменялось с возрастом древостоя: значение критерия χ^2 Пирсона составило 675.4 ($df = 8, p < 0.01$) и 320.8 ($df = 16, p < 0.01$) для сухостоя и валежа соответственно. В распределе-

нии численности сухостойной части КДО с возрастом прослеживается некоторое увеличение доли стволов (их частей) 3-го и 4-го классов разложения, представленных в основном зависими деревьями и тонкомерной березой, из-за малых объемов не нашедшие отражения в распределении запаса. В валежной части ситуация обратная. В молодой части древесина 1-го и 2-го классов разложения, представленная в распределении по численности более чем на 50%, в распределении по запасу занимает менее 40%, что свидетельствует о достаточно интенсивном пополнении этого компонента за

счет тонкомера на фоне сохранения остатков крупных стволов дорубочного происхождения. В дальнейшем различия между распределением запаса и численности валежа по классам разложения сглаживаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и запас КДО. Наибольшее количество стволов КДО в молодняках и постепенное их сокращение с возрастом насаждения вполне закономерно и обусловлено снижением общей густоты древостоя и соответствующим изменением интенсивности конкурентных отношений между растениями. Количество растущих деревьев в молодняках в среднем составляет более 4.2 тыс. шт/га, достигая в отдельных случаях 10 тыс. шт/га, что предопределяет высокую конкуренцию и массовое усыхание древесных растений. Наиболее высокие темпы сокращения численности древесного детрита, особенно его сухостойной части, можно наблюдать в возрасте 50–70 лет, затем они заметно снижаются.

Изменение запаса КДО характеризуется обратной в сравнении с его численностью тенденцией. За более чем 100-летний период (от молодняков до перестойных), несмотря на то, что численность КДО сокращается в 3 раза, их запас увеличивается почти в 4 раза. Объем среднего отмершего дерева возрастает почти в 10 раз, а в сухостойной части — в 20. Таким образом, в раннем возрасте, несмотря на высокие показатели изреживания древостоя, заметного накопления КДО не происходит. Основными причинами этого могут быть сравнительно небольшие размеры стволов отпада и соответствующие сроки их разложения. В дальнейшем, несмотря на общее снижение интенсивности изреживания в дендроценозе, размеры отпада возрастают, что приводит к закономерному увеличению длительности их разложения и замедлению темпов выбывания органического вещества древесины из пула КДО.

Сравнение с литературными данными продемонстрировало существенные различия с показателями, особенно полученными в западной части Европы: по материалам J. Fridman, M. Walheim [29], в сосновых лесах Швеции запас КДО не превышает 5 м³/га; в елово-сосновых лесах южной Финляндии, согласно результатам Siitonen et al. [30], показатель составил 14 м³/га в спелых и 22 м³/га — в перестойных насаждениях. В целом по данным В. Ekbot [31] запас КДО в сосняках и ельниках бореальной зоны Европы составляет в среднем 14 м³/га, по результатам О. Кранкиной с соавт. [32] он колеблется в пределах 6–12 м³/га, что существенно отличается от полученных нами результатов. В то же время в “неуправляемых” лесах, по мнению В. Norden et al. [33], запасы КДО могут до-

стигать 50–150 м³/га. В старовозрастных насаждениях псевдотсуги Мензиса на Северо-Западе США этот показатель может превышать 500 м³/га [34].

Наиболее подробные сравнительные данные представлены в работе С. Herrero et al. [35]. Так, в молодняках и средневозрастных культурах сосны в Испании, пройденных уходами, величина запаса КДО составляет менее 5 м³/га, или 3–4% наличного (растущего) запаса. В естественных насаждениях сосны скрученной на Северо-Западе США этот показатель достигает 67 м³/га в молодняках и почти 100 м³/га — в спелых насаждениях. В сосняках Северо-Запада РФ (Ленинградская область) авторами были получены близкие с настоящим исследованием результаты: запасы КДО возрасли с 25 м³/га в молодняках до 50 м³/га в спелых насаждениях. В целом сходные результаты получены нами ранее [17]: общий запас древесного детрита в сосняках Карелии без учета типа леса увеличивался с 22 м³/га в молодняках I класса возраста (до 20 лет) до 78 м³/га — в насаждениях VII класса (121–140 лет).

Полученные данные позволяют сделать еще один важный вывод: на протяжении практически всего периода развития насаждения количество регистрируемых стволов КДО не соответствует изменению текущей густоты растущей его части. Это свидетельствует о методической ошибочности прямого использования данных по динамике густоты древостоя для определения численности КДО, которое, согласно А.В. Климченко с соавт. [10], применяется некоторыми исследователями. Относительно близкими значениями характеризуются лишь приспевающие насаждения. На наш взгляд, эта особенность лесных биогеоценозов обусловлена следующим: численность крупного древесного детрита, равно как и его запас, представляют собой сложную балансную функцию поступления органического вещества отпада и его выбывания. Приходная часть определяется интенсивностью изреживания древостоя, т.е. в первую очередь зависит от породы, возраста, густоты и условий произрастания, а также, возможно, от эффективности таких хозяйственных мероприятий, как рубки ухода. Расходная составляющая — скорость выбывания органического вещества из пула КДО — зависит от интенсивности разложения древесины, которая, кроме породы, микробиологической активности среды и т.д., в значительной степени детерминирована размерами ствола.

Предложенная гипотеза отчасти подтверждается и динамикой степени деструкции древесины. Начиная с возраста около 70 лет (приспевающие насаждения) наблюдается заметное увеличение средневзвешенного класса разложения древесины валежа (как по запасу, так и по численности), т.е. происходит постепенное накопление органического вещества высокой степени деструкции. Менее

выражена динамика показателя в сухостойной части, что, на наш взгляд, помимо прочего, связано с тем, что некоторая часть еще растущих деревьев в насаждениях старшего возраста повреждена грибными болезнями и переходит в отпад уже на начальной стадии разложения древесины. Тем не менее большая стабильность показателя сухостоя объясняется физическими законами — по мере увеличения степени разложения ухудшаются прочностные характеристики древесины и соответственно способность поддерживать вертикальное положение ствола.

В сосновых насаждениях Ленинградской области, согласно [35], доля сухостоя 1-го класса разложения колеблется в пределах 35–45 и до 50% составляет участие древесины 2-го класса, что заметно отличается от наших данных. Более близки результаты, полученные этими авторами для древостоев сосны скрученной на Северо-Западе США. Здесь в сухостойной части молодняков доминирует древесина 1-го класса разложения (до 90%), с возрастом ее доля сокращается и пропорционально ей возрастает участие древесины 2-го и 3-го классов. Результаты нашего исследования для валежной части также хорошо согласуются с полученными в насаждениях сосны скрученной на Северо-Западе США [35]: доля древесины 1-го класса разложения очень невелика — менее 10%, а 4–5-го классов уже в молодняках составляет 21% и к возрасту спелости возрастает почти до 40%, что также косвенно свидетельствует о постепенном накоплении этого компонента КДО.

Обнаружена связь между размерами ствола сухостойных и растущих деревьев главной породы. На всем протяжении рассматриваемого временного диапазона (15–160 лет) объем среднего ствола сухостоя варьирует в довольно узких пределах — 16–23% объема среднего растущего дерева, с минимальным значением в средневозрастных и заметным увеличением показателя в спелых и перестойных насаждениях. Можно предположить, что гибель растений в этом возрасте зачастую вызвана уже не конкурентными, а такими причинами, как естественное старение, повреждение грибными болезнями и насекомыми, механические поранения и т.п., т.е. в меньшей степени связана с ценотическим статусом (положением в древостое) дерева и соответственно его размерами. Анализ линейных показателей стволов (высоты и диаметра) показывает, что средний диаметр отмерших деревьев составляет около 50% от показателя растущих деревьев. Отличия в высоте выражены несколько слабее. Это, по-видимому, связано со свойственным светолюбивым породам стремлением отставших растений удержаться в пределах фотоактивной зоны, реализуемым через перераспределение приростов в пользу ускорения роста в высоту.

В целом сравнительная стабильность относительного объема стволов сухостоя свидетельствует о схожести характера протекания процесса самоизреживания дендроценоза. На протяжении большей части существования насаждения древесный отпад в основном представлен угнетенными, отставшими в росте и т.п., т.е. растениями, значительно отличающимися от большинства растущих размерами. К возрасту 100 лет он начинает пополняться и более крупными, близкими к среднему растущему, деревьями, что и находит отражение в увеличении размеров среднего сухостойного ствола.

Выявленные в ходе исследования закономерности могут представлять определенную прикладную ценность, например при оценке текущего санитарного состояния насаждений. Так, заметное отклонение в размерах среднего дерева сухостоя, особенно в большую сторону, обусловленное усыханием более крупных деревьев, может свидетельствовать о воздействии на дендроценоз факторов биотического и абиотического характера и необходимости проведения более тщательного исследования для выявления причин изменений. Аналогично можно использовать и запас КДО. При этом следует учитывать, что в сосновых древостоях длительность периода времени с момента усыхания дерева до его перехода в валеж (своего рода лаг-период, который в отдельных случаях может длиться десятилетиями) значительно снижает эффективность использования запаса валежной древесины в качестве индикатора. Кроме того, учет валежа сопряжен с определенными техническими сложностями. Поэтому наиболее применимым показателем состояния древостоя представляется отношение запаса сухостоя к наличному запасу, выраженное в процентах. В условиях сосняков черничных этот показатель обычно составляет не более 10%. Значительное превышение этой величины также может свидетельствовать об ослаблении древостоя в результате воздействия негативных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возрастное изменение количества стволов крупного древесного детрита в среднетаежных сосняках характеризуется нисходящим трендом — его величина снижается с 1.5 тыс. шт/га в молодняках до 0.5 тыс. шт/га в перестойных насаждениях.

Количество регистрируемых КДО не соответствует вычисленной как разность в смежных группах возраста величине отпада почти на всем протяжении развития древостоев. Это связано с различиями между скоростью поступления органического вещества в результате отмирания деревьев в пул КДО и его выбывания в процессе деградации древесины. В средневозрастных насаждениях расчетная численность отпада несколько

превышает количество регистрируемых КДО, что, вероятно, обусловлено небольшими размерами стволов и меньшим сроком их разложения. В спелых и перестойных насаждениях, наоборот, количество КДО в 1.5–2 раза больше численности отпада. Причиной этому является увеличение длительности разложения крупномерных стволов и замедление темпов выбывания органического вещества древесины из пула КДО. Относительно близкими показателями характеризуются лишь приспевающие насаждения. Поэтому использование данных динамики численности древостоев, например из таблиц хода роста, для определения текущих численности и запаса КДО представляется не совсем корректным.

Запас крупных древесных остатков с возрастом увеличивается с 21 м³/га в молодняках до почти 69 м³/га в перестойных насаждениях, достигая в отдельных случаях почти 200 м³/га.

Степень деструкции древесины КДО с возрастом повышается. Это связано с постепенным замедлением скорости выбывания органического вещества древесины, обусловленным возрастным увеличением размеров стволов отпада.

Возможно использование полученных результатов и при оценке общего (санитарного) состояния древостоев. Наиболее применимым показателем является отношение запаса сухостоя к его общему (наличному) запасу, выраженное в процентах. В условиях сосняков черничных данный показатель обычно не превышает 10%. Заметное отклонение этих показателей в большую сторону может свидетельствовать об ослаблении древостоя.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН)

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов в материалах, изложенных в статье.

В настоящей работе не использовалось участие людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J.* et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // *Adv. Ecol. Res.* 1986. V. 15. P. 133–202.
2. *Siitonen J.* Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example // *Ecol. Bull.* 2001. V. 49. P. 11–41. <https://doi.org/10.2307/20113262>
3. *Соловьев В.А., Шорохова Е.В.* Роль крупных древесных остатков в лесных экосистемах // *Ксилобиология и биологическое лесоведение*. Под ред. Соловьева В.А. Санкт-Петербург: СПбГЛТА, 2003. С. 68–76.
4. *Junninen K., Similä M., Kouki J., Kotiranta H.* Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia // *Ecography*. 2006. V. 29. P. 75–83. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04358.x>
5. *Edmonds R.L.* Organic matter decomposition in western United States forests // *Proceedings – management and productivity of western-montane forest soils*. Eds. Harvey A.E., Neuenschwander L.F. USDA Forest Service general technical report INT-280. 1991. P. 118–128.
6. *Bujoczek L., Bujoczek M., Banaś J., Zięba S.* Spruce regeneration on woody microsites in a subalpine forest in the western Carpathians // *Silva Fennica*. 2015. V. 49. № 3. Article id 1337. <https://doi.org/10.14214/sf.1337>
7. *Kurbanov E., Krankina O.* Woody detritus in temperate pine forests of Western Russia // *World Resource Review*. 2000. V. 12. № 4. P. 741–752. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.1.40>
8. *Schvidenko A., Nilsson S.* Dynamics of Russian forests and the carbon budget in 1961–1998: An assessment based on long-term forest inventory data // *Climatic Change*. 2002. V. 55. P. 5–37. <https://doi.org/10.1023/A:1020243304744>
9. *Замолодчиков Д.Г.* Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // *Лесоведение*. 2009. № 4. С. 3–15.
10. *Климченко А.В., Верховец С.В., Слинкина О.А., Кошурникова Н.Н.* Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах Приенисейской Сибири // *География и природные ресурсы*. 2011. № 2. С. 91–97.
11. *Трейфельд Р.О., Krankina O.H.* Определение запасов и фитомассы древесного детрита на основе данных лесоустройства // *Лесное хозяйство*. 2001. № 4. С. 23–26.
12. *Heath L.S., Smith J.E., Birdsey R.A.* Carbon trends in US forest lands: a context for the role of soils in forest carbon sequestration // *The Potential of US Forest Soils to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect*. Eds. Kimble J.M., Heath L.S., Birdsey R.A., Lal R. CRC Press LLC, 2003. P. 35–45.
13. *Woodall C., Liknes G.* Climatic regions as an indicator of forest coarse and fine woody debris carbon stocks in the United States // *Carbon Balance Management*. 2008. V. 3 (1). № 5. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-3-5>
14. *Gough C.M., Vogel C.S., Kazanski C.* et al. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 244. P. 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.039>
15. *Harmon M.E., Woodall C.W., Fasth B.* et al. Differences between standing and downed dead tree wood density reduction factors: a comparison across decay classes and tree species. Res. Pap. NRS-15. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 2011. 40 p. <https://doi.org/10.2737/NRS-RP-15>
16. *Стороженко В.Г.* Объемы, структура и динамика разложения древесного отпада в коренных ельниках та-

- ежной зоны европейской части России // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 5. С. 15–25. <https://doi.org/10.17076/есо635>
17. Мошников С.А., Ананьев В.А., Матюшкин В.А. Оценка запасов крупных древесных остатков в среднетаежных сосновых лесах Карелии // Лесоведение. 2019. № 2. С. 266–273. <https://doi.org/10.1134/S0024114819040041>
18. Мошников С.А., Ананьев В.А., Матюшкин В.А. Особенности аккумуляции порубочных остатков в спелых сосняках средней тайги (на примере Республики Карелия) // Известия высших учебных заведений Лесной журнал. 2019. № 1 (367). С. 40–51. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.1.40>
19. Shorohova E.V., Shorohov A.A. Coarse woody debris dynamics and stores in a virgin spruce forest // Ecol. Bull. 1999. V. 49. P. 129–137.
20. Shorohova E., Kapitsa E. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests // Forest Ecology and Management. 2015. V. 356. P. 273–284. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.00>
21. Казимиров Н.И., Кабанов В.В. Лесотаксационные таблицы // Петрозаводск: Карельское лесостроительное предприятие, Ин-т леса КФ АН СССР, 1976. 33 с.
22. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 9 апреля 2015 г. № 105 “Об установлении возрастов рубок”.
23. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2019. URL <http://www.R-project.org/>.
24. Shaw R.G., Mitchell-Olds T. ANOVA for unbalanced data: an overview // Ecology. 1993. V. 74 (6). P. 1638–1645.
25. Курбанов Э.А., Кранкина О.Н. Древесный детрит в сосновых лесах Среднего Заволжья // Лесной журнал. 2001. № 4. С. 28–33.
26. Мошников С.А., Ананьев В.А. Запас древесного детрита в сосновых насаждениях Южной Карелии // Труды СПбНИИЛХ. Санкт-Петербург, 2013. № 2. С. 22–28.
27. Козлов И.Ф. Развитие и рост сосновых насаждений Карельской ССР // Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1985. 162 с.
28. Казимиров Н.И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (математическая модель) // Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1995. 122 с.
29. Fridman J., Walheim M. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden // Forest Ecology and Management. 2000. V. 131. P. 23–36. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00208-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00208-X)
30. Siitonen J., Martikainen P., Punttila P., Rauh J. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland // Forest Ecology and Management. 2000. V. 128. P. 211–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00148-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00148-6)
31. Ekbohm B., Schroeder L.M., Larson S. Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape on central Sweden // Forest Ecology and Management. 2006. V. 221. P. 2–12. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.038>
32. Krankina O.N., Harmon N.E., Kukuev Y.A. Coarse woody debris in forest regions of Russia // Canadian Journal of Forest Research. 2002. V. 32. P. 768–778. <https://doi.org/10.1139/x01-110>
33. Norden B., Gotmark F., Tonneberg M., Ruberg M. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps // Forest Ecology and Management. 2004. V. 194. P. 235–248. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.043>
34. Spies T.A., Franklin J.F., Thomas T.B. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington // Ecology. 1988. V. 69. P. 1689–1702. <https://doi.org/10.2307/1941147>
35. Herrero C., Krankina O., Monleon V.J., Bravo F. Amount and distribution of coarse woody debris in pine ecosystems of north-western Spain, Russia and the United States // Forest-Biogeosciences and Forestry. 2013. V. 7. P. 53–60. <https://doi.org/10.3832/ifer0644-007>

УДК 597.2/.5:574.3

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ВАРИАЦИИ ОБИЛИЯ РЫБ В ДЕЛЬТЕ МЕКОНГА

© 2021 г. Е. П. Карпова^{a, b, c, *}, А. Р. Болтачев^{a, b, c}, Э. Р. Аблязов^{a, b, c}, Д. Н. Куцин^{a, b, c},
Ку Нгуен Динь^c, Чыонг Ба Хай^c, Нгуен Ван Тхинь^c, Чинь Тхи Лан Чи^c

^aФедеральный исследовательский центр им. А.О. Ковалевского РАН,
Россия 299011 Севастополь, просп. Нахимова, 2

^bИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

^cЮжное отделение Российско-Вьетнамского тропического центра, Хошимин, Вьетнам

*e-mail: karпова_je@mail.ru

Поступила в редакцию 20.09.2019 г.

После доработки 21.02.2020 г.

Принята к публикации 04.03.2020 г.

Впервые получены количественные оценки плотности рыбного населения в дельте р. Меконг на территории Социалистической Республики Вьетнам. Исследования проводили в основном течении двух главных рек – Хау и Тиен, на которые разделяется Меконг в своем нижнем течении, и в устьевых рукавах дельты. При сравнении показателей обилия рыб в 28 районах дельты найдены статистически значимые отличия средней удельной численности между основным течением рек и миксогалинной зоной эстуарного экотона, в которой показатели обилия рыб значительно ниже. При корреляционной оценке связей динамики обилия рыб с различными экологическими факторами природного и антропогенного характера выявлена слабая достоверная связь с показателями солености, удаления от устья, типом рыбного сообщества и количеством мусора антропогенного происхождения на дне. В дельте наблюдаются значительные флуктуации показателей обилия рыб, связанные с агрегированным распределением таких видов, как *Polynemus melanochir*, *Arius maculatus*, и ряда представителей семейств Akysidae, Synoglossidae и Ariidae. Полученные результаты могут быть использованы как базовые для последующего мониторинга динамики обилия придонных сообществ рыб дельты Меконга.

Ключевые слова: рыбы, река Меконг, обилие, распределение, флуктуации, эстуарий

DOI: 10.31857/S036705972005008X

Дельта реки Меконг является одной из самых обширных в мире, ее экосистема отличается очень сложной структурой, высокой динамичностью характеристик местообитаний, уникальным видовым богатством гидробионтов и исключительной значимостью для сельского хозяйства и рыболовства. Рыболовство в бассейне реки является одним из самых продуктивных в мире. Согласно ФАО, 2% всей рыбы, пойманной в результате морского и внутреннего рыболовства в мире, получают из бассейна р. Меконг [1], причем около 2.6 млн т добывается ежегодно из бассейна нижнего Меконга [2]. Промысловый лов рыбы в речных системах обычно недооценивается, в том числе в официальной статистике [3].

Оценки вылова от внутреннего рыболовства в развивающихся странах, как правило, основаны на более масштабных данных по аквакультуре и уловов коммерческого рыболовства в озерах или очень крупных реках. Согласно комплексным оценкам, промысел в Меконге составляет от 7 до 22% мировой добычи пресноводной рыбы, при

этом около 29% вылова приходится на Вьетнам. В настоящее время средний улов на одного рыбака имеет тенденцию к снижению, но участие населения в промысле очень высоко. Хотя общий вылов, по-видимому, достаточно стабилен из года в год, все больше людей ловят рыбу, и уловы на одного рыбака стали меньше, чем в прошлом. Беспорядочный промысел в бассейне Меконга изменяет структуру рыбного сообщества, приводя к истощению видовой разнообразия, деградации популяционной структуры видов, что, по-видимому, подвергает их высокому риску [4]. В первую очередь это относится к видам донно-придонного комплекса. Добыча песка, гравия и ила, ведущаяся всеми странами бассейна Меконга, достигла огромных масштабов, сравнимых с экологической катастрофой. Исследования показывают [5], что общий объем (34.48 млн м³, или 55.2 млн т) донных отложений был добыт в основном течении Меконга в 2011 г., из них около 22% (7.75 млн м³) приходится на Вьетнам.

Разрушение донных биотопов лишает среды обитания целый ряд видов, для многих из которых доказана тесная связь с донными отложениями [4]. Интенсивный промысел ведется в реке с использованием донных тралов, при этом происходит полное изъятие всех водных живых ресурсов на дне и в придонном слое воды. При этом, несмотря на высокую продуктивность, система Меконга недостаточно изучена по многим аспектам ее ресурсов и экологии, включая рыб и беспозвоночных [6–8]. Исследования рыбных ресурсов были локальными и в основном сосредоточены на биологических оценках богатства и разнообразия, а также добычи ресурсов на промысловое усилие [9–11]. Первые исследования удельной численности и биомассы рыб донно-придонного комплекса в системе р. Тиен бассейна Меконга в меженный период были проведены в 2018 г. [12].

В целом для дельты Меконга характерен чрезвычайно высокий негативный антропогенный пресс, который обусловлен несколькими основными факторами. Это прежде всего очень высокая плотность населения и промышленных центров не только непосредственно в границах южной части Вьетнама, но и вдоль всего течения реки – от Китая до Камбоджи, следствием которой является чрезмерный сброс промышленно-бытовых стоков. В дельте Меконга Вьетнама выращивается около 47% злаков, преимущественно риса, а применяемые для этого удобрения и пестициды также сбрасываются в дельту. Одна из причин эвтрофирования и загрязнения антибиотиками – обильно развитая в дельте аквакультура рыбы и креветок, ежегодный объем которой превышает 2 млн т. В связи с интенсивным судоходством воды и донные отложения также загрязнены нефтепродуктами. Поэтому для лучшего мониторинга, управления и сохранения промыслов в нижнем Меконге необходимо обновить информацию о пространственном и временном разнообразии рыб, структуре сообществ и моделях распределения, особенно с учетом растущих экологических воздействий, которые имеют место в бассейне реки. Цель нашей работы – оценить пространственную динамику обилия рыб донно-придонного комплекса в нижнем Меконге на территории Вьетнама и проанализировать их зависимость от различных экологических факторов естественной и антропогенной природы. Актуальность поставленной задачи определяется тем, что сохранение и рациональное использование водных биологических ресурсов дельты р. Меконг во многом может определить уровень продовольственной независимости Вьетнама на долговременный период, а также сохранить уникальную природу этого региона для будущих поколений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в меженный период в нижней части дельты Меконга на территории Социалистической Республики Вьетнам в основном течении двух рукавов Меконга – реках Хау (Бассак) и Тиен (Меконг), и восьми устьях – Тиеу, Дай, Балай, Хамлуонг, Кочьен, Кунг-Хау, Динь Ан и Чань Де, на которые разделяются реки Тиен и Хау при впадении в море. В период с 06.04.2018 г. по 10.06.2018 г. и с 17.01.2019 г. по 29.03.2019 г. было выполнено 224 траления промысловым бимтралом шириной 4 м и высотой 0.4 м с ячеей сетного полотна 10 мм, который повсеместно используется местными рыбаками для промысла рыбы. Траления были сгруппированы в 28 локалитетов (рис. 1), в пределах которых незначительно менялись такие гидрологические параметры, как сток и морфология русла. Основные характеристики участков приведены в табл. 1.

При помощи портативного эхолота определяли координаты начала и окончания тралений, продолжительность и длину пути, пройденного тралом. Траления осуществляли в донном варианте, они длились преимущественно 15–20 мин, дистанция составляла от 206 до 4395 м, в среднем около 1500 м, диапазон глубин менялся от 1.5 до 49 м, в пределах одного траления размах обычно не превышал 5 м. Во время каждого траления отбирали пробы воды у поверхности и дна при помощи батометра и замеряли их соленость и температуру. Температура как поверхностного, так и придонного слоев воды изменялась мало – от 28 до 31.5°C, соленость воды в миксогалинной зоне достигала 30‰.

Анализ уловов включал таксономическую идентификацию и подсчет количества экземпляров рыб каждого семейства, определение их массы, а также массы растительного субстрата и мусора антропогенного происхождения (макропластика), поднятых тралом.

Выбор конструкции трала и методики лова были обусловлены, с одной стороны, необходимостью получения репрезентативной и сопоставимой информации о численности и биомассе рыб донно-придонных сообществ в различных частях дельты [12], а с другой – широким использованием местными рыбаками аналогичных бимтралов для промысла в дельте Меконга, в связи с чем на основании полученных данных можно оценить различные аспекты воздействия донных тралений на фауну рыб.

На основании полученных данных о численности и массе уловов и площади дна, обловленной тралом, проводился подсчет удельной численности (N , экз/100 м²) и биомассы (W , г/100 м²) рыб. Коэффициент уловистости бимтрала принимали равным единице ввиду невозможности его определения в условиях дельты, в связи с этим

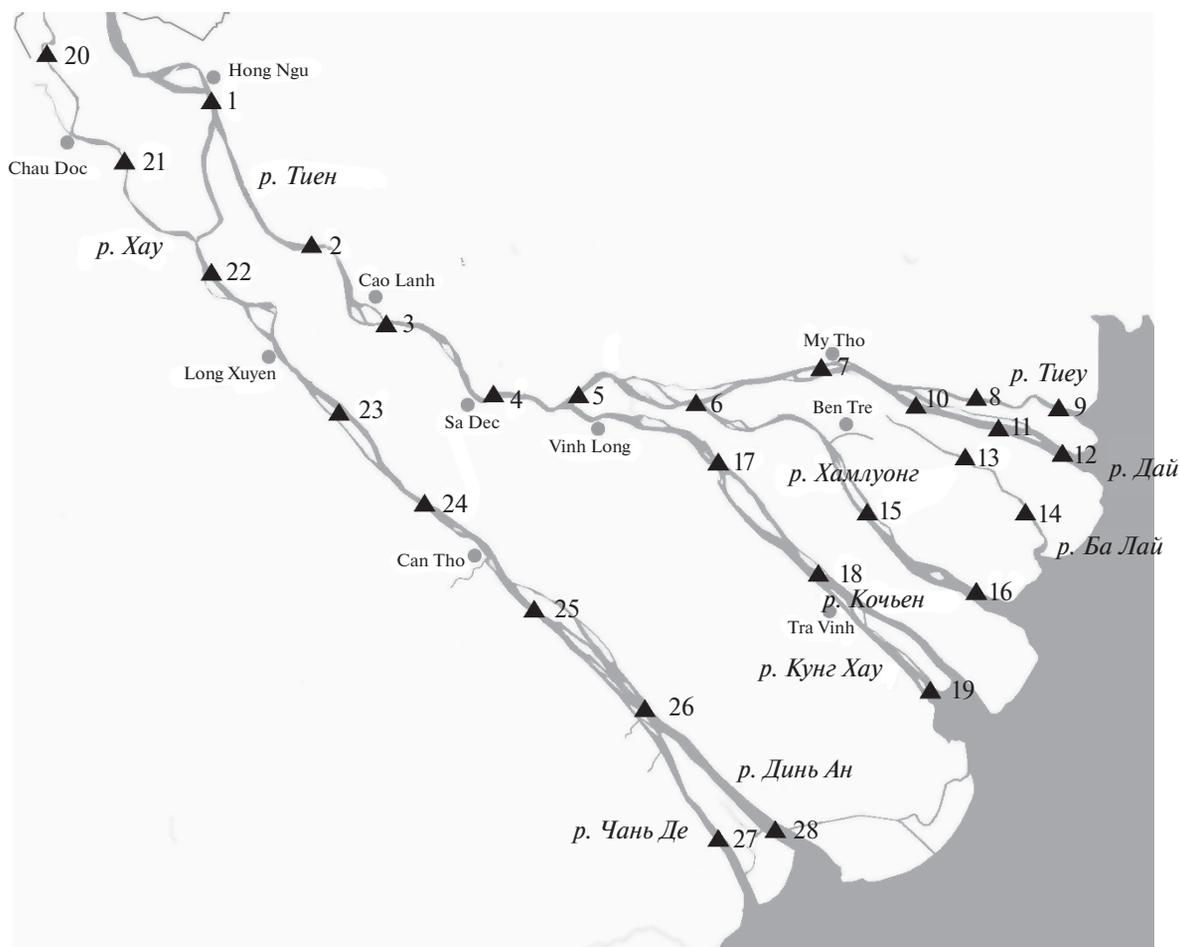


Рис. 1. Схема района исследований с обозначением участков.

полученные значения количественных показателей соответствовали минимальным.

Ввиду ненормальности распределения исходных данных по удельной численности и биомассе рыб, а также “остатков” при проведении тестов, в том числе при попытке нормализации с помощью логарифмирования, для проверки достоверности различий в показателях обилия рыб (удельной численности N и биомассы W) на различных участках дельты использовали критерий Краскела-Уоллиса. В целях поиска взаимосвязи между экологическими факторами воздействия на рыбные сообщества и показателями обилия был проведен анализ методами многомерной статистики. Построение корреляционной матрицы проводилось на основе коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В уловах донных тралений в дельте Меконга были зарегистрированы рыбы 45 семейств, при этом таксономический облик ихтиофауны определяли представители 8 семейств, доля которых

составляла по численности в совокупности более 90% вылова. Это представители семейств Polynemidae (26.5%, преимущественно *Polynemus melanochir*), Synoglossidae (15.2%, *Synoglossus microlepis* и *C. feldmani*), Ariidae (12.3%, в основном *Arius maculatus*, *Osteogeneiosus militaris* и *Cephalocassis borneensis*), а также ряд видов семейств Pangasiidae (11.1%), Engraulidae (9.1%), Akysidae (8.0%), Sciaenidae (6.7%) и Cyprinidae (5.0%). Размерный ряд уловов состоял из рыб со стандартной длиной 10.3–990.3 мм, при этом преобладали размерные группы 40–80 мм (рис. 2). Половозрелые особи составляли около 35%.

Крайние значения удельной численности в дельте Меконга колебались от 0.13 до 31.96 экз/100 м² (табл. 2), т.е. отличались более чем в 300 раз, среднее значение составляло 3.4 экз/100 м², для системы р. Тиен несколько больше – 4.0 экз/100 м², для системы р. Хау, напротив, достигало лишь 3.1 экз/100 м².

Результаты тралений более чем в 95% случаев находились в интервале до 10 экз/100 м², преобладал класс значений 1.5–2.5 экз/100 м². Большие

Таблица 1. Данные о траловых ловах на различных участках дельты Меконга

№ участка*	Кол-во тралений	Координаты, град			
		начала участка		окончания участка	
		с.ш.	в.д.	с.ш.	в.д.
1	18	10.8056	105.2498	10.5839	105.4299
2	6	10.5359	105.4908	10.5012	105.5611
3	6	10.4097	105.6104	10.4014	105.6931
4	6	10.2969	105.7750	10.3033	105.8384
5	9	10.2799	105.9175	10.3032	106.0372
6	8	10.2852	106.0593	10.2500	106.2538
7	5	10.3278	106.2751	10.3400	106.3255
8	7	10.3100	106.4916	10.2764	106.6499
9	8	10.2790	106.6583	10.2706	106.7421
10	4	10.2968	106.4536	10.2603	106.5501
11	4	10.2428	106.6102	10.2088	106.7006
12	3	10.1980	106.7160	10.1700	106.7790
13	4	10.1834	106.5814	10.1474	106.6326
14	4	10.1362	106.6500	10.0249	106.6979
15	12	10.1719	106.3651	9.9969	106.5241
16	4	9.9866	106.5665	9.9406	9.9406
17	4	10.2653	105.9544	10.1677	106.1764
18	8	10.0634	106.2597	9.9758	106.3574
19	7	9.8638	106.4688	9.7097	106.5861
20	6	10.8538	105.0885	10.7834	105.1218
21	16	10.7068	105.1340	10.5982	105.2253
22	11	10.4845	105.3464	10.3957	105.4339
23	12	10.3026	105.5198	10.1914	105.6194
24	10	10.1760	105.6315	10.0555	105.8000
25	11	10.0155	105.8149	9.8831	105.9497
26	15	9.8515	105.9804	9.7010	106.1520
27	11	9.6431	106.1306	9.4593	106.2413
28	5	9.6451	106.2033	9.5683	106.3030

* На участках 5–19 сбор материала проводился в 2018 г., на остальных – в 2019 г.

показатели коэффициента вариации удельной численности (9.0–161.8%) свидетельствуют о значительной неоднородности выборок в пределах каждого участка. Аналогичные закономерности наблюдались в отношении удельной массы, пределы колебаний которой составляли 0.30–227.74 г/100 м², среднее значение 18.8 г/100 м², в р. Тиен – 21.2 г/100 м², а в р. Хау – 15.6 г/100 м². В целом распределение этого показателя в дельте было довольно равномерным (рис. 3а). Коэффициент вариации удельной массы менялся от 20.4 до 133.9% и для большинства участков был заметно ниже, чем для удельной численности.

Минимальные значения средней плотности (менее 2 экз/100 м²) были приурочены к устьевым

рукавам дельты, за исключением устьев Тиеу и Ба Лай. В реке Ба Лай плотина, расположенная на удалении около 17 км от устья, не дает возможности свободно перемещаться гидробионтам в процессе миграций, и у нижнего бьефа плотины скапливалась в значительных количествах молодь ариевых сомов *Arius maculatus*, представители этого семейства доминировали также в устье Тиеу, отличающемся крайне малым стоком [13, 14]. В реке Хау зона низких показателей обилия простиралась значительно дальше устьев и включала участок пресноводной зоны (ст. 24, 25), кроме того, район с низкой плотностью рыбного населения был отмечен в верхней части основного течения реки (ст. 20) (рис. 3б).

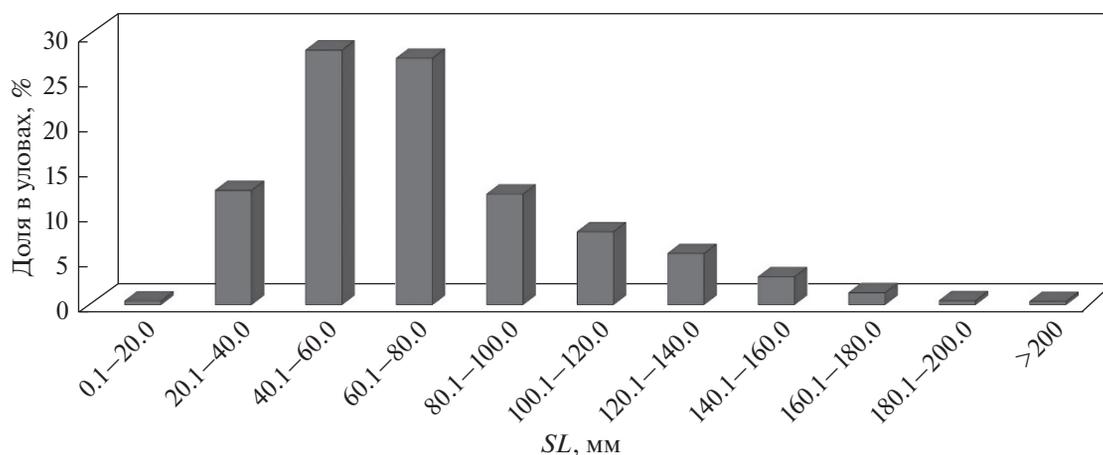


Рис. 2. Размерная структура уловов.

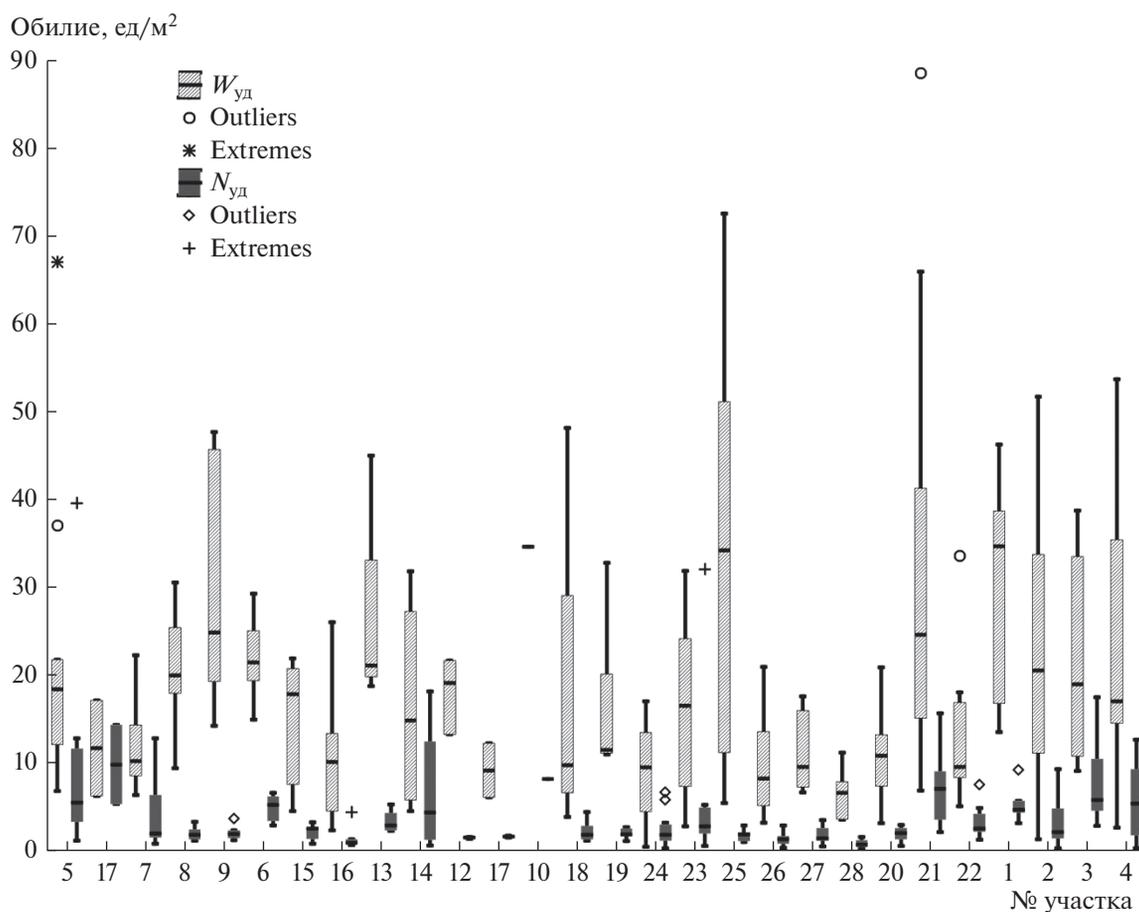


Рис. 3. Диаграммы размахов (медианы с кватрилями) удельной численности (экз/100 м²) и биомассы (г/100 м²) рыб на участках дельты.

Около 5% тралений отличались чрезвычайно высокими показателями обилия. Они были сосредоточены преимущественно в системе р. Тиен, в меньшей степени — в основном течении р. Хау. При этом высокие значения достигались

за счет наличия в р. Тиен в основном русле представителей семейств Polynemidae (*Polynemus melanochir*) и Akysidae (виды рода *Pseudobagarius*), в устьях — ариевых сомов *Arius maculatus* и *Osteogeneiosus militaris*, среди которых преобладали сам-

Таблица 2. Вариации удельной численности рыб на различных участках дельты

№ участка*	N, экз/100 м ²			CV, %	W, г/100 м ²			CV, %
	среднее	min	max		среднее	min	max	
1	3.87	0.17	9.15	70.7	25.60	1.19	51.60	55.9
2	7.69	2.70	17.38	70.0	21.54	8.96	38.61	57.7
3	5.18	1.61	9.82	67.9	21.51	9.04	35.32	48.5
4	5.75	0.17	12.50	91.9	24.13	2.47	53.58	76.2
5	5.92	1.04	12.69	68.9	17.88	6.69	36.95	49.3
6	4.75	2.75	6.48	31.8	21.88	14.80	29.16	20.4
7	4.55	0.64	12.66	110.4	12.20	6.21	22.13	51.4
8	1.81	1.01	3.14	40.2	20.61	9.27	30.41	32.6
9	4.13	1.09	19.78	154.2	53.40	14.11	227.74	133.9
10	5.18	2.34	8.02	77.5	29.91	25.30	34.51	21.8
11	1.50	1.40	1.59	9.0	9.01	5.93	12.10	48.3
12	1.18	0.86	1.44	24.9	17.88	13.12	21.52	24.1
13	3.19	2.15	5.13	43.2	26.35	18.63	44.89	47.1
14	6.72	0.45	18.00	118.8	16.38	4.38	31.68	79.2
15	1.85	0.53	3.10	45.4	14.16	2.19	21.77	51.0
16	1.75	0.70	4.28	97.1	14.77	8.11	25.92	52.4
17	9.68	5.19	14.18	65.7	11.57	6.12	17.01	66.6
18	2.06	1.03	4.28	55.5	17.73	3.74	48.03	93.5
19	1.82	0.96	2.55	25.7	17.73	8.95	34.34	55.0
20	1.77	0.39	2.82	49.4	10.92	3.01	20.78	54.7
21	8.09	2.32	15.50	45.9	38.11	6.73	88.49	61.1
22	3.28	1.12	7.38	54.9	14.33	4.94	42.11	69.9
23	5.27	0.42	31.96	161.8	16.07	2.64	31.74	60.7
24	2.32	0.13	6.51	96.3	7.61	0.30	16.92	77.9
25	1.74	0.87	2.78	42.4	21.47	4.45	72.47	102.7
26	1.17	0.21	2.74	53.6	9.28	3.08	20.83	55.7
27	1.68	0.38	3.37	56.2	11.30	6.51	17.48	38.9
28	0.72	0.17	1.45	75.8	6.42	3.39	11.03	49.9

* На участках 5–19 сбор материала проводился в 2018 г., на остальных – в 2019 г.

цы, вынашивающие икру в ротовой полости. В основном русле р. Хау экстремально высокая численность рыб была обусловлена выловом больших количеств молоди пангасиевых сомов (семейство Pangasiidae, преимущественно *Helicophagus leptorhynchus*) либо левосторонних морских языков (семейство Synoglossidae, виды *Synoglossus microlepis* и *S. feldmani*). Очевидно, перечисленные рыбы при определенных условиях могут образовывать плотные скопления.

Показатели обилия рыбного населения в дельте Меконга были подвержены значительной вариабельности – пределы колебаний и средние величины заметно отличались не только в районах дельты, различных по своим гидрологическим и гидрохимическим параметрам (см. табл. 2), но и в пределах нескольких соседних тралений на одном участке, не имеющем заметных биоценологических отличий (рис. 4). Для выявления причин

значительного разброса обилия была проведена оценка потенциального влияния на удельную численность и биомассу рыб различных факторов воздействия. К основным экологическим факторам относили соленость и температуру придонного слоя, глубину траления, количество донного растительного субстрата в трале, косвенно характеризующее характер биотопа. Кроме того, учитывали географическое положение, выраженное удалением станции от устья, а также распределение стока по рукавам и протокам [13]. К биотическим факторам относили показатели, характеризующие структуру доминирования в рыбных сообществах – доля представителей основных семейств в улове. Для оценки степени антропогенного воздействия анализировали влияние макропластика, поднятого тралом со дна. Кроме того, в оценке отклика принимали участие параметры тралений – скорость и продолжитель-

ность. При анализе были выявлены мультиколлинеарные факторы – температура и соленость придонного слоя, а также удаление от устья, причем наибольшая относительная сила влияния на отклик обнаруживалась у фактора удаление от устья.

При сравнении данных 2018 и 2019 гг. не отмечено достоверных различий в показателях обилия по удельной численности ($H_{(1; n=220)} = 0.001; p = 0.9801$) и массе ($H_{(1; n=220)} = 3.59; p = 0.0582$), что свидетельствует как о повторяемости результатов при использовании описанной методики сбора материала, так и об отсутствии существенных межгодовых колебаний удельной численности и биомассы рыб. При оценке влияния технических характеристик тралений на результаты отрицательная корреляция обнаружена со скоростью траления, однако коэффициент корреляции, а следовательно, и влияние этого параметра на удельную численность ($r_N = -0.26, n = 220$) и биомассу ($r_W = -0.19, n = 220$) рыб в уловах были весьма низкими.

Статистически значимая слабая положительная корреляция численности и биомассы рыб ($p < 0.05$) была отмечена с таким фактором, как удаление от устья ($r_N = 0.39, r_W = 0.16, n = 220$). На удельную численность также оказывала влияние глубина траления ($r_N = 0.33, n = 220$).

Для того чтобы исключить возможное разнонаправленное воздействие перечисленных факторов в районах с принципиально отличающимися экосистемами, их влияние было оценено отдельно в районах миксогалинных вод (эстуарном экотоне) и пресноводной части (основном течении рек). Отличия удельной численности рыб между основным течением и устьями были статистически значимы как в дельте в целом ($H_{(1; n=220)} = 8.25; p = 0.0041$), так и в каждой из главных рек – Чау ($H_{(1; n=97)} = 7.38; p = 0.0066$) и Тиен ($H_{(1; n=123)} = 12.67; p = 0.0004$). В основном течении рек наблюдалась взаимосвязь численности и биомассы при уровне значимости $p < 0.05$ с удалением от устья ($r_N = 0.37, r_W = 0.33, n = 126$). Помимо этого, удельная численность рыб зависела от глубины ($r_N = 0.32, n = 126$) и очень слабо – от характера доминирования в рыбном сообществе ($r_N = 0.20, n = 126$). В устьевых рукавах дельты некоторая отрицательная зависимость обилия наблюдалось от удельных показателей донных отложений как антропогенного ($r_N = -0.26, r_W = -0.32, n = 94$), так и природного ($r_N = -0.27, r_W = -0.33, n = 94$) происхождения. Здесь обилие также зависело от типа рыбного сообщества ($r_N = 0.25, r_W = 0.21, n = 94$). На численность рыб оказывало влияние также удаление от устья ($r_N = 0.35, n = 94$), на удельную массу – объем стока ($r_W = -0.42, n = 94$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка обилия рыб донно-придонных сообществ дельты Меконга ранее не проводилась, несмотря на очевидное снижение рыбных запасов на протяжении последних десятилетий. В результате проведенных комплексных ихтиологических исследований нами впервые для нижней части дельты Меконга получены данные о численности и особенностях пространственного распределения рыб. В настоящее время мы имеем дело с сообществами, в значительной степени деградировавшими под натиском хозяйственной деятельности человека, поэтому оценить произошедшие количественные изменения уже невозможно, однако полученные данные могут служить точкой отсчета для дальнейшего мониторинга ситуации. На всех участках дельты наблюдаются значительные флуктуации биоресурсов, что связано с ярко выраженным агрегированным типом распределения для некоторых наиболее массовых видов рыб. Очевидно, распределение их плотности формируется в результате сложного комплексного влияния многих факторов, в том числе взаимоисключающих, и к тому же подвержено значительной динамике в результате приливно-отливных явлений и процессов миграции. Для такой сложной экосистемы, как дельта крупной реки, чрезвычайно трудно учесть все факторы, воздействующие на биоту и определяющие закономерности ее распределения. Об этом свидетельствует зависимость обилия от удаления от устья, фактора, который, очевидно, включает как пространственное изменение гидрологических и гидрохимических показателей, так и другие аспекты воздействия.

В границах Вьетнама в дельте Меконга существуют две крупные экосистемы. Одна расположена в пресных водах, где основу сообществ составляют преимущественно пресноводные гидробионты. Другая – переходная эстуарная миксогалинная зона, локализованная в устьях дельты и простирающаяся вверх по течению на несколько десятков километров. Положение ее верхней границы подвержено динамичной пространственно-временной изменчивости и определяется на суточном масштабе высотой приливов и отливов, связанных с фазой луны, гидрометеорологическими условиями. Кроме того, в течение года она зависит от смены влажного и сухого сезонов, а также происходят межгодовые изменения, связанные с глобальной климатической цикличностью. В зависимости от распространения миксогалинных вод изменяются и структурные характеристики сообществ гидробионтов, формирующихся в этом экотоне. Основу сообществ составляют эвригалинные морские и пресноводные по своему происхождению животные, а также специфические солоноватоводные виды, обитающие в пределах этого экотона. Но особен-

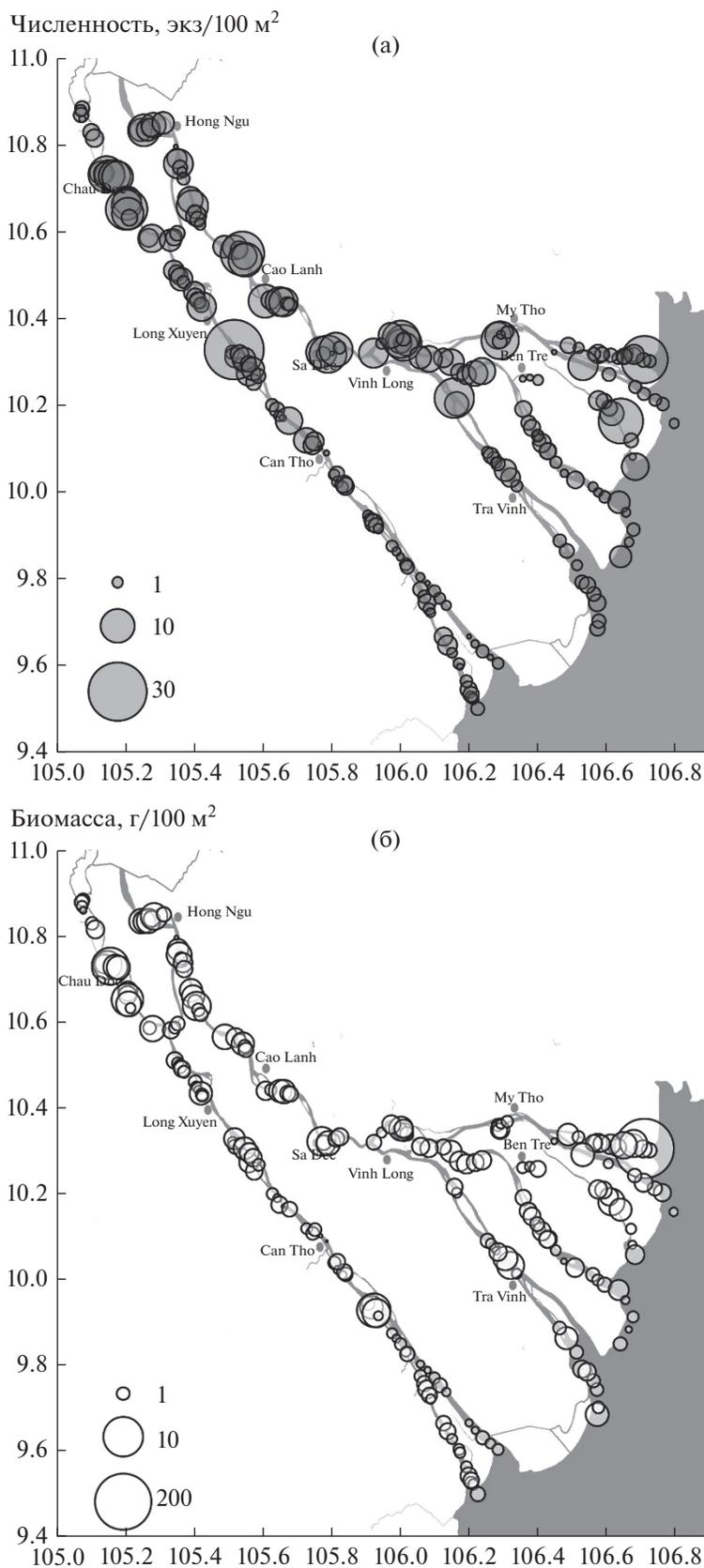


Рис. 4. Распределение численности (а) и биомассы (б) рыб по результатам тралений в дельте Меконга.

ности сообществ эстуарной и пресноводной областей дельты проявляются не только в таксономическом составе гидробионтов, но и в показателях обилия. При этом граница распространения более низких значений обилия (ст. 8, 9, 13, 15, 16, 18, 19, 27, 28) достаточно точно совпадала с границей миксогалинных вод.

Взаимосвязь обилия с характером рыбного сообщества определялась структурой доминирования, т.е. преобладанием видов какого-либо из восьми наиболее массовых семейств. В пресноводной части (основном течении) наблюдалась концентрация на глубине молоди пальцеперов, в основном *P. melanochir*, и циноглоссовых *C. microlepis* и *C. feldmani*. Скопления этих видов формировались на удалении от берегов и отсутствовали на мелководьях, что также определяло связь обилия с глубиной. В эстуарном экотоне к доминирующему комплексу в разных рукавах дельты принадлежали *Coilia rebertschii* (Engraulidae), *A. maculatus* (Ariidae) либо виды семейства Sciaenidae. В рукавах дельты, имеющих малый объем стока, концентрировались ариевые сомы, крупные и массивные рыбы, на течении обычно преобладали более мелкие коилии. При этом отрицательная корреляция с удельными показателями мусора и прочих отложений указывает на более тесную связь видов, населяющих миксогалинную зону, с донным субстратом.

Таким образом, при корреляционной оценке связей динамики обилия рыб с различными экологическими воздействиями природного и антропогенного характера было выяснено, что для прогнозирования количественных показателей рассмотренные экологические факторы мало пригодны, корреляция с исследованными факторами наблюдалась весьма слабая. Вероятно, причиной этого являлась сложность структурно-функциональной организации сообществ дельты и наличие неучтенных факторов воздействия. На данном этапе единственным надежным способом определения трендов изменения и флуктуаций обилия рыбного населения пока остаются тотальные учеты численности и биомассы рыб при проведении регулярных учетных съемок по единой методике.

Исследования выполнены по теме “Эколан Э-3.4”, раздел “Влияние климатических изменений и антропогенных факторов на экосистемы нижнего течения р. Меконг” и частично в рамках Государственного задания ФИЦ ИнБЮМ “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” (№ АААА-А18-118020890074-2).

Авторы выражают глубокую благодарность участникам экспедиций, научным сотрудникам Нгуен Тхе Май и Нго Хью Тханг и многим коллегам из Южного отделения Тропцентра (г. Хошимин) за содействие в организации и проведении работ,

чете рыбаков Чан Тхай Зыонг и Нгуен Тхи Чи Там за всестороннюю помощь во время экспедиций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Poulsen A., Griffiths D., Nam S., Nguyen T.T. Capture-based aquaculture of Pangasiid catfishes and snakeheads in the Mekong River Basin // Capture-based aquaculture. Global Overview. FAO Fisheries Technical Paper № 508. Lovatelli A., Holthuis P.F. Eds. Rome, 2008. P. 69–91.
2. Dugan P. Mainstream dams as barriers to fish migration: international learning and implications for the Mekong // Catch and Culture. 2008. V. 14. № 3. P. 9–15.
3. Mekong River Commission. Monitoring Fisheries in the Lower Mekong Basin. 2017. <http://www.mrcmekong.org/news-and-events/news/monitoring-fisheries-in-the-lower-mekong-basin/>
4. Baran E., Guerin E., Nasielski J. Fish, sediment and dams in the Mekong. Penang, Malaysia: WorldFish, and CGIAR Research Program on Water, Land and Ecosystems (WLE), 2015. 108 p.
5. Bravard J.-P., Goichot M., Gaillet S. Geography of sand and gravel mining in the lower Mekong river: First survey and impact assessment // EchoGeo. 2013. № 26. P. 1–20. <https://echogeo.revues.org/13659>
6. Dudgeon D. The Ecology of Tropical Asian Rivers and Streams in Relation to Biodiversity Conservation // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2000. № 31. P. 195–229.
7. Dudgeon D. The contribution of scientific information to the conservation and management of freshwater biodiversity in tropical Asia // Hydrobiologia. 2003. № 500. P. 295–314.
8. Sabo J.L., Ruhi A., Holtgrieve G.W. et al. Designing river flows to improve food security futures in the Lower Mekong Basin // Science. 2017. № 358. P. 1–11.
9. Nguyen T. Hai Yen, Kengo Sunada, Satoru Oishi et al. The spatial distribution of fish species catches in relation to catchment and habitat features in the floodplain lot fisheries of Tonle Sap lake, Cambodia // J. of Fisheries and Aquatic Science. 2008. № 3. P. 213–227.
10. Halls A.S. Monitoring fish abundance and diversity in the Mekong Basin // Catch and Culture. 2008. V. 14. № 1. P. 24–25.
11. Ngor P.B., Theng L., Phem S., So N. Monitoring fish abundance and diversity around the Tonle Sap Lake // Catch and Culture. 2014. № 20. P. 20–27.
12. Болтачев А.П., Карпова Е.П., Статкевич С.В. и др. Особенности количественного распределения рыб и десятиногих ракообразных в дельте реки Меконг в меженный период 2018 г. // Морской биологич. журн. 2018. Т. 3. № 4. С. 14–28. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.02>
13. Хо Чонг Туен. Изучение изменений боковой точности речных каналов в провинции Бенче, планирование решений по инженерной защите территорий. СРВ, Бенче: Научно-исследовательский институт водного хозяйства юга, 2001. 98 с.
14. Михайлов В.Н., Аракелянц А.Д. Особенности гидрологических и морфологических процессов в устьевой области р. Меконг // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 3. С. 259–273.

УДК 591.152:599.742.4

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СОБОЛЯ БАЙКАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ: АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКИХ И ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК

© 2021 г. В. Г. Монахов^{а, *}, М. Н. Ранюк^а, М. В. Модоров^а

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

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

Поступила в редакцию 04.04.2020 г.

После доработки 23.07.2020 г.

Принята к публикации 10.08.2020 г.

Изучена генетическая и фенотипическая (по окраске меха) структура 14 выборок соболя Байкальской горной страны (БГС). Проанализировано 257 особей по 11 микросателлитным локусам и более 12 тыс. шкурок вида по 7 стандартным категориям окраски. Популяционная структура соболя региона неоднородна как в фенотипическом, так и в генетическом аспектах. В Забайкальском крае, Улетовском, Петровск-Забайкальском и Красночикийском районах обитает изолированная популяционная группировка соболя с темным мехом. Хребет Хамар-Дабан на юге оз. Байкал населяет популяция соболя, имеющая высокое генетическое разнообразие и самую светлую в изученном регионе окраску, что скорее всего обусловлено ее контактами с восточно-сааянской популяцией. Остальные выборки БГС демонстрируют относительно высокое генетическое разнообразие и промежуточные параметры окраски мехового покрова, что может быть результатом массовых внутрирегиональных транслокаций и миграций. Результаты сравнительных тестов позволяют предположить, по крайней мере для семи выборок, опосредованные связи между фенотипической и генетической структурой популяций соболя в изученном регионе.

Ключевые слова: *Martes*, соболь, ядерные маркеры, окраска меха, генетика, популяционная структура

DOI: 10.31857/S0367059721020074

Соболь – важнейший ресурс таежных лесов Байкальского региона. В настоящее время он стал основным пушным видом не только Прибайкалья, но и всей страны. Шкурки зверька пользуются устойчивым спросом на внешнем рынке. Основная доля из примерно полумиллиона ежегодно поставляемых на экспорт шкурок соболя отнесена к баргузинскому, одному из самых ценных в пушной торговле, кряжу. При определении качества шкурки основное внимание уделяется качеству меха и особенно – окраске. Окраска меха у млекопитающих также и важная черта фенотипа вида, имеющая адаптивный характер. Выявление полиморфизма окраски и закономерностей его динамики в популяциях важно не только для науки, но и для практики. Такие вопросы, как рациональное использование ресурсов вида, их мониторинг, планирование мероприятий по охране, классификация и стандартизация пушной продукции и мн. др., трудно решать без знания закономерностей внутривидовой изменчивости, в частности окраски меха.

Около века назад численность зверька находилась на катастрофическом уровне из-за перепро-

мысла, возникла угроза потери ценнейшего вида. И в те годы на данную проблему было обращено пристальное внимание правительства страны. Именно в Прибайкалье в 1916 г. был учрежден первый заповедник России, основной целью которого стала организация охраны соболя [1], а также положено начало созданию целой сети ООПТ (семь заповедников, четыре национальных парка, многочисленные заказники и памятники природы). Кроме того, для ускорения заселения пустующих участков ареала решено было применить интродукцию. Племенной материал в основном (61.4% [2]) брали из байкальского региона – Иркутской области и Бурятии: около 12 тыс. зверьков. Результаты реинтродукции оказались успешными, современный ареал соболя был восстановлен практически до его исторических границ, чему во многом способствовали вновь образованные реакклиматизированные популяции потомков интродуцентов из Байкальского региона [2]. Возможно, что одним из факторов успешной реинтродукции байкальского соболя в районы Западной и Восточной Сибири стало разнообразие населения соболя на территории Байкальской горной страны и соответствен-

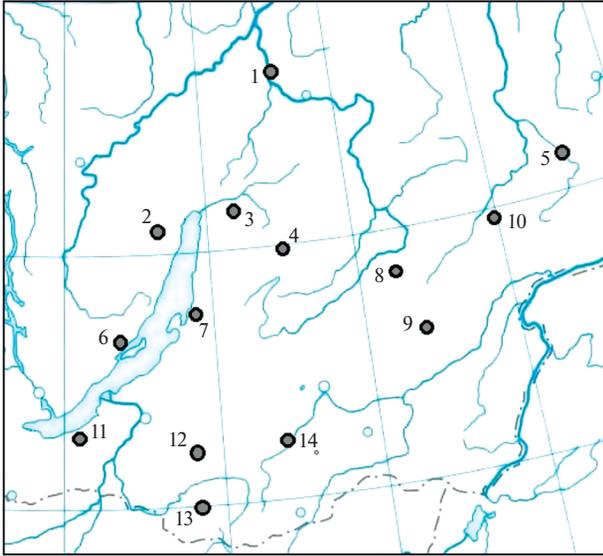


Рис. 1. Локализация изученных выборок соболя. Ну-
мерация выборок соответствует таковой в табл. 1.

но генетическое разнообразие выпущенных животных. И хотя генетических тестов при отлове животных для последующих выпусков не делали, однако обращали пристальное внимание на морфологические характеристики зверей, а именно на качество меха, самый важный в экономическом смысле признак [2].

На окраску меха соболя обращалось внимание в видовых систематических сводках начиная с самых первых в XVII–XVIII вв. Изменчивость окраски меха зверька изучали в основном в географическом аспекте, при обосновании пушного стандарта, в таксономических публикациях и при оценке результатов реинтродукции [3–10]. Для соболя Прибайкалья разными авторами были описаны следующие подвиды (вариететы): *Mustela zibellina* var. *baikalensis* Dybowski, 1922; *Martes z. princeps* Birula, 1922; *M. z. vitimensis* Timofeev and Nadeev, 1955; *M. z. obscura* Timofeev and Nadeev, 1955 [11], некоторые из которых считаются синонимичными [12]. Последний автор подтверждает только *M. z. princeps* – баргузинский соболь (для Баргузинского хр. и Забайкалья) и *M. z. obscura* – чикойский соболь (для Красночикийского, Улетовского, Хилокского, Кыринского и части Петровск-Забайкальского р-нов Читинской области [1, с. 247], ныне Забайкальского края).

Сравнительно недавно получили распространение исследования генетических основ изменчивости соболя [13–16], однако они до сих пор немногочисленны, а Байкальский регион в этом аспекте специально вообще не освещался. Сейчас появляется возможность сочетать классические зоологические исследования с генетическими тестами. Мы решили использовать такую

возможность, проведя изучение нескольких прибайкальских популяций соболя по окраске мехового покрова, впервые получив их генетическую характеристику с помощью маркеров ядерной ДНК. При этом авторы исходили из предположения возможного несовпадения структурных классификаций, полученных двумя методами (нулевая гипотеза).

Соответственно основной целью данного исследования ставился анализ популяционной структуры населения соболя Байкальской горной страны. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) изучить популяционную генетическую структуру соболя на основе изменчивости микросателлитных локусов яДНК; 2) выявить популяционную фенотипическую структуру на основе изменчивости окраски меха соболя Байкальской горной страны, которого принято относить [1–4, 9] к одному из наиболее ценных по меховым качествам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследования

По определению [17] Байкальская горная страна (БГС) на западе граничит с Восточным Саяном, на юге – со степями Монголии, на востоке ее граница проходит по междуречью рек Олёкма и Зeya, с севера она прилегает к Среднесибирскому плоскогорью и Приленскому плато.

В анализ популяционной структуры соболя БГС были включены особи из 14 районов Иркутской и Амурской областей, Республики Бурятия и Забайкальского края (рис. 1). Взятые выборки из следующих районов: Кабанский (хр. Хамар-Дабан), Северо-Байкальский, Баунтовский и Баргузинский – Республика Бурятия, Красночикийский, Петровск-Забайкальский, Чернышевский, Улетовский, Тунгокоченский и Тунги́ро-Олёкминский – Забайкальский край. Иркутская область представлена Ольхонским, Казачинско-Ленским районами и нижним бассейном р. Витим (в пределах Бодайбинского и Мамско-Чуйского р-нов). Восточную окраину БГС представляет выборка из бассейна р. Нюкжа (приток р. Олёкма).

Генетический анализ

Для исследования генетической структуры населения соболя Байкальской горной страны в анализ были включены данные по 257 особям из 14 географических выборок (табл. 1, рис. 1). Образцы тканей предоставлены охотниками, добывавшими соболя на легальной основе. ДНК выделяли из образцов кожи и мышц при помощи наборов для выделения ДНК из тканей животных DNA-extran-2 КИТ (Синтол, Россия). Все особи были генотипированы по 11 микросателлитным

Таблица 1. Результаты анализа 14 выборок соболя БГС на основании аллельного состава 11 микросателлитных локусов яДНК

Выборка (район)	Обозначение	Регион	<i>n</i>	<i>N_a</i>	<i>N_e</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>
1. Река Витим (низовья)	ВИТ	Иркутская обл.	16	6.18	4.29	0.61	0.72
2. Казачинско-Ленский	КЗЛ	Иркутская обл.	17	5.91	3.70	0.68	0.69
3. Северо-Байкальский	СБА	Бурятия	25	6.91	4.09	0.69	0.70
4. Баунтовский	БАУ	Бурятия	5	4.55	3.71	0.73	0.63
5. Река Нюкжа	НЮК	Амурская обл.	21	6.64	3.68	0.65	0.70
6. Ольхонский	ОЛХ	Иркутская обл.	7	5.09	3.30	0.61	0.67
7. Баргузинский	БАР	Бурятия	14	6.09	3.73	0.62	0.69
8. Тунгокоченский	ТКЧ	Забайкальский край	14	6.18	3.88	0.64	0.69
9. Чернышевский	ЧЕР	Забайкальский край	7	5.18	3.71	0.62	0.69
10. Тунгиро-Олёкминский	ТОЛ	Забайкальский край	11	6.55	4.46	0.70	0.70
11. Хр. Хамар-Дабан	ХМН	Бурятия	54	7.45	4.42	0.67	0.71
12. Петровск-Забайкальский	ПЗА	Забайкальский край	25	5.09	3.15	0.58	0.60
13. Красночикоийский	ЧИК	Забайкальский край	18	4.82	2.74	0.54	0.58
14. Улетовский	УЛЕ	Забайкальский край	23	4.36	2.58	0.46	0.54

Примечание. *n* – размер выборки; *N_a* – среднее число аллелей на локус, *N_e* – эффективное число аллелей на локус, *H_o* – наблюдаемая гетерозиготность, *H_e* – ожидаемая гетерозиготность.

локусам, разработанным ранее для соболя (Mzf51, Mzf56; [18]), американской куницы *Martes americana*, росомахи *Gulo gulo*, американского барсука *Taxidea taxus* (Ma1, Ma3, Ma8, Ma15, Ma19; [19]), каменной куницы *Martes foina* (Mf8.7, Mf8.8; [20]), американской норки *Neovison vison* и горностая *Mustela erminea* (Mvis72, Mvi2243; [21, 22]).

Аmplификацию выполняли в общем объеме 10 мкл с добавлением 10× TaqBuffer с (NH₄)SO₄ (Thermo Scientific), Taq ДНК полимеразой (SibEnzyme, Россия), 5 mM MgCl₂, 0.2 mM dNTP, 8.6 mM (1%) ДМСО и 20–200 нг геномной ДНК. Концентрация праймера колебалась от 0.4 до 11 мкл, ПЦР проводили с использованием T100 Thermal Cycler (Bio Rad).

Аmplификацию проводили при 94°C в течение 3 мин, затем 4 цикла денатурации при 98°C в течение 30 с, отжиг при 59°C в течение 120 с, 72°C в течение 90 с, следующие 20 циклов проводили денатурацию при 90°C в течение 30 с, отжиг при 59°C в течение 120 с, затем 72°C в течение 75 с и при окончании 68°C в течение 30 мин. Скорость нагрева от 59 до 72°C составляла не более 0.3°C/с.

На следующем этапе продукты ПЦР смешивали с формамидом и размерным стандартом S-550 Luz (Гордиз, РФ) в соответствии с рекомендациями производителя. После 5-минутной денатурации с последующим быстрым охлаждением ПЦР-продукты определяли с использованием генетического анализатора ABI 3130 (AppliedBiosystems), а длину фрагмента оценивали с помощью программного обеспечения GeneMapper v. 3.7.

Для расчета показателей аллельного разнообразия и гетерозиготности, генетических дистанций *F_{st}* и анализа матрицы генетических дистанций методом главных координат использовали GenALEx 6.5 [23, 24]. Для оценки генетической структуры применяли байесовскую кластеризацию, реализованную в программе STRUCTURE 2.3.4 [25], для оценки наиболее вероятного числа кластеров использовали Structure Harvester [26].

Фенотипический анализ

Для перечисленных выше выборок получены данные об окраске меха соболя из двух источников. В монографии В.Д. Петренко [27] приведены результаты сортировки шкурок соболя по цветовым категориям за 1996–2003 гг., из которой для целей нашей работы привлечены сведения о 1122 экз., касающиеся выборок под номерами 1–3, 5–7, 9, 13 (см. табл. 2). Данные за 2016–2019 гг. (11529 шкурок) получены в аукционной компании “Русский соболь” (г. Иркутск) из актов сортировки экспортных партий шкурок. Суммарный объем изученных по окраске меха выборок составил 12651 экз. (см. табл. 2).

Классификацию шкурок по цвету проводили дипломированные специалисты-товароведы пушно-мехового сырья. В качестве методической базы использовали общесоюзный “Стандарт на шкурки соболя невыделанные” ОСТ НКЗаг-414, по которому все шкурки вида делятся на 7 цветовых категорий, подобно их выделению у американской куницы *Martes americana* [28]. Мы объ-

Таблица 2. Цветовой состав изученных выборок соболя за 1996–2019 гг. (доли групп темных, средних и светлых шкур, % \pm SE)

Выборка (район)	<i>n</i>	Темные	Средние	Светлые	Балл окраски
1. Река Витим (низовья)	3267	31.0 \pm 0.81	53.3 \pm 0.87	15.7 \pm 0.64	3.77 \pm 0.020
2. Казачинско-Ленский	269	7.8 \pm 1.64	51.3 \pm 3.05	40.9 \pm 3.00	2.87 \pm 0.063
3. Северо-Байкальский	971	17.2 \pm 1.21	63.2 \pm 1.55	19.6 \pm 1.27	3.44 \pm 0.033
4. Баунтовский	640	30.9 \pm 1.83	52.2 \pm 1.97	16.9 \pm 1.48	3.67 \pm 0.044
5. Река Нюкжа	889	23.2 \pm 1.42	51.4 \pm 1.68	25.4 \pm 1.46	3.45 \pm 0.040
6. Ольхонский	525	12.0 \pm 1.42	49.9 \pm 2.18	38.1 \pm 2.12	2.99 \pm 0.049
7. Баргузинский	82	11.0 \pm 3.45	47.6 \pm 5.52	41.5 \pm 5.44	2.91 \pm 0.113
8. Тунгокоченский	2917	30.5 \pm 0.85	57.5 \pm 0.92	12.0 \pm 0.60	3.81 \pm 0.019
9. Чернышевский	549	25.0 \pm 1.85	63.9 \pm 2.05	11.1 \pm 1.34	3.69 \pm 0.043
10. Тунги́ро-Оле́кминский	121	28.9 \pm 4.12	58.7 \pm 4.48	12.4 \pm 3.00	3.76 \pm 0.098
11. Хр. Хамар-Дабан	2155	7.7 \pm 0.57	38.7 \pm 1.05	53.6 \pm 1.07	2.64 \pm 0.023
12. Петровск-Забайкальский	68	32.4 \pm 5.67	52.9 \pm 6.05	14.7 \pm 4.29	3.74 \pm 0.139
13. Красночи́койский	135	38.5 \pm 4.19	56.3 \pm 4.27	5.2 \pm 1.91	4.13 \pm 0.076
14. Улетовский	63	23.8 \pm 5.37	69.8 \pm 5.78	6.3 \pm 3.07	3.83 \pm 0.109
Итого	12651	23.7 \pm 0.38	52.8 \pm 0.44	23.6 \pm 0.38	3.48 \pm 0.019

Таблица 3. Интродукции соболя в районах БГС в середине XX в.

Локалитеты выборок	Регион	<i>n</i> (2630)	Годы выпусков	Происхождение племенного материала (районы)
Хамар-Дабан	Иркутская обл. (Слюдянский)	86	1939–1952	Бодайбинский, Баргузинский, Киренский
Ольхонский	Иркутская обл.	87	1941–1949	Бодайбинский, Киренский
Хамар-Дабан	Бурятия (Кабанский, Селенгинский)	141	1940–1950	Прибайкальский
Баунтовский	Бурятия	223	1950–1954	Северо-Байкальский, Баргузинский
Тунгокоченский	Забайкальский край	584	1950–1958	Кабанский, Бодайбинский, Северо-Байкальский
Тунги́ро-Оле́кминский	Забайкальский край	905	1953–1958	Верхнебуреинский (Хабаровский край)
Нюкжа (Джелтулакский, ныне Тындинский)	Амурская обл.	604	1953–1958	Верхнебуреинский, Зейско-Учурский (Хабаровский край)

единили исходные цветовые категории в три: к группе “темные” относили шкурки категорий “головки” (2 категории) и “подголовка высокая”, к “средним” – “подголовка нормальная” и “воротовой темный”, “светлыми” считали “воротовые нормальные” и “меховые”.

Ранее было предложено [3] оценивать колорографическую структуру популяций соболя при помощи интегрального показателя – индекса (балла) окраски, который вычисляется по формуле средней взвешенной, когда самой светлой категории “меховые” присваивается балл 1, а самой темной “головке высокой” – балл 7. Этот показатель мы использовали для сравнения наших дан-

ных с литературными. Для каждой выборки были рассчитаны групповые средние значения, стандартные отклонения и стандартные ошибки. Все расчеты произведены в пакете Statistica 6 (Statsoft).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетическая изменчивость

Генетические различия 14 выборок оценили при помощи разработанного нами мультиплекса из 11 микросателлитных локусов [29]. В большинстве случаев при сравнении частот генотипов наблюдаемое соотношение генотипов не отличалось от ожидаемого по Харди–Вайнбергу, выявленные

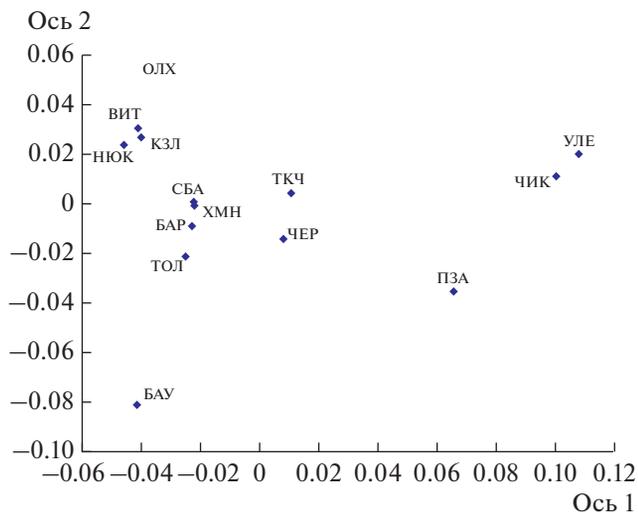


Рис. 2. Результаты анализа значений генетических дистанций F_{St} 14 выборок соболя методом главных координат. Доля объясняемой дисперсии для оси 1 – 40%, для оси 2 – 15%.

отклонения не носили однонаправленного характера.

В исследованных выборках соболя (см. табл. 1) показатель среднего числа аллелей на locus (N_a) колебался от 4.36 (Улетовский р-н) до 7.45 (Хамар-Дабан); самые низкие значения выявлены для животных Улетовского и Красночикоийского районов. В остальных изученных районах БГС показатели аллельного разнообразия несколько выше при наибольших значениях в выборках Хамар-Дабана, Северобайкальского и Тунгиро-Олёкминского районов.

Значения генетических дистанций F_{St} для всех межгрупповых сравнений колебались от 0.016 до

0.124 (в среднем 0.051, см. Приложение, табл. S1). Наибольшее генетическое сходство проявили выборки Улетовского и Красночикоийского р-нов ($F_{St} = 0.016$), а наибольшие различия (F_{St} более 0.09) с ними показали популяции Ольхонского, Казачинско-Ленского, Баунтовского р-нов, бассейнов Нюкжи, Витима. По результатам ординации матрицы F_{St} (табл. 2) методом главных координат вдоль оси 1, на которую приходится 40% объясняемой дисперсии, дифференцируются выборки Улетовского, Красночикоийского и Петровск-Забайкальского р-нов (рис. 2). Вдоль оси 2 выделяется выборка Баунтовского района, но так как в анализ из этого района было включено всего 5 особей, большинство значений F_{St} для данной выборки недостоверны (см. Приложение, табл. S1).

По результатам анализа генетической структуры населения соболя Байкальской горной страны байесовским методом кластеризации 14 исследуемых выборок формируют 3 основных кластера (рис. 3). Соболи, обитающие в южной части Байкала, на хребте Хамар-Дабан, по генетическим признакам отличаются от всех остальных особей (на рисунке они обозначены красным цветом). Выборки Красночикоийского, Улетовского и Петровск-Забайкальского р-нов также формируют отдельный кластер (обозначены зеленым цветом). Остальные выборки образуют третий более разнородный кластер (обозначены преобладающим синим цветом).

Колорографическая структура

Анализ колорографической структуры изученных выборок также показал их неоднородность. Структура каждой из популяций по окраске меха приведена в табл. 2. Самую низкую (менее 5%) долю светлых шкурок (соответственно – наивыс-

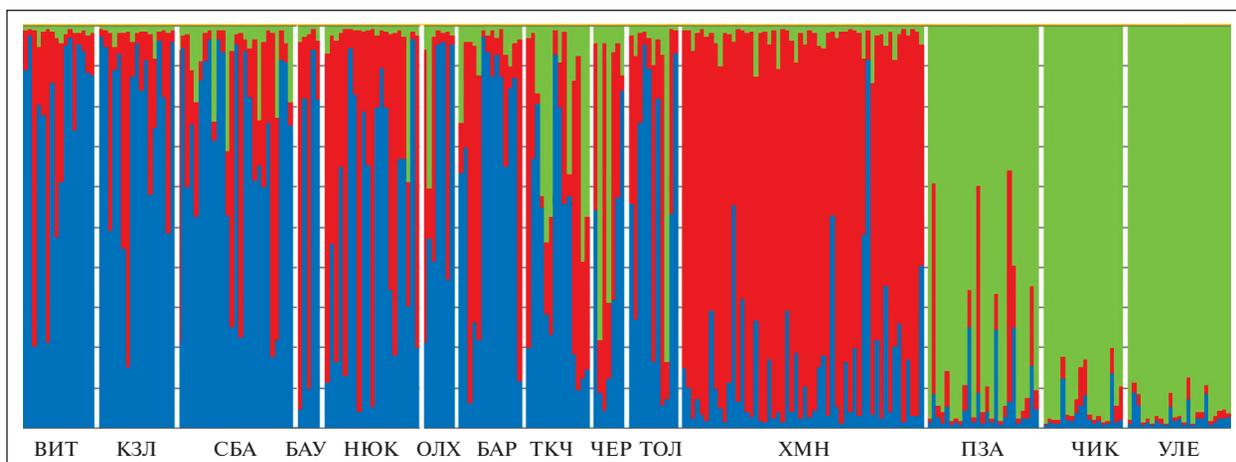


Рис. 3. Результаты кластеризации в программе STRUCTURE ($K = 3$) исследованных выборок соболя БГС. Одна вертикальная полоса соответствует одной особи (обозначения выборок см. в табл. 1).

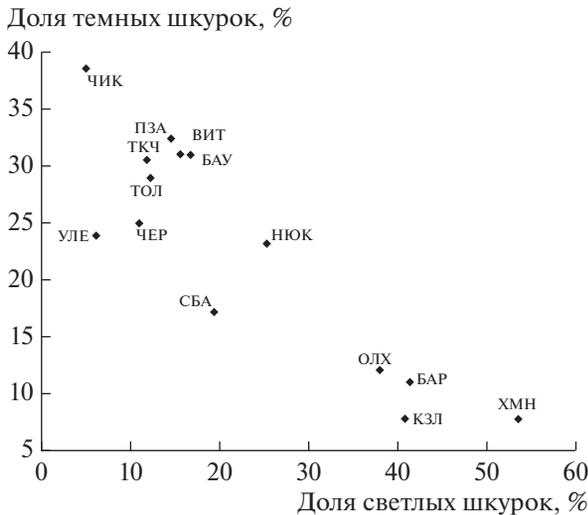


Рис. 4. Классификация выборок соболя БГС на основе признаков окраски меха (обозначения выборок см. в табл. 1).

шую долю средних и темных категорий окраски демонстрируют соболи Красночикийского, Улетовского, Чернышевского, Тунгокоченского, Тунгино-Олёкминского и Петровск-Забайкальского районов. Эти группировки составляют ядро популяций соболя БГС с наиболее ценным мехом. Самая светлая окраска меха у зверьков из Ольхонского, Казачинско-Ленского, Баргузинского районов и Хамар-Дабана. Распределение исследованных выборок по окраске меха показано на рис. 4. Рассчитанный балл окраски колеблется от 2.64 (Хамар-Дабан) до 4.13 (Красночикийский район).

Попарное сравнение выборок по значению индекса окраски с вычислением критерия t-Стьюдента (см. Приложение, табл. S2) показало, что выборки Хамар-Дабана и Красночикийского р-на статистически высоко значимо ($p < 0.001$) отличаются от всех остальных в регионе. Две выборки (Нюкжа и Северо-Байкальск) проявляют сходство ($p > 0.05$) и образуют отдельную группу со средними параметрами окраски. Группу со светлой окраской меха образуют три выборки Ольхонского, Баргузинского и Казачинско-Ленского р-нов, которые сходны между собой ($p > 0.05$), но статистически отличны от других. Остальные выборки образуют пятую группу с темным мехом. В целом распределение по долям темных и светлых шкурок и интегральному параметру окраски меха получилось довольно сходным.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследований генетической структуры соболя по микросателлитным локусам не очень много. Известно несколько таких работ [18, 19, 30, 31],

однако ни одна из них не была посвящена собою Байкальской горной страны. В единственной работе [32] была предпринята попытка сравнения на основе мтДНК двух выборок Прибайкалья (11 экз.) и одной из Сихотэ-Алиня (10 экз.). Изученные особи разделились на две клады, в которых примерно поровну присутствовали как дальневосточные, так и прибайкальские экземпляры. Авторы не выявили значительных различий как между регионами, так и между двумя прибайкальскими выборками из соседних районов верхней Лены.

При генетическом анализе популяционной структуры соболя выявлено (см. рис. 2, 3), что на территории БГС обитает достаточно изолированная популяция, локализованная в Красночикийском, Улетовском и Петрово-Забайкальском районах ("чикийская" – по определению В.В. Тимофеева и В.Н. Надеева [1]). Для выборок из этих районов характерны самые низкие показатели генетического разнообразия: значения генетических дистанций (F_{st}) между ними и выборками из других районов БГС самые высокие из выявленных (см. табл. 1S, рис. 2).

Еще одна обособленная популяция соболя обитает в юго-западной части БГС, на хребте Хамар-Дабан. Зверьки из этого района демонстрируют генетическое своеобразие (см. рис. 3), однако в отличие от "чикийской" популяции обладают высокой генетической изменчивостью (см. табл. 1) и средними значениями F_{st} при парном сравнении с другими выборками (см. табл. 1S, рис. 2). Скорее всего, данная популяция не столько изолирована от соседних байкальских популяций соболя, сколько несет в себе генетический след мигрантов из соседних Саянских гор (с запада), что отличает ее от других популяций БГС, но в то же время повышает генетическое разнообразие внутри самой популяции. Не случайно Г.И. Моныхов и В.В. Тимофеев [33] объединили Хамар-Дабанский очаг с сободем Восточного Саяна.

Выборки из остальных районов БГС демонстрируют похожие показатели как по генетическому разнообразию (см. рис. 3), так и по значениям генетических дистанций при парном сравнении (см. табл. S1, рис. 2). Кроме миграционной активности соболя, это можно объяснить влиянием многочисленных межрайонных транслокаций соболя внутри БГС [2]. Эти факты относятся к 6 локалитетам из 14 изученных (табл. 3). В остальных изученных нами районах интродукционных работ не проводилось, за исключением Баргузинского, где в 1930 г. был произведен выпуск двух соболей, отловленных в Баргузинском заповеднике [2].

Общее количество переселенцев за период 1939–1958 гг. по данным [2] составило 2630 особей. Основная доля интродуцентов (1489, или 56.6%) пришлось на два района Забайкальского

края и бассейн Нюкжи (23%), где расселены зверьки в основном из бассейна р. Буря, а на остальные 4 района (табл. 3) пришлось 20.4%. Таким образом, проведенные в 1939–1958 гг. региональные интродукции связывают между собой половину из исследованных нами выборок (Витим, Хамар-Дабан, Ольхонский, Баунтовский, Северо-Байкальский, Баргузинский и Тунгокоченский р-ны). Несомненно, проведенные транслокации в пределах БГС способствовали перемешиванию генофонда в регионе, что и отражается на результатах наших тестов (см. рис. 2, 3).

Таким образом, по результатам анализа изменчивости аллельного состава 11 микросателлитных локусов яДНК нами выделены три популяционные группы: 1) выборки Улетовского, Петровск-Забайкальского и Красночикоийского районов Забайкальского края, которые представляют собой одну популяцию, некоторым образом изолированную от соседних; 2) выборка Хамар-Дабана, которая также демонстрирует генетические отличия от остальных выборок соболей Прибайкалья и высокое генетическое разнообразие; 3) все остальные исследованные выборки, которые не показывают значительных различий между собой, что может быть результатом транслокаций и миграционной активности соболя даже в условиях достаточно сложного горного ландшафта (рис. 5а).

Изучению структуры байкальских популяций по окраске меха посвящен ряд работ, каждая из которых отличалась от предыдущей возрастающим количеством материала и числом выборок. Первые репрезентативные данные по окраске меха байкальских соболей опубликованы К.М. Еремеевой [3], которая привела данные о колорографической структуре соболя северной части Прибайкалья в 1946–1948 гг. и рассчитала для нее средний балл (3.9). Н.Н. Бакеев [5] привел цветовую характеристику трех популяций из БГС за 1951–1966 гг.: Витимской, Северо-Байкальской и Хамар-Дабанской, отметив для всех постепенное снижение среднего балла окраски (3.46–3.07; 3.57–3.07; 3.4–2.89 соответственно). Более подробно провел анализ окраски популяций Прибайкалья Г.И. Монахов [6]. Изучив данные о более чем 120.5 тыс. шкурок, он привел интегральную характеристику Хамар-Дабанской (3.08), Баргузинской (3.29) и суммарную для Витимской и Мамско-Чуйской (2.96) популяций. Наиболее подробно колорографическая структура соболя Прибайкалья описана В.Г. Монаховым [10] с привлечением данных по 238 тыс. шурок за 1950–1985 гг. Рассчитанный им средний балл окраски составил: Хамар-Дабан – 3.08, Баргузин – 3.17, Витим – 3.18.

Для настоящего исследования нами привлечен материал, который позволяет дать колорогра-

фическую характеристику изучаемым группировкам соболя за последние 20 лет, соответствующие периоду сбора генетического материала (см. табл. 2, рис. 4) как в сравнении с собственными и литературными сведениями в ретроспективе, так и с полученными нами данными по генетической структуре на основе 11 микросателлитных локусов.

Анализ колорографической структуры популяций Прибайкалья на материале нового тысячелетия при сравнении с данными за 1950–1985 гг. [10] показал, что в некоторых из них произошли заметные изменения долей цветковых групп. Например, осветление меха произошло на Баргузинском хребте – доля светлых шкурок возросла на 13.5% ($p = 0.05$), а индекс окраски снизился на 0.26 ($p = 0.05$; см. табл. 2). Для выборки хр. Хамар-Дабан также характерно заметное снижение индекса окраски на 0.44 балла ($p < 0.001$) и рост доли светлых шкурок на 25.5% ($p < 0.001$). Вероятной причиной этому является возможность контактов с расположенной западнее популяцией Восточного Саяна, где обитает более светлый соболь.

Однако в нижнем бассейне Витима в этот же период произошло потемнение меха соболя – снижение доли светлых шкурок на 11% ($p < 0.001$) и рост индекса окраски на 0.6 балла ($p < 0.001$) ([34], табл. 2). Увеличение индекса окраски зафиксировано также для соболя Красночикоийского р-на – 0.8 балла ($p < 0.001$) при росте доли темных шкурок на 30% ($p < 0.001$). Потемнение меха отмечается и для соболя бассейна р. Нюкжа, Тунгино-Олёкминского, Улетовского, Петровск-Забайкальского, Тунгокоченского и Чернышевского районов.

Основной очаг соболей с темным меховым покровом (суммарный индекс окраски 3.93 балла) расположен вдоль хребтов Яблонового, Малханского, Даурского, Хэнтэйского и Черского. Во всем ареале вида для этого (“чикоийского”) очага характерна самая темная окраска меха. По нашим данным [10], наиболее близки к данной группировке лишь соболи из бассейна р. Буря (индекс окраски 3.37). Высокое качество меха и темную окраску соболя Южно-Забайкальской области отметили В.В. Тимофеев и В.Н. Надеев [1] и по этой причине выделили его в отдельный подвид *M. z. obscura* – чикоийский соболь [1, с. 47]. Эти авторы обнаружили, что данный очаг со всех сторон изолирован степными и лесостепными участками [1, с. 246], которые препятствуют контактам с соседними популяциями.

Несколько светлее мех у соболя из популяций Нижнего Витима, Баунтовского, Чернышевского, Тунгокоченского и Тунгино-Олёкминского районов (совокупный индекс окраски 3.77). Северобайкальские и зверьки из бассейна р. Нюкжа имеют балл окраски 3.44–3.45, а в остальных популяциях доля светлых зверьков составляет 38–

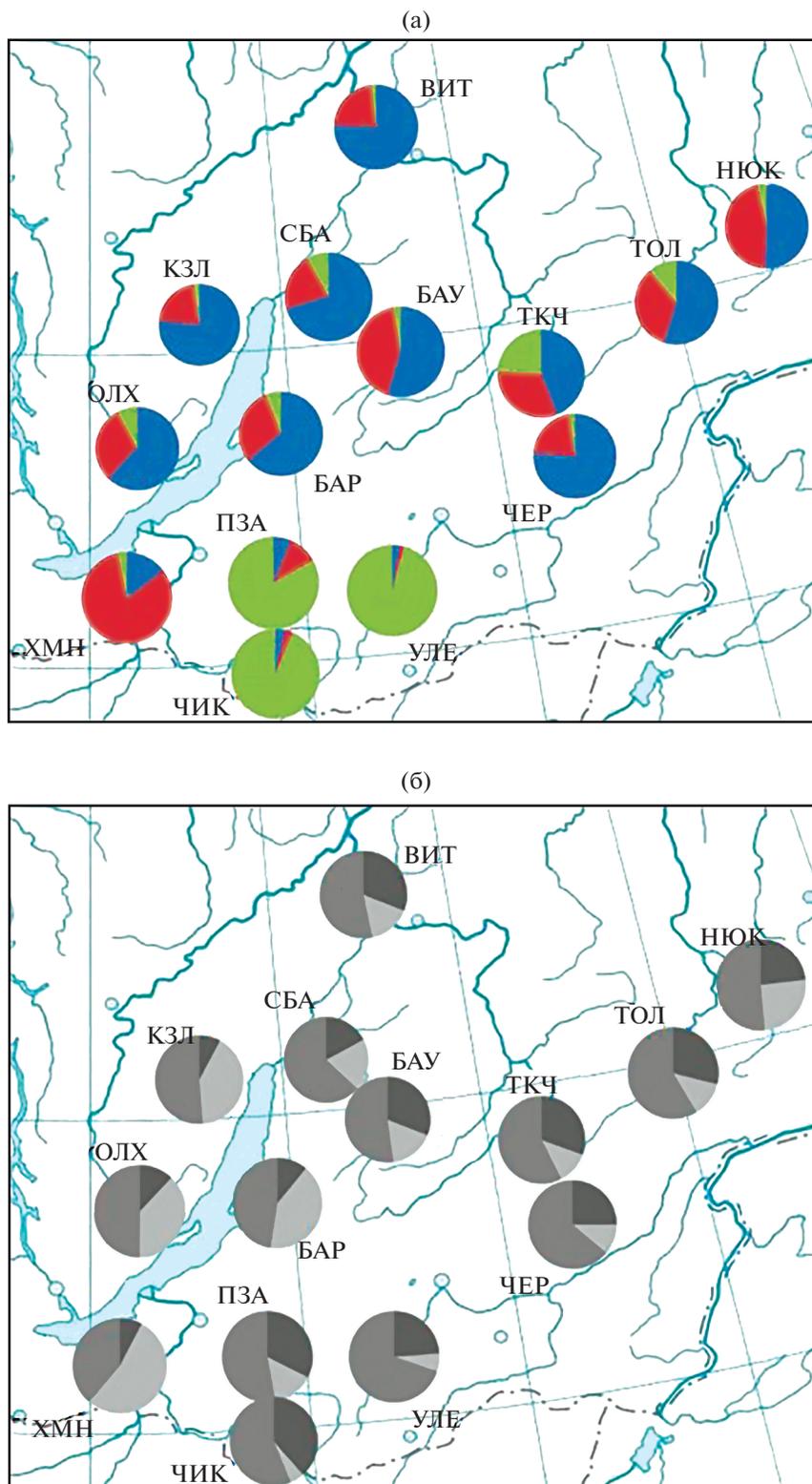


Рис. 5. Распределение генетических признаков (а) и групп окраски меха (б) в 14 выборках *M. zibellina* БГС: а — доля генетических кластеров по результатам байесовской классификации по 11 микросателлитным локусам; б — доля особей с темной (черный цвет), средней (темно-серый цвет) и светлой (светло-серый цвет) окраской меха.

53% при среднем индексе окраски ниже 3.0 балла (см. табл. 2).

Таким образом, по результатам анализа изменчивости окраски меха соболя в пределах БГС можно сделать вывод о преобладающей доле особей со средней окраской меха во всех изученных выборках вида (52.8%, табл. 2). Отличия между исследованными выборками проявляются в доле светлых и темных особей. Так, в отдельную группу можно выделить выборки Хамар-Дабан, Казачинско-Ленский, Баргузинский и Ольхонский районы с наименьшим баллом окраски и самой высокой долей светлых особей среди исследованных (41–53%). Остальные выборки характеризуются значительно меньшей долей светлых и большей долей темных особей, среди которых выделяется выборка Красночикийского района, в которой самая высокая доля особей с темной окраской меха (39%, табл. 2, рис. 5б).

Полученная нами морфологическая структура популяций не в полной мере отражает генетическую структуру. Тем не менее выборки, проявляющие самые высокие морфологические различия — Хамар-Дабанская и три другие со светлым мехом (Ольхонский, Баргузинский, Казачинско-Ленский р-ны), а также Красночикийская вместе с Улетовской и Петровск-Забайкальской попадают в разные генетические кластеры (см. рис. 2–5). Кроме того, обнаружена значимая связь между индексом окраски и собственным значением 1-й оси анализа генетических дистанций F_{St} методом главных координат ($r = 0.558$, $F_{1,12} = 5.5$, $p = 0.038$, $\beta = 0.066$).

Н.Н. Бакеев [35] выделял в данном регионе витимскую и баргузинскую географические популяции. По нашим данным, выборки из данных районов действительно заметно различаются по окраске, однако генетические данные не подтверждают изолированность данных популяций. Г.И. Монахов и В.В. Тимофеев [33] разделяли исследуемую территорию на четыре природных района: Патомское и Северо-Байкальское нагорья, Северо-Западное и Северо-Восточное Прибайкалье, Восточный Саян и Хамар-Дабан и Южное Забайкалье. Географически такой вывод основан на наличии разделяющих эти территории остепненных участков, долин рек и межгорных впадин [33, с. 85, рис. 20], что предполагает выделение как минимум трех географически изолированных природных районов. Результаты настоящей работы подтверждают наличие отдельных популяций только на хр. Хамар-Дабан и в Южном Забайкалье (выборки Красночикийского, Улетовского и Петровск-Забайкальского районов). Выборки из Северо-Западного и Северо-Восточного Прибайкалья по нашим данным демонстрируют различия в окраске меха (на северо-западе выше доля светлых особей и, соответственно, ни-

же доля темных), однако между выборками из этих районов существуют генетические различия (см. рис. 5).

Результаты проведенных сравнительных тестов позволяют предположить, по крайней мере для семи из 14 изученных выборок, наличие опосредованных связей между фенотипической и генетической структурами популяций соболя в изученном регионе, т.е. нами получено свидетельство в пользу сходства структуры соболя БГС по микросателлитным маркерам и составу группировок на основе долей окрасочных морф, что опровергает выдвинутую нулевую гипотезу.

Таким образом, популяционная структура соболя Байкальской горной страны неоднородна как в фенетическом, так и генетическом аспектах. В Забайкальском крае, в Улетовском, Петровск-Забайкальском и Красночикийском районах обитает достаточно изолированная популяционная группировка соболя с темным мехом. Хребет Хамар-Дабан на юге Байкала населяет отличная от других районов популяция соболя, имеющая высокое генетическое разнообразие и самую светлую в изученном регионе окраску, что, скорее всего, обусловлено ее контактами с расположенной западнее восточно-саинской популяцией. Остальные выборки Байкальской горной страны демонстрируют относительно высокое генетическое разнообразие и промежуточные, по сравнению с предыдущими группировками, показатели окраски мехового покрова, что может быть результатом массовых внутрорегиональных транслокаций и миграций.

Авторы благодарят за предоставленную возможность для сбора материалов Ю.Е. Вашукевича, Е.К. Кондратьева, И.А. Шашкова, В.И. Романова, С.В. Щербакова (г. Иркутск). Работа выполнена согласно государственному заданию Института экологии растений и животных УрО РАН и при частичной поддержке РФФИ (проект № 17-04-00759).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Ни одного животного не было добыто специально для целей данного исследования. Животные отловлены легально с использованием гуманных методов добычи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболя. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
2. Тимофеев В.В., Павлов М.П. Соболя // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. С. 51–105.
3. Еремеева К.М. Географическая изменчивость окраски соболей // Тр. Московского пуш.-мех. ин-та. 1952. Т. 3. С. 81–89.
4. Герасимова М.А. Качество меха баргузинского соболя, акклиматизированного в Томской области //

- Тр. ВНИИ живот. сырья и пушнины. 1958. Вып. 17. С. 139–160.
5. Бакеев Н.Н. Географическая изменчивость окраски меха соболя и ее динамика // Тр. ВНИИОЗ. Киров, 1976. Вып. 26. С. 26–54.
 6. Монахов Г.И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Тр. ВНИИОЗ. Киров, 1976. Вып. 26. С. 54–86.
 7. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболя. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 240 с.
 8. Монахов В.Г. Соболя Урала, Приобья и Енисейской Сибири: результаты реакклиматизации: Екатеринбург: Банк культурной информации, 1995. 154 с.
 9. Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А. Соболя. Вятка: ВНИИОЗ, 2013. 336 с.
 10. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
 11. Monakhov V.G. *Martes zibellina* (Carnivora: Mustelidae) // Mammalian Species. 2011. V. 43 (1). P. 75–86. <https://doi.org/10.1644/876.1>
 12. Wozencraft W.C. Order Carnivora. P. 532–628 // Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Eds. Wilson D.E. and Reeder D.M. 3-rd ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2005.
 13. Балмышева Н.П., Соловчук Л.Л. Генетическая изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК соболя (*Martes zibellina* L.) магаданской популяции // Генетика. 1999. Т. 35. С. 1252–1257.
 14. Рожнов В.В., Пищулина С.Л., Мещерский И.Г. и др. Генетическая структура соболя (*Martes zibellina* L.) Евразии: анализ распределения митохондриальных линий // Генетика. 2013. Т. 49. С. 251–258.
 15. Каштанов С.Н., Свищёва Г.Р., Пищулина С.Л. и др. Географическая структура генофонда соболя (*Martes zibellina* L.): данные анализа микросателлитных локусов // Генетика. 2015. Т. 51. С. 78–88.
 16. Шишацкая Д.И., Фрисман Л.В. Предварительные данные по генетической изменчивости соболя Среднего Приамурья (*Martes zibellina* L.): анализ двух микросателлитных локусов // Региональные проблемы. 2014. Т. 17 (2). С. 60–64.
 17. Раковская Э.М., Давыдова М.И. Физическая география России. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001. Ч. 2. 304 с.
 18. Zhu W., Wei Q., Xue S. et al. Isolation and characterization of microsatellite markers for the Sable, *Martes zibellina* (Mammalia: Mustelidae) // Pakistan J. Zool. 2017. V. 49. P. 1909–1912.
 19. Davis C.S., Strobeck C. Isolation, variability, and cross-species amplification of polymorphic micro-satellite loci in the family Mustelidae // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 1771–1788.
 20. Basto M.P., Rodrigues M., Santos-Reis M. et al. Isolation and characterization of 13 tetranucleotide microsatellite loci in the Stone marten (*Martes foina*) // Conserv. Genet. Res. 2010. V. 2. P. 317–319. <https://doi.org/10.1007/s12686-010-9217-2>
 21. Fleming M.A., Ostrander E.A., Cook J.A. Microsatellite markers for american mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*) // Mol. Ecol. 1999. V. 8. P. 1351–1362. <https://doi.org/10.1182/blood-2006-08-044172>
 22. Vincent I.R., Farid A., Otieno C.J. Variability of thirteen microsatellite markers in American mink (*Mustela vison*) // Can. J. Anim. Sci. 2003. V. 83. P. 597–599. <https://doi.org/10.4141/A03-001>
 23. Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. P. 288–295.
 24. Peakall R., Smouse P.E. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. P. 2537–2539.
 25. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959.
 26. Earl D.A., von Holdt B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conservation Genetics Resources. 2012. V. 4 (2). P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
 27. Петренко В.Д. Продуктивность таежных охотничьих угодий на севере Красноярского края. Красноярск: КрасГАУ, 2009. 180 с.
 28. Obbard M.E. Fur grading and pelt identification // Wild Furbearer Management and Conservation in North America. Ontario: Min. Nat. Resources, 1987. P. 717–824.
 29. Modorov M., Monakhov V., Mikryukov V. et al. Microsatellite multiplex assay for sable (*Martes zibellina*) and pine marten (*Martes martes*) // Mammal research. 2020. V. 65(4). P. 855–862. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00529-4>
 30. Каштанов С.Н., Рубцова Г.А., Лазебный О.Е. Исследование генетической структуры промышленной популяции соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) по микросателлитным маркерам // Вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. С. 426–431.
 31. Фрисман Л.В., Шлюфман К.В., Брыкова А.Л. Генетическая структура популяции соболя (*Martes zibellina*) Буреинского нагорья по сборам одного охотничьего сезона // Региональные проблемы. 2019. Т. 22 (4). С. 46–55. <https://doi.org/10.31433/2618-9593-2019-22-4-46-55>
 32. Федорова Л.И., Кайгородова И.А. Микроэволюция байкальского соболя // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия “Биология. Экология”. 2014. Т. 7. С. 32–36.
 33. Монахов Г.И., Тимофеев В.В. Предбайкалье и Забайкалье // Соболя, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 84–95.
 34. Монахов В.Г. Стабильность и изменчивость окраски соболя Прибайкалья // Современные проблемы охотоведения: Мат-лы нац. научно-практич. конф. Иркутск: ООО “Мегапринт”, 2019. С. 129–135.
 35. Бакеев Н.Н. Географическая изменчивость соболей и структура населения // Соболя, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 39–49.

СЛУЧАЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКой (*SOREX ARANEUS L.*)

© 2021 г. Н. А. Щипанов*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33*

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

Поступила в редакцию 14.05.2020 г.

После доработки 20.06.2020 г.

Принята к публикации 22.09.2020 г.

Доля совместно посещаемых ловушек и частоты их посещения, полученные при мечении с повторными отловами, сравниваются с ожиданием, полученным в компьютерном эксперименте для предположения о случайном посещении ловушек в эквивалентном пространстве. Показано, что количество совместно используемых ловушек во всех поло-возрастных группах обыкновенных бурозубок близко к математическому ожиданию для случайного посещения и не выходит за пределы доверительного интервала для 1000 повторяющихся симуляций. Количество посещений ловушек на участке особи соседями соответствует доле ловушек, посещаемых двумя и более особями, т.е. не свидетельствует о влиянии соседа на частоту посещения пространства. С учетом особенностей биологии обыкновенных бурозубок систему использования пространства, основанную на случайном распределении и стохастическом взаимодействии оседлых зверьков, можно рассматривать как оптимальную для этого вида.

Ключевые слова: обыкновенная бурозубка, использование пространства, социальность

DOI: 10.31857/S0367059721020104

Обыкновенная бурозубка, мелкое насекомоядное млекопитающее, рассматривается как низко социальный вид с преимущественно агрессивными взаимодействиями, благодаря которым поддерживается территориальное использование пространства [1]. Иногда территориальность рассматривают как ключевую черту биологии этого вида [2]. Действительно, агрессивность бурозубки хорошо известна. Большая часть взаимодействий зверьков представлена прямыми и ритуальными агрессивными контактами [1, 3–6]. Однако изолированными являются только участки перезимовавших самок, которые тем не менее широко перекрываются с участками сеголеток, а участки самцов – между собой, с перезимовавшими самками и сеголетками. Участки сеголеток также взаимно накладываются, особенно в периферийной части [5, 7–10].

Наблюдения в больших вольерах показали, что ни у взрослых самок, ни у сеголеток не проявляется специфическое поведение, направленное на защиту освоенной территории, – зверьки охраняют только ближайшее пространство, где они находятся в данный момент [11, 12]. Обыкновенная бурозубка ведет скрытный образ жизни, прямые наблюдения за взаимодействиями особей невозможны, и вопрос о поведенческих механизмах

разобщения зверьков в пространстве остается открытым.

Можно было бы предполагать, что разобщение в пространстве основано на избегании запаха других особей. Однако эксперименты с посещением обыкновенными бурозубками живоловок со следами животных и дезодорированных ловушек показали, что большинство сеголеток не избегают запаха конспецифика [13].

Возможность совмещения участков и активности в пространстве в результате случайного распределения участков оседлых зверьков ранее не проверяли. Оценка вероятности такого взаимодействия может быть основана на сопоставлении данных, полученных в природе, с результатами компьютерного эксперимента по занятости пространства при его случайном использовании. В том случае, если совмещение в пространстве является следствием стохастических процессов, можно ожидать, что частота встреч в совместно посещаемом пространстве будет соответствовать его доле. При наличии мотивации контакта с соседом эта частота будет больше ожидаемой, а в случае избегания – меньше. В данной работе проверяется предположение о случайном взаимном расположении обыкновенных бурозубок и отсут-

ствии влияния социальной мотивации на частоту посещения пространства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методы полевых исследований. Полевой материал был собран в Старицком районе Тверской области в 2014–2019 гг.: в 2014–2018 гг. – в июне и августе, в 2019 г. – во второй половине июля. Наблюдение за индивидуально мечеными бурозубками проводили на пробной площади размером 0.65 га. Ежегодно выставляли 87 ловушек, которые находились на постоянных местах. Ловушки были расположены в 5 линий с интервалом 10 м между линиями и 7.5 м между ловушками. Продолжительность отловов в разные годы, в зависимости от условий года, составляла от 15 до 18 дней. Площадка мечения была расположена на заброшенном участке деревни, заросшем крапивой и иванчаем, с пятнами злаковых лужков, отдельно стоящими липами и пятнами молодого березняка. Использована специализированная ловушка, эффективная для отлова землероек [14]. В качестве приманки применяли геркулес, смоченный нерафинированным подсолнечным маслом. Проверку проводили один раз в сутки, через 1.5 ч после настораживания ловушек, после проверки ловушки остаются на своих местах открытыми и доступными для свободного посещения [15]. Таким образом, более 90% времени суток перемещения зверьков были не ограничены. Каждую поимку в этом случае можно было рассматривать как независимую, т.е. не зависящую от места предыдущей поимки особи. Зверьков метили ампутацией концевых фаланг пальцев. Ранее было показано, что такой способ мечения не влияет на выживание бурозубок [10].

У пойманных зверьков выделяли две возрастные категории: перезимовавших и сеголеток. Перезимовавшие особи значительно крупнее и тяжелее сеголеток, бурые вершины зубов стертые, шерсть заметно короче и темнее, обычно виден чепрак, на хвосте шерсть более редкая, часто хвост с пролысынами, хорошо видны половые признаки [16]. Сеголеток рассматривали без разделения по полу и возрасту. Всего было помечено 289 особей – 1646 поимок.

Анализ полевых данных. Ранее нами было показано, что зверьки, пойманные однократно, представляют смешанную группу животных – это могут быть зверьки на периферии участка, земляйки, совершающие дальние выходы за пределы участка, и зверьки, находящиеся в процессе поиска участка – “нерезиденты” [17]. Разделение их на соответствующие категории требует специальных экспериментов [18]. В то же время общим для всех таких зверьков является непредсказуемость посещения определенного пространства [17, 18]. Это стало основанием для исключения из анализа

однократно пойманных зверьков и считать посещение ловушек повторно пойманными зверьками как перемещения на участке. Число совместно посещенных ловушек и количество поимок в такие ловушки в данной работе подсчитано только для резидентов – зверьков, пойманных повторно (>1 раза) в течение одной двухнедельной сессии учета (табл. 1).

Для дальнейших расчетов использовано:

1) общее число ловушек, посещенных за сессию учета (T_T), – сумма всех ловушек, посещенных на площадке резидентами;

2) число ловушек, посещенных двумя и более особями (T_j), – количество ловушек, в течение одной сессии учета были пойманы зверьки с разными номерами;

3) сумма ловушек на участках всех резидентов ($\sum t_{Rn}$) – суммарное число ловушек, посещенных каждым из резидентов, где t_{Rn} – число ловушек, посещенных резидентом с определенным номером.

Например, две особи посетили всего 6 ловушек: одна особь посещала 5 ловушек, а другая – 3. Сумма ловушек в этом случае составит $5 + 3 = 8$. Из этих ловушек две посещались совместно. Таким образом, $T_T = 6$, $T_j = 2$, а $\sum t_{Rn} = 8$.

Фактическая частота посещения совместного пространства оценена по отношению число поимок хозяина участка – “свои поимки” к числу поимок в этих ловушках соседей – “чужие поимки”. Было учтено общее число поимок всех особей в определенной ловушку и число поимок каждой из этих особей в ту же ловушку. В результате получены “поимки особи” и “все поимки в ловушку”. “Чужие” поимки получены вычитанием поимки особи из общего числа поимок в ловушку. Пример расчета показан в табл. 2 для одной из сессий учета. Необходимо обратить внимание на то, что в колонке “все поимки в ловушку” число поимок повторяется столько же раз, сколько особей посещало эту ловушку. Для корректировки числа “чужих” поимок вводится понижающий коэффициент, который рассчитан как отношение суммы поимок особи к сумме всех поимок в ловушку. Для получения скорректированного числа поимок сумма “чужих” поимок умножена на понижающий коэффициент, а полученное число округлено до целого значения. Соответственно в приведенном примере 13 “своих” и 3 “чужие поимки” (см. табл. 2).

Компьютерный эксперимент. Для проверки предположений о влиянии социальных взаимодействий между особями (привлечения или избегания) на использование ими пространства был проведен компьютерный эксперимент, имитирующий отловы бурозубок на учетной площади. Главным для имитационной модели было пред-

Таблица 1. Общие характеристики населения площадки мечения и посещения ловушек оседлыми обыкновенными бурозубками в разные сессии отлова: J – июнь; JI – июль; A – август

Возраст/пол	Сессия отлова	Поймано особей			Резиденты: > 1 поимки			
		всего	>1 раза	поймок/особь*	Посетили ловушек			
					всего	совместно**	ловушек/особь*	сумма***
Сеголетки/ самцы и самки	2014 J	37	22	2.9	48	10	2.7	67
	2014 A	42	24	7.2	67	39	4.5	120
	2015 J	9	6	2.8	14	2	2.6	16
	2015 A	21	19	4.2	52	16	3.2	68
	2016 J	8	2	2.4	5	0	2.4	5
	2016 A	26	21	3.7	54	12	3.1	72
	2017 J	19	13	4.0	38	8	3.2	47
	2017 A	31	25	5.3	59	23	3.4	96
	2018 J	46	34	4.6	64	41	3.6	136
	2018 A	50	35	4.5	70	34	3.0	119
Перезимовав- шие/самки	2019 JI	22	17	3.7	34	11	2.6	49
	2014 J	8	7	5.3	29	2	4.2	31
	2014 A	8	6	6.5	32	7	5.6	39
	2015 J	1	0	0	0	0	0	0
	2015 A	1	0	0	0	0	0	0
	2016 J	2	2	4.2	9	0	4.2	9
	2016 A	2	2	2.4	5	0	2.4	5
	2017 J	4	3	3.8	11	0	3.3	11
	2017 A	2	2	4.2	8	0	3.5	8
	2018 J	9	7	3.7	19	0	2.4	19
Перезимовав- шие/самцы	2018 A	3	3	4.9	12	0	3.5	12
	2019 JI	1	0	0	0	0	0	0
	2014 J	6	4	4.1	16	2	4.1	18
	2014 A	4	2	7.2	21	1	10.1	23
	2015 J	3	3	2.3	5	1	2	6
	2015 A	2	1	3	3	0	3	3
	2016 J	5	0	0	0	0	0	0
	2016 A	4	2	3	5	0	2.4	5
	2017 J	8	6	3.8	11	5	3.3	31
	2017 A	3	3	4.2	8	1	3.5	12
	2018 J	13	7	4.8	29	8	4.6	37
	2018 A	3	0	0	0	0	0	0
	2019 JI	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. * – среднее геометрическое значение; ** – в пределах соответствующей поло-возрастной категории; *** – сумма ловушек, посещаемых резидентами на своих участках.

положение о том, что вероятность посещения любой ловушки одинакова для любой особи.

В ходе эксперимента в программе Excel 2003 случайным образом генерировали номер ловушки. Число “особей” в компьютерном эксперименте принимали равным эмпирическому значению числа резидентов на площадке для отдельной учетной

сессии, а число ловушек, “посещаемых” особью в эксперименте, равно числу ловушек, фактически посещенных этой особью. Например, в ходе отлова на площадке было выявлено 2 резидента – особь 1 посещала 5 ловушек, а особь 2–4 ловушки. Таким образом, в ходе компьютерного эксперимента необходимо генерировать 5 случайных

Таблица 2. Пример расчета фактической частоты посещений – числа поимок в “свои” и “чужие” ловушки (пояснения в тексте; сеголетки, июньская сессия отлова 2015 г.)

№ особи	№ ловушки	Все поимки в ловушку	Поимки особи	Чужие поимки
4	4	1	1	0
4	9	1	1	0
4	26	1	1	0
2	31	1	1	0
3	35	1	1	0
4	50	2	1	1
6	50	2	1	1
6	51	1	1	0
2	63	2	1	1
5	63	2	1	1
5	65	1	1	0
3	70	1	1	0
1	73	1	1	0
1	74	1	1	0
1	77	1	1	0
3	84	1	1	0
Сумма		20	16	4
Понижающий коэффициент				0.80
Скорректированное число чужих поимок				3
Свои поимки				13

номеров ловушек для особи 1 и 4 случайных номера ловушек для особи 2. Отметим, что сумма номеров ловушек, которые необходимо генерировать, соответствует Σt_{Rn} : $4 + 5 = 9$. Поэтому, поскольку число зверьков в совпадающих номерах ловушек не являлось предметом анализа, для выявления совпадающих ловушек достаточно генерировать номера ловушек в количестве, равном Σt_{Rn} . По результатам каждого эксперимента было подсчитано среднее число совпадающих номеров ловушек, а по результатам 1000 экспериментов для каждого случая были рассчитаны среднее арифметическое значение и доверительный интервал – $1.96sd$ этого показателя.

Проверка гипотез. Для проверки гипотезы о наличии факторов, влияющих на положение резидентов в пространстве, сравнивали фактическое количество совместно посещаемых ловушек и значения, полученные для соответствующей учетной сессии в компьютерном эксперименте. Предполагали, что отклонение можно считать достоверным, если фактическое значение выходит за рамки доверительного интервала:

1) фактическое количество меньше математического ожидания, существуют какие-либо факторы, поддерживающие изоляцию резидентов в пространстве;

2) фактическое количество выше, существуют какие-либо факторы, способствующие совмещению пространства;

3) не выходит за рамки доверительного интервала, отсутствуют факторы, значимо влияющие на распределение резидентов в пространстве.

Для проверки гипотезы о влиянии соседей на частоту посещения совместно посещаемых ловушек сравнивали фактические и ожидаемые соотношения поимок в “свои” (C_p) и “чужие” (C_a) ловушки. Ожидаемое соотношение получено для предположения об отсутствии значимого влияния. Для этого на основе эмпирических данных подсчитано число “чужих” поимок на участке особи: общее число фактических посещений (C_T) умножали на отношение числа совместно посещаемых ловушек к числу всех посещенных ловушек, полученных эмпирически, – соответственно $C_a = C_T T_j / T_T$. Число посещений своих ловушек получено при вычитании из общего числа посещений округленного значения числа чужих поимок: $C_p = C_T - C_a$. Сравнение фактического и ожидаемого соотношения C_p и C_a проведено с использованием критерия χ^2 в пакете программ Statistica 7.

Ожидается:

1) если соотношение изменено в сторону большей частоты поимок в совместно посещаемые ло-

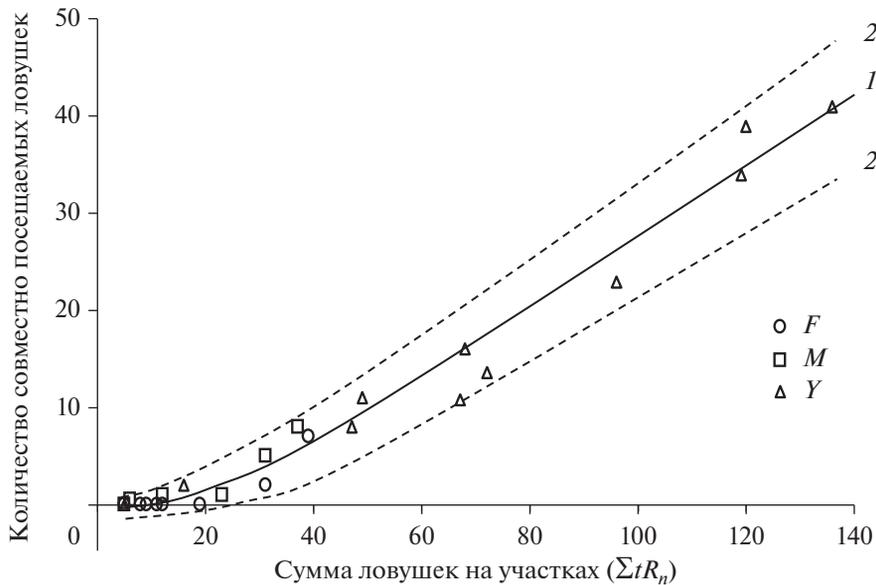


Рис. 1. Фактическое и ожидаемое количество совместно используемых ловушек в разных поло-возрастных группах обыкновенной бурозубки: 1 – математическое ожидание для 1000 симуляций; 2 – границы доверительного интервала; F – перезимовавшие самки; M – перезимовавшие самцы; Y – сеголетки.

вушки, социальные взаимодействия значимы (при этом не обязательно дружественные, так как этот же эффект возникает и при охране территории);

2) если соотношение изменено в сторону меньшей частоты поимок в совместно посещаемые ловушки, зверьки избегают контактов с соседями;

3) если соотношение не отличается от ожидаемого за счет совмещения в пространстве, направленность в социальных взаимодействиях особей отсутствует.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проверка гипотезы о наличии факторов, влияющих на взаимное положение обыкновенных бурозубок в пространстве, не выявила значимых отклонений от ожидания, полученного в компьютерном эксперименте для случайного независимого распространения в эквивалентном пространстве (рис. 1). Вероятность случайного совмещения мест регистрации разных особей возрастает с увеличением суммарного числа ловушек, которые могут посещать все оседлые особи. Фактическое количество совместно посещенных ловушек ни в одной сессии отлова не выходило за пределы доверительного интервала. Преимущественное отсутствие совместно посещенных ловушек на участках взрослых самок может быть объяснено их небольшим количеством, сравнительно небольшим числом ловушек, посещаемых особью, и вытекающей из этого небольшой величиной ΣtR_n . При более высокой плотности населения у зверьков этой категории совместно посещаемые

ловушки были обнаружены, но их количество соответствовало ожиданию для компьютерного эксперимента с реальной величиной ΣtR_n , равной 31 и 39 (см. рис. 1). У перезимовавших самцов и сеголеток совместное посещение ловушек обнаруживается чаще, но также не выходит за пределы доверительного интервала и при больших значениях ΣtR_n (см. рис. 1).

Проверка гипотезы о влиянии соседей на частоту посещений совместно посещаемых ловушек не выявила отклонений соотношения своих и чужих поимок от соотношения ловушек, посещенных только одной особью (эксклюзивно), и ловушек, посещенных несколькими особями. У сеголеток и перезимовавших самок и самцов частота посещения соответствует пропорции совместно и эксклюзивно посещенных ловушек. Таким образом, вероятность встречи с партнером оказалась пропорциональна доле совмещенного пространства (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате работы мы не обнаружили каких-либо факторов, влияющих на взаиморасположение участков обыкновенных бурозубок. Совмещение посещаемых точек в пространстве соответствует стохастической модели и не требует для объяснения привлечения дополнительных сведений о социальных отношениях. Частота точек, совместно посещаемых соседями, не позволяет предполагать ни мотивации к социальным контактам, ни их избегания. По-видимому, социаль-

Таблица 3. Сравнение соотношения “своих” и “чужих” поимок и ловушек, посещенных эксклюзивно и совместно с соседями на участках обыкновенных бурозубок

Возраст/пол	Сессия отлова	Поимки		Посещенные ловушки		$\chi^2; p$
		“свой”*	“чужие”*	эксклюзивно	совместно	
Сеголетки/самцы и самки	2014 J	35	27	28	10	0.73; >0.39
	2014 A	54	47	28	39	
	2015 J	13	3	12	2	
	2015 A	52	26	36	16	
	2016 J	5	0	5	0	
	2016 A	43	25	41	12	
	2017 J	45	14	30	8	
	2017 A	61	38	36	23	
	2018 J	35	46	22	41	
	2018 A	35	40	35	34	
	2019 JI	41	36	28	11	
	Всего	419	302	301	196	
Перезимовавшие/самки	2014 J	35	4	27	2	0.79; >0.37
	2014 A	35	14	25	7	
	2015 J	0	0	0	0	
	2015 A	0	0	0	0	
	2016 J	9	0	9	0	
	2016 A	5	0	5	0	
	2017 J	13	0	11	0	
	2017 A	9	0	8	0	
	2018 J	31	0	19	0	
	2018 A	16	0	12	0	
	2019 JI	0	0	0	0	
	Всего	153	18	116	9	
Перезимовавшие/самцы	2014 J	15	3	14	2	2.05; >0.15
	2014 A	23	3	15	1	
	2015 J	5	2	4	1	
	2015 A	3	0	3	0	
	2016 J	0	0	0	0	
	2016 A	6	0	5	0	
	2017 J	18	13	18	5	
	2017 A	11	2	10	1	
	2018 J	27	11	21	8	
	2018 A	0	0	0	0	
	2019 JI	0	0	0	0	
	Всего	107	34	90	18	

* Расчет “своих” и скорректированного числа “чужих” поимок показан в табл. 2.

ные взаимодействия между зверьками возникают в результате перемещения по участку, не зависящие от посещения точек в этом пространстве другими особями и являются следствием случайных встреч. Таким образом, можно заключить, что использование пространства у обыкновенной бурозубки

основано на случайном распределении и стохастическом взаимодействии оседлых зверьков.

Это заключение хорошо согласуется с известными чертами биологии вида. Бурозубки обладают самым высоким среди наземных млекопитающих

щих уровнем метаболизма [19]. Организм этих зверьков постоянно функционирует близко к своему физиологическому пределу [20]. Высокий уровень метаболизма поддерживается за счет постоянного питания высококалорийными кормами. Обыкновенные бурозубки должны есть один раз в 2–4 ч [21], предельный срок голодания — 8 ч [22] и могут существовать лишь в условиях изобильной пищевой ниши [23, 24]. В рацион входит по меньшей мере 12 таксонов беспозвоночных [2, 23, 25, 26]. Размер основных жертв обыкновенной бурозубки составляет от 3 до 20 мм [27, 28]. Обыкновенная бурозубка способна переключаться на доминирующий тип жертв [22, 29]. Объекты питания разнообразны, непостоянны во времени и непредсказуемо распределены в пространстве. Значительную часть жертв обыкновенные бурозубки обнаруживают в результате случайных перемещений [30–32]. При тестировании в лабиринте установлено, что обыкновенные бурозубки не запоминают место предыдущего положения корма, а последовательно обследуют все пространство [33]. Землеройка может долго не интересоваться пищей, но ей необходимо поесть вскоре после того, как зверек почувствовал голод. Зверьки не могут впасть в торпор и без пищи возможны лишь два периода активности [21].

При таком уровне метаболизма и типе поиска добычи обыкновенные бурозубки, с одной стороны, не в состоянии расходовать дополнительную энергию на защиту территории, с другой — получают существенное преимущество, перемещаясь на хорошо знакомом пространстве. Известно, что выживание оседлых бурозубок довольно высокое. Зимняя гибель сеголеток, имеющих участок, осенью составляет около 10–15%, в то время как массовая гибель, свыше 70% прибылых, не нашедших участка, происходит в июле–августе [3, 5, 35, 36]. Участок обитания должен соответствовать нескольким характеристикам: его размеры определяются потребностями сложной нервной системы в получении информации, ограничены возможностями локомоции и зависят от обеспеченности кормом [37, 38]. В случае обыкновенной бурозубки можно предполагать, что приемлемой для оседания будет относительно большая территория, с довольно равномерным распределением пищевых объектов и минимальным количеством факторов, увеличивающим расход энергии. Если рассматривать участок обыкновенной бурозубки не как охраняемую, а как хорошо изученную территорию, то после ее заселения до уровня, когда возникает совмещение посещаемых точек, контакт с конспецификом, увеличивающий расход энергии, может стать фактором, снижающим привлекательность участка для нерезидентного зверька. Оседание новых зверьков на занятом пространстве осложняется необходимостью вступать в социальные конфликты. Этим

можно объяснить массовую гибель сеголеток во второй половине лета, когда вся подходящая территория уже заселена. При такой системе взаимодействий у оседлой особи не возникает дополнительных энергетических затрат на патрулирование и охрану территории, а ограничение вселения при избыточной плотности возникает автоматически.

Таким образом, использование пространства у обыкновенной бурозубки может быть основано на стохастических процессах. Необходимый уровень изоляции достигается за счет случайного распределения особей в пространстве и не требует дополнительных затрат энергии на поддержание территориальности.

Автор благодарен Н.И. Маркову за конструктивное обсуждение и ценные советы в подготовке рукописи.

Работа поддержана РФФИ (проект № 19-04-00985) и программой Президиума РАН “Биоразнообразие и биологические ресурсы России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Rychlik L.* Evolution of social systems in shrews // Evolution of Shrews. Białowieża: Mammal Research Institute, 1998. P. 347–406.
2. *Ивантер Э.В., Макаров А.М.* Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). Петрозаводск: Петр. ГУ, 2001. 272 с.
3. *Crowcroft W.P.* The life of the shrew. London: Max Reinhardt, 1957. 166 p.
4. *Moraleva N.V.* Intraspecific interactions in the common shrew *Sorex araneus* in Central Siberia // Annales Zoologici Fennici. 1989. V. 26. P. 423–432.
5. *Churchfield S.* The natural history of shrews. London: Christopher Helm, 1990. 178 p.
6. *Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б.* Общая характеристика поведения землероек-бурозубок *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* и *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 1998. Т. 77. Вып. 4. С. 444–458.
7. *Shillito J.F.* Observations on the range and movements of a woodland population of the common shrew *Sorex araneus* L. // Proceedings the Royal Society, London: Biological science, 1963. V. 140. P. 533–546.
8. *Croin Michielsen N.* Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. // Arch. Neerl. Zool. 1966. V. 17. P. 73–174.
9. *Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B.* et al. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // Advances in the Biology of Shrews II. New York: Special publication of the international society of shrew biologists, 2005. P. 201–216.
10. *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.

11. Олейниченко В.Ю. Поведение сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*Sorex caecutiens*) и малой (*Sorex minutus*) бурозубок на освоенной и чужой территориях // Зоол. журн. 2007. Т. 86. Вып. 10. С. 1259–1271.
12. Олейниченко В.Ю. Поведенческие взаимоотношения взрослых самок обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) с конспецификами на освоенной территории // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. Вып. 4. С. 420–429.
13. Тумасьян Ф.А., Щипанов Н.А. Значение запаха конспецифика для использования пространства обыкновенными бурозубками *Sorex araneus* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 368–376.
14. Щипанов Н.А. К экологии малой белозубки *Crocidura suaveolens* // Зоол. журн. 1986. Т. 66. Вып. 7. С. 1051–1060.
15. Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 3. С. 362–371.
16. Churchfield S., Searle J.B. Common shrew // Mammals of the British Isles. London: The Mammal Society, 2008. P. 257–265.
17. Щипанов Н.А., Купцов 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.
18. Щипанов Н.А., Тумасьян Ф.А., Распопова А.А., Купцов А.В. Два типа использования пространства оседлыми обыкновенными бурозубками *Sorex araneus* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 1. С. 107–112.
19. Taylor J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews. Białowieża: Mammal Research Institute, 1998. P. 309–346.
20. 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.
21. Gębskiński M. Oxygen consumption in starving shrews // Acta Theriologica. 1971. V. 16. P. 288–292.
22. Hanski I. Population biological consequence of body size in *Sorex* // Advances in the biology of shrews. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History Special Publ. 1994. V. 18. P. 15–26.
23. Churchfield S., Food availability and the diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain // The Journal of Animal Ecology. 1982. V. 51. P. 15–28.
24. Churchfield S., Brown V.K. The trophic impact of small mammals in successional grasslands // Biological J. Linn. Soc. 1987. V. 31. P. 273–290.
25. Churchfield S. Foraging strategies of shrews and the evidence from field studies // Advances in the biology of shrews. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History Special Publ. V. 18. 1994. P. 77–88.
26. Бобрецов А.В. Обыкновенная бурозубка // Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 2004. С. 46–64.
27. Churchfield S. Niche dynamics, food resources, and feeding strategies in multispecies communities of shrews // The biology of Soricidae. Albuquerque: University New Mexico, 1991. P. 23–24.
28. Churchfield S., Sheftel B.I., Moraleva N.V., Shvarts E.A. Habitat occurrence and prey distribution of a multispecies community of shrews in the Syberian taiga // Journal of Zoology. London, 1997. V. 241. P. 55–71.
29. Rudge M.R. Food of the common shrew *Sorex araneus* in Britain // J. Animal Ecology. 1968. V. 37. P. 565–581.
30. Pernetta J.C. Anatomical and behavioural specialization of shrews in relation to their diet // Can. J. Zool. 1977. V. 55. P. 1442–1453.
31. Saarikko J. Foraging behaviour of shrews // Ann. Zool. Fennici. 1989. V. 26. P. 411–423.
32. Churchfield S. Subterranean foraging and burrowing activity of the common shrew // Acta Theriologica. 1980. V. 25. P. 415–424.
33. Page R.A., von Merten S., Siemers B.M. Associative memory or algorithmic search: a comparative study on learning strategies of bats and shrews // Animal Cognition. 2012. V. 15. P. 495–504.
34. Churchfield S. Population dynamics and seasonal fluctuations in numbers of the common shrew in Britain // Acta Theriologica. 1980. V. 25. P. 451–459.
35. Churchfield S. An investigation of the population ecology of syntopic shrews inhabiting water-cress beds // Journal of Zoology. London, 1984. V. 204. P. 229–240.
36. Калинин А.А., Демидова Т.Б., Олейниченко В.Ю., Щипанов Н.А. Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 2. С. 218–225.
37. Кряжимский Ф.В. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 5–33.
38. Кряжимский Ф.В. Участки обитания животных и регуляция энергетического баланса // Экология. 1992. № 4. С. 55–56.