

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2021

Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры лиственничных лесов Центральной Эвенкии: особенности интерпретации для целей палеоэкологических исследований <i>Е. Ю. Новенко, Н. Г. Мазей, Д. А. Куприянов, Л. В. Филимонова, Н. Б. Лаврова</i>	403
Экологическая характеристика <i>Anemonastrum biarmiense</i> (Juz.) Holub на Южном Урале <i>П. С. Широких, О. В. Юсупова, Л. М. Абрамова, Л. Г. Наумова</i>	412
Выживание ранних личинок налима (<i>Lota lota</i> L., 1758) в пойме Оби <i>А. Р. Копориков, В. Д. Богданов</i>	420
Скорость роста щечных зубов узкочерепной полевки (<i>Lasiopodomys gregalis</i>) в зависимости от абразивности корма <i>Ю. Э. Кропачева, Н. Г. Смирнов, С. В. Зыков</i>	430
Сезонное распределение и перемещения морского зайца, <i>Erignathus barbatus nauticus</i> , в Охотском море по данным спутниковой телеметрии <i>М. А. Соловьёва, Д. М. Кузнецова, Д. М. Глазов, В. В. Рожнов</i>	439
Влияние фазы динамики плотности и внешних условий на проявление эффекта группы у непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) <i>В. И. Пономарев, Г. И. Клобуков, В. В. Напалкова, Е. М. Андреева, И. А. Кинясев</i>	450
Трофические взаимодействия белого гуся и черной казарки в период размножения в аспекте популяционной динамики <i>С. Б. Розенфельд, И. С. Шереметьев, В. В. Баранюк</i>	460
Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. II. Бета-разнообразии <i>С. В. Мухачева, А. Н. Созонтов</i>	470

УДК 574:581.9

СУБФОССИЛЬНЫЕ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫЕ СПЕКТРЫ ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ: ОСОБЕННОСТИ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2021 г. Е. Ю. Новенко^{a, b, *}, Н. Г. Мазей^a, Д. А. Куприянов^a, Л. В. Филимонова^c, Н. Б. Лаврова^d

^aМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Россия 119991 Москва, Ленинские горы, 1

^bИнститут географии РАН, Россия 119017 Москва, Старомонетный переулок, 29, стр. 4

^cИнститут биологии Карельского научного центра РАН,
Россия 185910 Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

^dИнститут геологии Карельского научного центра РАН,
Россия 185910 Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

*e-mail: lenanov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.

После доработки 23.02.2021 г.

Принята к публикации 26.02.2021 г.

Представлена характеристика 27 субфоссильных спорово-пыльцевых спектров современных растительных сообществ лиственничных лесов Центральной Эвенкии. Установлено, что, несмотря на преобладание лиственничных лесов в растительном покрове района исследования, основными компонентами спектров являются *Betula sect. Betula* и *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*, тогда как доля пыльцы *Larix* занижена по отношению к ее участию в растительности и составляет от 0.6 до 13.5%. Доля пыльцы *Picea* возрастает в точках отбора проб, где ель входит в состав древостоя. Пыльца *Pinus* является заносным компонентом спорово-пыльцевых спектров, доля которой повышается в фитоценозах, где древесный ярус изрежен или отсутствует. Выявлены характерные виды таежных лесов, болотных и луговых местообитаний, индикаторы нарушенных грунтов и гарей, которые позволяют более детально и объективно реконструировать палеорастительность.

Ключевые слова: субфоссильные спорово-пыльцевые спектры, поверхностные пробы, растительные сообщества, Центральная Эвенкия, лиственница

DOI: 10.31857/S0367059721060093

Изучение растительности и условий окружающей среды прошлых эпох на основе палинологических данных — один из наиболее распространенных подходов в палеоэкологических исследованиях. Вопрос, насколько адекватно состав и соотношение компонентов спорово-пыльцевых спектров отражают растительные сообщества, их продуцирующие, чрезвычайно важен при реконструкции изменений растительности любого региона. Исследованию состава субрецентных и субфоссильных спорово-пыльцевых спектров посвящена обширная литература, начиная с первых работ [1–4] и до последних десятилетий [5–10]. Особенности формирования спорово-пыльцевых спектров в различных районах Сибири и Дальнего Востока детально рассмотрены в публикациях [11–14]. Изучению пыльцевого дождя и поверхностных проб в зонах тундры и лесотундры в Восточном секторе Российской Арктики посвящены рабо-

ты [15–18]. При сопоставлении поверхностных спорово-пыльцевых спектров с составом растительных сообществ на севере Сибири, в Арктике и Субарктике выявлены определенные сложности в использовании этих данных при палеоэкологических реконструкциях [16, 19, 20]. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры лесных экосистем в криолитозоне Центральной и Восточной Сибири до настоящего времени практически не изучены из-за труднодоступности этих регионов и в целом небольшого количества палинологических работ.

История развития лиственничных лесов в прошлом и их современная динамика представляют большой интерес. В настоящее время эти леса занимают огромные пространства в Северной Евразии, а в период последнего оледенения значительно расширяли область своего распространения в перигляциальной зоне [21]. Из-за тонкой эскины пыльца лиственницы плохо сохраняется в

отложениях, вследствие чего ее участие в ископаемых спорово-пыльцевых спектрах, как правило, занижено [22]. В связи с этим получение новых данных по составу современных спорово-пыльцевых спектров лиственничных лесов и степени адекватности их окружающей растительности очень значимо для интерпретации результатов палинологического анализа.

Цель настоящей работы – выявление региональных особенностей субфоссильных спорово-пыльцевых спектров лиственничных лесов в среднем течении р. Нижняя Тунгуска в Центральной Эвенкии. Для ее реализации были изучены поверхностные образцы, отобранные в различных типах лиственничных лесов, заболоченных редиан, пойменных растительных сообществах и на болотах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в центральной части Среднесибирского плоскогорья в среднем течении р. Нижняя Тунгуска (правый приток р. Енисей), в окрестностях пос. Тура. Абсолютные высоты местности составляет от 120 до 600 м над у. м., рельеф низкогорный, эрозионно-денудационный, климат умеренный, резко континентальный. По данным наблюдений метеостанции в пос. Тура (1936–2018 гг.), температуры января, июля и среднегодовая составляют -35.7 , $+16.6$ и -8.8°C соответственно [23]; осадков выпадет около 370 мм в год. Территория находится в пределах области сплошного распространения многолетней мерзлоты.

Район исследований принадлежит Нижне-Тунгусскому округу Ангаро-Тунгусской лесорастительной провинции Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области [24]. Растительный покров образован преимущественно северотаежными светлохвойными лесами из *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., находящимися в разных стадиях восстановительных постпирогенных сукцессий [25]. Межпожарный интервал зависит от рельефа и экспозиции склонов и варьирует от 61 до 139 лет [26, 27].

Для изучения субфоссильных спорово-пыльцевых спектров были отобраны поверхностные (1–2 см) слои почвы или мха (3–5 см) из центральной части моховых подушек. В местах отбора проведено детальное описание растительности [28]. Всего исследовано 27 растительных сообществ.

При подготовке проб для спорово-пыльцевого анализа их нагревали в 10%-ном растворе гидроксида калия до закипания, промывали дистиллированной водой через сито с размером ячеек 120 мкм для удаления крупных растительных остатков, а затем проводили ацетализ [29]. Мине-

ральные отложения дополнительно обрабатывали плавиковой кислотой для удаления силикатов. При проведении палинологического анализа в каждом образце подсчитывали не менее 500 пыльцевых зерен и спор.

Обработка данных и построение спорово-пыльцевых диаграмм проведены с использованием программ TILIA и TGView [30]. За 100% принята сумма пыльцы деревьев, кустарников (arboreal pollen, AP) и кустарничков, трав (non-arboreal pollen, NAP). Процентные соотношения спор подсчитаны относительно этой суммы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Локальная растительность в точках отбора поверхностных проб. Сомкнутые лесные сообщества представлены в четырех точках (т.) отбора: лиственничник голубично-зеленомошный с подлеском из *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus. (т. 1), лиственничник багульниково-зеленомошный (т. 2) и лиственничник кустарничково-линеевый с *Picea obovata* Ledeb и подлеском из *Sorbus* sp. (т. 3), которые расположены на склоне водораздела и на первой надпойменной террасе р. Нижняя Тунгуска, и березняк хвощевый, приуроченный к высокой пойме (т. 4). Сомкнутость крон древесного яруса в т. 1–4 составляет 0.5–0.6. Кустарниковый ярус образован в основном *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*, *Rosa acicularis* Lindl., несколькими видами *Salix*: *S. lapponum* L., *S. reticulata* L., *S. rosmarinifolia* L. и др.

Проективное покрытие (ПП) травяно-кустарничкового яруса от 10 до 45%. Кустарнички представлены *Ledum palustre* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Среди трав наибольшую встречаемость имеют разные виды *Carex* sp., *Equisetum arvense* L., *E. palustre* L., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. lapponica* (Wahlb.) Hartm. Мохово-лишайниковый покров образован различными видами зеленых мхов и лишайников, среди которых чаще всего встречаются *Polytrichum commune* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

В редкостойных лиственничниках с сомкнутостью крон 0.3–0.4 отобраны пробы в 6 местообитаниях (т. 5–10). Места отбора проб 5, 6, 9, 10 расположены на первой надпойменной террасе Нижней Тунгуски, 7 и 8 – на склоне междуречья. Древесный ярус в этих сообществах формирует *Larix gmelinii* высотой 5–12 м. В точках отбора проб 7 и 8 отмечен подлесок из *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*. В травяно-кустарничковом ярусе фоновым видом является *Ledum palustre*, но здесь растут и другие кустарнички: *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea*, *Betula nana* L., *Empetrum nigrum* L. Травянистый ярус практически отсутствует (не более 3%). Мохово-лишайниковый ярус хорошо выражен и составляет до 95%: в т. 5 пре-

обладают лишайники (80% ПП); в т. 7, 8, 10 — зеленые мхи (*Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* и др.); в т. 6, 9 — сфагновые мхи.

В лиственничных редианах с сомкнутостью крон 0.1–0.2 исследованы 4 пробы (т. 11–14), в гари лиственнично-осоковой — одна проба (т. 15). Древесный ярус выражен слабо, высота деревьев (т. 11, 12, 14, 15) *Larix gmelinii* достигает 10 м. В точке отбора пробы 13 хорошо выражен подлесок из *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*. Кустарниковый ярус образован различными видами ив. Среди кустарничков фоновым является *Vaccinium uliginosum*. Травянистый ярус в т. 11–13 слабо выражен (ПП до 8%), в т. 14 — ПП 35%, представлены *Carex* sp., *Equisetum* sp., *Eriophorum* sp., *Poa* sp., *Hedysarum* sp.

Пойменная растительность охарактеризована двумя точками в ивняках хвощево-вейниковых (т. 16, 17) и пробой, отобранной в ольховнике разнотравном (т. 18).

Для растительного покрова болот (т. 19–27) характерны мозаичность и комплексность, обусловленные различными типами микрорельефа болотных массивов [31]. При палеоэкологических исследованиях ископаемые пыльца и споры в основном выделяются из торфяных колонок, поэтому формирование спорово-пыльцевых спектров на болотах требует тщательного изучения. Пробы были отобраны в следующих фитоценозах: лиственничная редиана осоково-кустарничково-сфагновая (т. 19), редкостойный лиственничник багульниково-сфагновый (т. 20–22), лиственничная редиана кустарничково-осоково-зеленомошная с подростом ивы (т. 23), редкостойный лиственничник багульниково-зеленомошный (т. 24), лиственничные редины осоково-зеленомошная и голубично-зеленомошная с подлеском различных видов ив (т. 25, 26). Последняя точка отбора (т. 27) характеризует сомкнутый лиственничник грушанковый, расположенный в мезотрофной части болотного массива.

Для растительности болот характерно разнообразие травянисто-кустарничкового яруса, степень проективного покрытия которого достигает 30%. В этом ярусе обильны *Vaccinium uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Empetrum nigrum*, довольно обычны *Carex*, *Eriophorum*, *Rubus chamaemorus* L., *Epilobium palustre* L. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 60–100%. Лиственничники зеленомошные (т. 23–26) расположены на ровных участках болот, микрорельеф которых представлен плоскими моховыми буграми и моховыми кочками-подушками, доминируют виды *Polytrichum commune*, *P. strictum* L., *Pleurozium schreberi*. Микрорельеф сфагновых лиственничников (т. 19–22) образован более высокими и большого диаметра буграми и приствольными подушками, доминируют мхи *Sphagnum fuscum* (Schimp.)

H. Klinggr., *Sph. angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russov) C.E.O. Jensen.

Результаты изучения спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб. В спорово-пыльцевых спектрах всех изученных поверхностных проб преобладает пыльца деревьев и кустарников (от 70 до 95%), доминирует пыльца *Betula* как древесной формы, так и кустарниковой. Весьма высок вклад пыльцы *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*; присутствует также пыльца *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Salix* и др. (рис. 1).

Несмотря на то, что большинство образцов отобрано в различных типах лиственничных лесов, доля пыльцы *Larix* варьирует от 0.6 до 13.5%, среднее значение 5.2% (рис. 2). Относительно высокие значения участия пыльцы *Larix* (7–10% и выше) обнаружены как в сомкнутых лиственничниках (т. 1, 3, 27), так и в лиственничных редианах, а также в точке, отобранной на гари, где древесной вообще отсутствует. В то же время в лиственничнике голубично-зеленомошном с сомкнутостью крон лиственницы 0.5 доля пыльцы *Larix* составляет всего 1.1%. Важно отметить, что значения доли пыльцы лиственницы в большинстве проб (значения между первым и третьим квартилем выборки — рис. 2) находятся в диапазоне от 2 до 7%.

Пыльца *Picea* обнаружена во всех точках отбора проб, за исключением одного местонахождения на болоте, где ее доля колеблется от 0.3 до 15.9%, однако в большинстве проб она находится в диапазоне 0.6–5% при средних значениях 3.5% (см. рис. 2). В точках отбора проб, где ель присутствует в фитоценозе, содержание пыльцы возрастает до 6–9%, в остальных образцах ее доля не превышает 2%. Однако максимальные значения доли пыльцы ели в спектрах (13.1 и 15.9%) отмечены в т. 20 и 21 на болоте. Непосредственно в точках отбора проб ель отсутствует, но, согласно нашим маршрутным наблюдениям, встречается в окрестностях болота.

Во всех точках обнаружена пыльца сосны: доля пыльцы *Pinus* subgen. *Haploxyylon* составляет от 0.2 до 10.3%, *P. subgen. Diploxyylon* — от 1.2 до 19.6%. Максимальные значения содержания пыльцы обоих видов обнаружены в точках на болотах (т. 19–24), в лиственничных редианах или на открытых пространствах.

В районе исследований произрастают два вида древесных форм берез — *Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth. Поскольку пыльца этих видов морфологически трудно различима, в палинологии принято определять пыльцу древесной березы до секции *Betula* sect. *Betula*. Максимальное количество пыльцы древесной формы березы (59.4%) выявлено в спектре березняка хвощевого. В спорово-пыльцевых спектрах других проб ее доля колеблется от 16 до 40%, при этом наиболее высок ее вклад отмечается в тех местообитаниях,

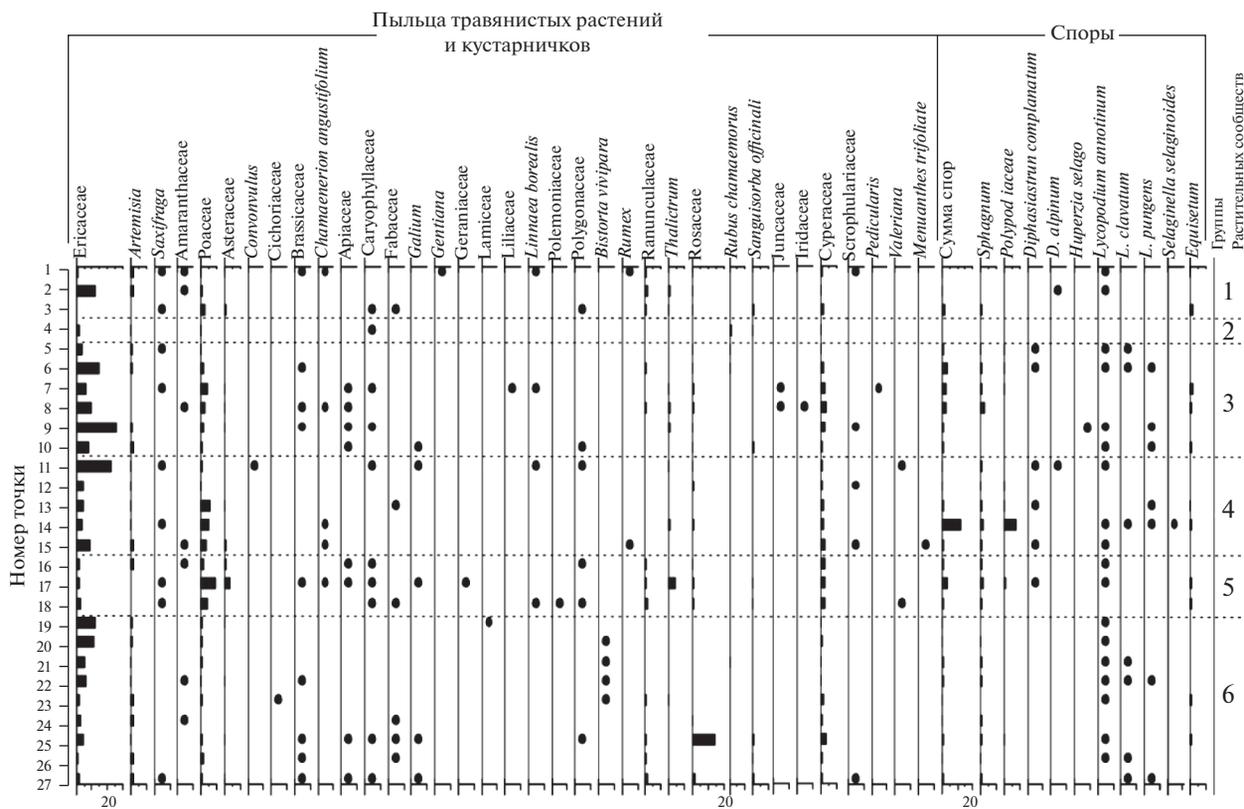
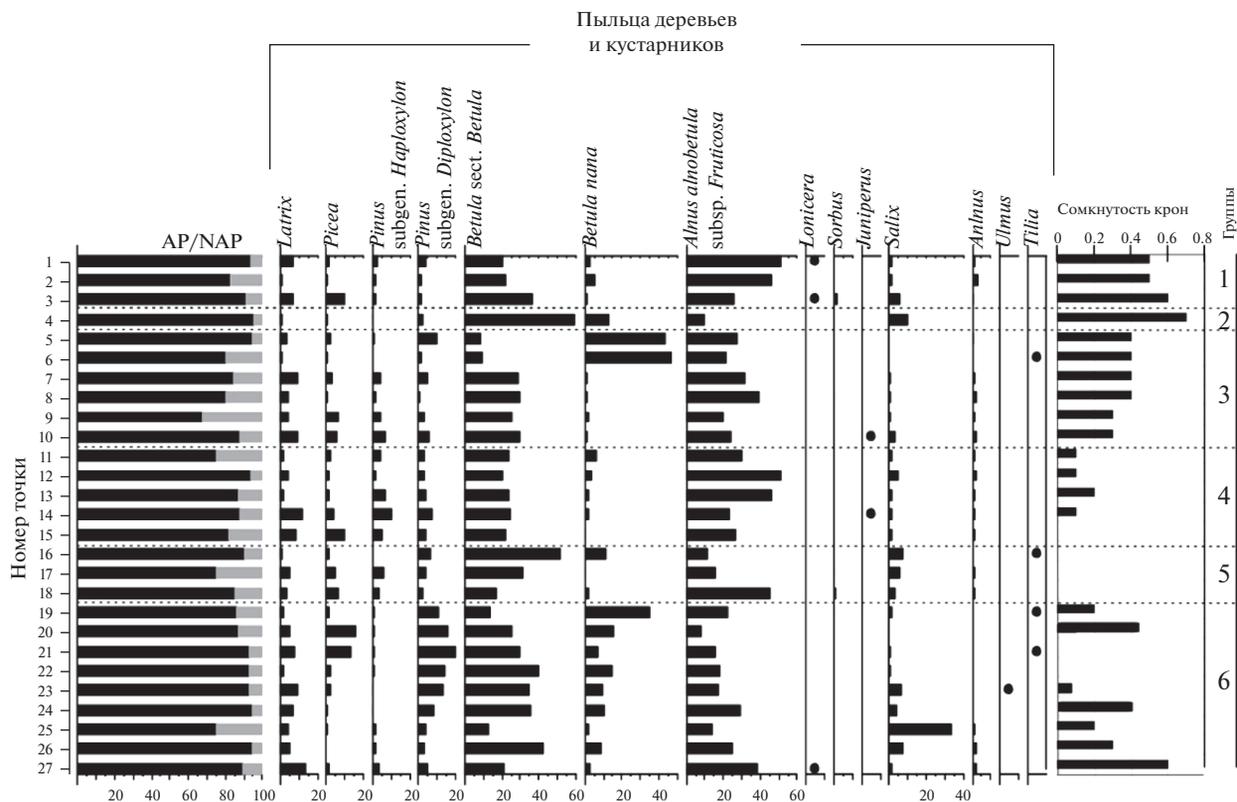


Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма поверхностных проб растительных сообществ из района пос. Тура (Центральная Эвенкия): 1 – лиственничники сомкнутые, 2 – березняк, 3 – лиственничники разреженные, 4 – лиственничные редины, 5 – пойменная растительность, 6 – болота.

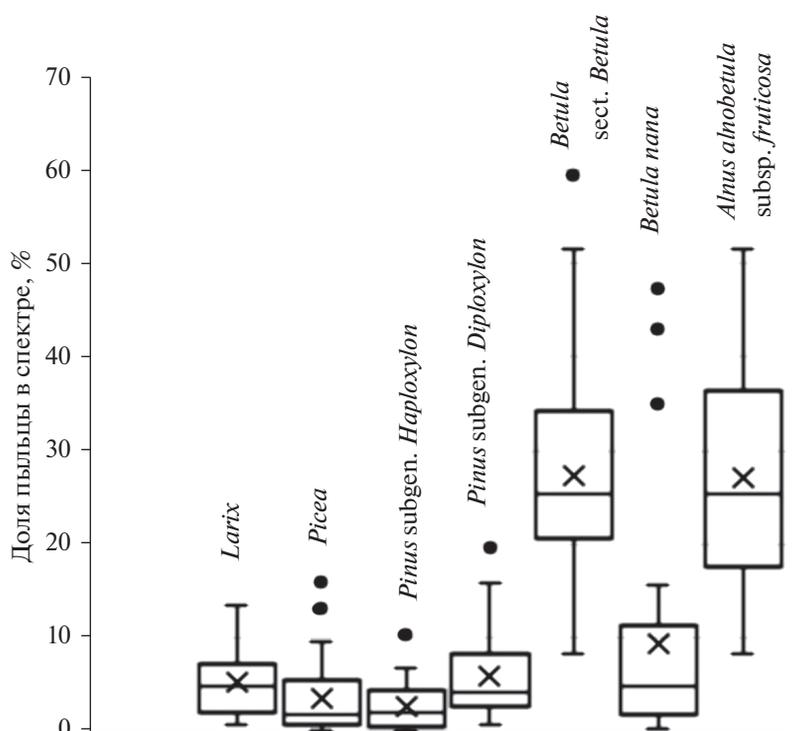


Рис. 2. Содержание пыльцы основных древесных пород и кустарников в спорово-пыльцевых спектрах поверхностных проб.

где береза присутствует в составе локального фитоценоза.

Участие в спектрах пыльцы *Betula nana* L. изменяется в широком диапазоне — от 0.8 до 47.3%, но в большинстве точек отбора проб ее доля не превышает 10% (см. рис. 2). Наивысших значений содержание пыльцы *Betula nana* L. достигает в палиноспектрах из редкостойных лиственничников кустарничково-лишайникового и шикшево-багульниково-сфагнового (т. 5, 6). Высок ее вклад в спектры проб из болотных экотопов (т. 19–24), особенно в тех фитоценозах, где береза карликовая имеет высокое обилие (сор.₁, сор.₂). В остальных пробах доля пыльцы резко падает.

Alnus alnobetula subsp. *fruticosa* доминирует в кустарниковом ярусе большинства описанных фитоценозов, и ее пыльца — один из основных компонентов спорово-пыльцевых спектров во всех изученных точках отбора проб. Ее содержание варьирует от 8.2 до 50.1% (пойменный ольховник, т. 18) и в целом выше в образцах, отобранных в местообитаниях, где вид имеет высокое обилие в фитоценозах. Размах значений между первым и третьим квартилями выборки составляет от 18 до 36% (см. рис. 2).

Содержание пыльцы ивы очень сильно зависит от локальных условий и ее участия в растительном сообществе. В спектрах пойменных ивняков и березняка хвощевого доля пыльцы *Salix*

составляет 7–10%. В лиственничной речине осоково-зеленомошной с подлеском из различных видов *Salix* в пределах болотного массива доля пыльцы возрастает до 33.5%. Пыльца остальных кустарников — *Lonicera*, *Ribes*, *Sorbus*, *Juniperus* — присутствует единично в нескольких образцах.

В изученных поверхностных пробах обнаружена дальнезаносная пыльца древесных растений. В спектрах четырех точек отбора проб выявлена пыльца *Tilia*, в одной — пыльца *Ulmus* и в ряде местообитаний зафиксирована пыльца *Alnus* sp., принадлежащая видам с древесными жизненными формами, морфологически отличная от *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*.

В группе пыльцы травянистых растений и кустарничков преобладает пыльца сем. Ericaceae, Rosaceae, Saururaceae. Доля пыльцы вересковых составляет от 8 до 24% в точках, где эти кустарнички обильны в фитоценозе, например в лиственничниках багульниково-зеленомошном, кустарничково-лишайниковом, кустарничково-сфагново-зеленомошном. В остальных пробах содержание пыльцы Ericaceae не превышает 2–3%. Пыльца злаков отмечена в количестве 4–5% в пойменных фитоценозах и сухих лиственничниках. В спектрах из ивняка хвощево-вейникового ее вклад составляет 9.4%, и, очевидно, принадлежит видам рода *Calamagrostis*. В прочих точках участие в спектрах пыльцы злаков колеблется в пределах

1–2%. Пыльца осоковых – постоянный компонент спектров в количестве от 0.8 до 3.2%. В некоторых точках отбора отмечена пыльца *Artemisia* и *Amaranthaceae*.

В изученных поверхностных пробах выявлена разнообразная пыльца представителей разнотравья (0.1–0.3%): *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Geraniaceae*, *Gentianaceae*, *Lamiaceae*, *Polemoniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Valeriana* sp., *Thalictrum* sp., *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Sanguisorba officinalis* L. и др. В спектре т. 15 (лиственничная редины осоково-зеленомошная с подлеском из различных видов *Salix*) содержание пыльцы *Rosaceae* достигает 14.2%, что, очевидно, обусловлено локальными условиями. В остальных точках ее доля 0.2–1.5% или пыльца не зафиксирована. Пыльца растений нарушенных местообитаний – *Convolvulus*, *Rumex* – отмечена единично в спектрах в 1–2 точках, пыльца *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. определена в 5 пробах. В пробах выявлена пыльца болотных видов – *Rubus chamaemorus*, *Menyanthes trifoliata* L., *Pedicularis* sp.

Сумма спор составляет от 0.5 до 11% по отношению к сумме AP+NAP. Наиболее часто выявлены споры *Sphagnum* (0.2–2.2%), папоротников (0.2–7.9%), *Lycopodium annotinum* L. (0.2–1.5%) и *Equisetum* (0.2–1.5%). В нескольких точках отмечены споры плаунов *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Lycopodium clavatum* L., *L. pungens* (Desv.) Bach. Pyl. ex Iijin, а споры таких видов, как *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart., *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & Mart., встречены только в одном спорово-пыльцевом спектре. Участие спор сфагновых мхов и хвоща немного выше в тех точках, где они принимают участие в растительных сообществах, в остальных точках они отмечены единично или отсутствуют. Папоротники и плауны непосредственно в местах отбора пробы не были зафиксированы, но все эти виды произрастают в районе исследований и могли поступить в спорово-пыльцевой спектр из лесных местообитаний в окрестностях точек отбора.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные показали, что состав и соотношение компонентов в группе пыльцы деревьев и кустарников требуют тщательного анализа при интерпретации. Доля пыльцы *Larix* существенно занижена по отношению к ее участию в фитоценозе. Взаимосвязь между количеством пыльцы в спектрах и сомкнутостью крон лиственницы по нашим данным не выявлена. Не соответствию между участием пыльцы *Larix* в спектрах и ее ролью в растительных сообществах неоднократно отмечали палинологи, изучающие историю лиственничных лесов и изменения рас-

тительности в регионах, где они произрастают. Так, в поверхностных пробах из лиственничников Среднего Тимана (Республика Коми) содержание пыльцы *Larix* варьирует от 0.6 до 5.0% [22]. Здесь и далее процентные соотношения пыльцевых таксонов приводятся от суммы AP+NAP. В том случае, если авторы использовали другие способы расчета, соотношения были пересчитаны. В лиственничных лесах Северного Сахалина доля ее пыльцы может достигать 12.3% при средних значениях 1.5% [12]. Исследования Е.А. Рашке и Л.А. Савельевой [16] в притундровых лиственничных редколесьях в дельте р. Лена показали, что единично пыльца *Larix* встречается повсеместно, но на площадках, заложенных вблизи взрослых деревьев лиственницы, ее доля возрастает до 4–10%. Среднее значение доли пыльцы *Larix* в спектрах в лиственничниках в бассейне р. Индигирки – около 3% [17].

Дискуссионным остается вопрос – какую величину доли пыльцы *Larix* в спектрах можно считать предельной, чтобы сделать заключение о произрастании лиственницы на рассматриваемой территории? Для Европейского Севера О.В. Лисицина с соавт. [32] предлагают 0.5%, в то же время Дж. Клемм с соавт. [17], основываясь на большой выборке поверхностных проб на севере Восточной Сибири, считают эту величину заниженной, предлагая предельное значение 2%. Полученные нами результаты показали, что даже в сомкнутых лиственничных лесах доля пыльцы *Larix* может составлять 0.6–1.5%. При этом образцы характеризовались очень хорошей сохранностью пыльцы в целом и большой выборкой подсчитанных пыльцевых зерен, что снижает возможность ошибок при анализе.

Picea obovata на изучаемой территории произрастает в виде примеси в лиственничных лесах. Доля ее пыльцы в спектрах невысока, что в целом адекватно отражает участие ели в растительности. Прослеживается четкая тенденция к увеличению участия пыльцы *Picea* в спектрах в точках отбора проб, где ель входит в состав фитоценоза или произрастает поблизости.

Пыльца сосны (*Pinus* subgen. *Haploxyylon* и *P.* subgen. *Diploxyylon*) присутствует в спектрах всех изученных поверхностных проб. Область распространения *Pinus sibirica* Du Tour охватывает изучаемую территорию [33], однако эта древесная порода находится здесь на границе ареала и, видимо, очень редка. Северная граница ареала сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в среднем течении р. Нижняя Тунгуска проходит примерно на 200 км южнее изучаемой территории [33]. По данным А.С. Прокушкина (устное сообщение), изолированное местонахождение *P. sylvestris* расположено на расстоянии около 100 км на восток от района исследований (64°05'59.3" с.ш., 102°56'33.1" в.д.). Сле-

дует отметить, что доля пыльцы обеих видов сосен максимальна в точках на болотах, где лесной полог изрежен или отсутствует. Установлено [34], что под пологом леса участие пыльцы, принесенной ветром из отдаленных районов, значительно меньше, чем на открытых местообитаниях, благодаря фильтрующему эффекту крон. Закономерно, что доля пыльцы сосны возрастает в сообществах с очень низкой сомкнутостью крон или вообще лишенных древостоя, где выше доля заносной пыльцы в целом. Все виды сосен обладают высокой пыльцевой продуктивностью, а воздушные мешки позволяют их пыльцевым зернам переноситься по воздуху на значительные расстояния. Некоторые исследователи [18] используют содержание пыльцы *Pinus* или соотношение *Pinus/Larix* в качестве индикатора увеличения доли открытых пространств в Арктических районах.

Пыльца *Tilia*, *Ulmus* и *Alnus* также является заносной для изучаемого региона. Границы ареалов этих древесных пород находятся за тысячи километров от района исследований. Перенос пыльцы широколиственных пород и различных видов хвойных в Арктику и регионы с суровым климатом далеко за пределы их произрастания довольно часто фиксировали палинологи, работавшие в этих районах [35–37]. Например, единичные пыльцевые зерна липы и ольхи обнаружены в поверхностных пробах на Полярном Урале [7], на севере Таймыра [37]. Занос пыльцы различных видов сосен – типичное явление для Арктических районов как в Европе [10, 36], так и в Сибири [16, 37, 38].

Данные о соотношении основных компонентов спектров поверхностных проб из лиственных лесов свидетельствуют о том, что их преобладающие компоненты – это береза и ольха кустарниковая, что закономерно для ветроопыляемых растений с высокой пыльцевой продуктивностью. В большинстве проб содержание пыльцы березы колеблется от 20 до 35%, а ольхи кустарниковой – от 18 до 36% (см. рис. 2). Доля пыльцы березы сильно завышена по отношению к ее участию в древостоях. Подобное явление было описано не только для лиственных лесов, но и для ельников [8, 9] в лесах, где пыльцевая продуктивность основной лесообразующей породы ниже, чем у березы.

Ольха кустарниковая широко распространена на изучаемой территории, поэтому высокие доли ее пыльцы вполне предсказуемы. Однако прослеживается тенденция к увеличению вклада пыльцы *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* до 45–50%, особенно в ее зарослях. Процентные соотношения пыльцы карликовой березы в целом адекватно описывают ее присутствие в фитоценозе и зависят от ее обилия в локальной растительности. Количество пыльцы ивы также обусловлено особен-

ностями местных условий формирования спорово-пыльцевых спектров.

Состав и соотношение основных компонентов группы пыльцы травянистых растений и кустарничков, а также группы спор отображают основные закономерности видового состава и обилия различных видов в растительном покрове, насколько это позволяет метод спорово-пыльцевого анализа. Детальные исследования состава современной флоры и растительности района исследований показали, что среди кустарничков и травянистых растений лесных сообществ региона основное участие в спорово-пыльцевых спектрах принимают представители семейств *Egicaceae*, *Rosaceae*, *Roaceae* [25]. Пыльца этих семейств наиболее часто отмечена в спорово-пыльцевых спектрах. В болотных местообитаниях увеличивается доля пыльцы *Suregaceae*, что обусловлено значительной ролью осок и пушицы в фитоценозах.

Пыльца растений, типичных для сорных местообитаний или участков с нарушенным или несформированным почвенно-растительным покровом, присутствует в большинстве точек. К ним мы отнесли пыльцу *Amaranthaceae*, *Artemisia*, *Convolvulus*, *Rumex*. Семейство *Amaranthaceae* представлено в районе исследования только тремя видами – *Chenopodium acerifolium* Andrz., *Ch. rubrum* L., *Ch. suecicum* Murr. [39], растущими по обочинам дорог или берегам рек и озер, на галечниках. Род *Artemisia* представлен пятью видами, среди которых наиболее часто встречаются *Artemisia vulgaris* L., растущая по гарям и на опушках лиственных лесов, и *A. laciniata* Willd. – лугово-степной вид [40]. Пыльца *Chamaenerion angustifolium*, присутствующая в пробах, является индикатором гарей, которые часты в районе исследований.

Хотя группа спор немногочисленна, выявлены такие характерные виды таежных лесов, как *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum* (наиболее часто встречаются в районе исследований), а также *Diphasiastrum complanatum* и *Huperzia selago*. Следует отметить находку в одном образце спор *Selaginella selaginoides*. Плаунок плаунковидный – циркумполярный гипоарктомонантный вид, очень редко встречающийся в Ангаро-Тунгусской провинции [40], а в районе исследования его местонахождения не были отмечены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состава и соотношения компонентов спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб различных типов растительных сообществ в области распространения лиственных лесов в Центральной Эвенкии позволил сделать следующие выводы:

1. Несмотря на преобладание лиственных лесов в растительном покрове района исследования, основными компонентами спектров являются *Betula sect. Betula* и *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*, что объясняется различиями в пыльцевой продуктивности, особенностями распространения и фоссилизации представителей родов *Alnus*, *Betula* и *Larix*. Доля пыльцы *Larix* занижена по отношению к ее участию в растительности, что было неоднократно отмечено в палинологических работах. Наши исследования показали, что в спорово-пыльцевых спектрах, формирующихся преимущественно за счет поступления пыльцы из воздуха (при отсутствии привноса вещества речными водами или течениями), доля пыльцы *Larix* может составлять 0.6–1.5% даже в сомкнутых лиственных лесах. Доля пыльцы *Picea* в спектрах невысока (3.5% в среднем) и возрастает в точках отбора проб, где ель входит в состав древостоя.

2. Пыльца *Pinus* является заносным компонентом спорово-пыльцевых спектров изучаемого региона. Установлено, что доля пыльцы как *Pinus* subgen. *Haploxylon*, так и *P.* subgen. *Diploxylon* повышается в фитоценозах, где древесный ярус изрежен или отсутствует, что позволяет использовать пыльцу сосны как один из показателей увеличения доли открытых местообитаний на изучаемой территории. Для более точной интерпретации ископаемых спорово-пыльцевых спектров и заключения о присутствии сосны в районе исследования в прошлом необходимы дополнительные доказательства (например, находки семян, хвои, коры, древесины и пр.).

3. Установлено, что на соотношение компонентов палиноспектров группы представителей травянисто-кустарничкового яруса большое влияние оказывают локальные условия. Выявленные характерные виды таежных лесов, болотных и луговых местообитаний, индикаторы нарушенных грунтов и гарей позволят более детально и объективно реконструировать палеорастительность.

Полевые исследования, пробоподготовка, анализ данных выполнены при поддержке проекта РНФ № 20-17-00043, количественный спорово-пыльцевой анализ – из средств федерального бюджета на выполнение государственных заданий Института биологии КарНЦ РАН (AAAA-A19-119062590056-0), Института геологии КарНЦ РАН (AAAA-A18-118020690231-1).

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гричук В.П. Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных природных зон европейской части СССР // Проблемы физической географии. 1941. Вып. 11. С. 101–129.
2. Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемой пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: Географгиз, 1948. 224 с.
3. Мальгина Е.А. Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах европейской части СССР // Труды ИГ АН СССР. 1950. Т. 46. Вып. 3. С. 256–270.
4. Федорова Р.В. Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // Труды ИГ АН СССР. 1952. Т. 52. С. 91–103.
5. Филимонова Л.В. Поверхностные и приповерхностные спорово-пыльцевые спектры из Среднетаежной подзоны Карелии // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия: Мат-лы IX всероссийской палинологической конф. М.: Изд-во ИГиРГИ, 1999. С. 311–313.
6. Короткий А.М. Географические аспекты формирования субфоссильных спорово-пыльцевых комплексов (юг Дальнего Востока). Владивосток: Дальнаука, 2002. 271 с.
7. Лантева Е.Г. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры современной растительности Южного Урала // Вестн. Башкирского ун-та. 2013. Т. 18. № 1. С. 77–81.
8. Новенко Е.Ю., Носова М.Б., Красноруцкая К.В. Особенности поверхностных спорово-пыльцевых спектров южной тайги Восточно-Европейской равнины // Изв. ТулГУ. Естественные науки. 2011. Вып. 2. С. 345–354.
9. Новенко Е.Ю., Мазей Н.Г., Зерницкая В.П. Рецентные спорово-пыльцевые спектры заповедных территорий европейской части России как ключ к интерпретации результатов палеоэкологических исследований // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. № 2(2). С. 55–65. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.012>
10. Мазей Н.Г., Кусильман М.В., Новенко Е.Ю. Встречаемость пыльцы *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia* и *Quercus* в субрецентных спорово-пыльцевых спектрах Восточно-Европейской равнины: к вопросу о возможности дальнего заноса пыльцы // Экология. 2018. № 6. С. 431–439. <https://doi.org/10.1134/S0367059718050074>
11. Васильчук А.К. Региональная и дальнезаносная пыльца в тундровых палиноспектрах // Известия РАН. Сер. биологич. 2005. № 1. С. 88–99.
12. Микушин Ю.А., Гвоздева И.Г. Субфоссильные спорово-пыльцевые комплексы Сахалина и прилегающих территорий. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2009. 162 с.
13. Рябогина Н.Е., Якимов А.С. Палинологические и палеопочвенные исследования на археологических памятниках: анализ возможностей и методика работ // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2010. № 2. С. 186–200.
14. Ямских Г.Ю., Макаруч Д.Е. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры – основа реконструкций палинологических данных (на примере территории Красноярской котловины и ее горного обрамления) // Эволюция жизни на Земле: Мат-лы V межд. симпозиума. Томск, 2018. С. 229–230.

15. *Ложкин А.В.* Современный пылевой дождь в арктических районах Берингии и реконструкция растительности ледниковых интервалов плейстоцена // Четвертичная палеогеография Берингии. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2002. С. 13–27.
16. *Рашке Е.А., Савельева Л.А.* Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и современная растительность дельты реки Лена, Российская Арктика // Сибирский экологич. журн. 2017. Т. 24. № 4. С. 456–472. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170407>
17. *Klemm J., Hertzschuh U., Pisaric M.F.J.* et al. A pollen-climate transfer function from the tundra and taiga vegetation in Arctic Siberia and its applicability to a Holocene record // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013. V. 386. P. 702–713. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.06.033>
18. *Klemm J., Hertzschuh U., Pestryakova L.A.* Vegetation, climate and lake changes over the last 7000 years at the boreal treeline in north-central Siberia // *Quaternary Science Reviews*. 2016. V. 147. P. 422–434. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.08.015>
19. *Эктова С.Н., Лантева Е.Г., Трофимова С.С.* Отражение флористического состава тундровой растительности долины р. Юрибей (Средний Ямал) в рецентных комплексах растительных остатков // Проблемы региональной экологии. 2013. № 4. С. 39–44.
20. *Лопатина Д.А., Занина О.Г.* Субрецентные спорово-пыльцевые спектры низовьев р. Колыма и их значение для реконструкции четвертичной палеогеографии региона // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2016. Т. 24. № 2. С. 203–211. <https://doi.org/10.7868/S0869592X16020034>
21. Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северной Евразии. Поздний плейстоцен–голоцен. Атлас-монография / Ред. Величко А. А. М.: ГЕОС, 2009. 120 с.
22. *Непомилуева Н.И., Дурягина Д.А.* К истории лиственничников среднего Тимана в голоцене (Коми АССР) // Ботанич. журн. 1990. №3. Т. 75. С. 326–335.
23. URL: <https://climexp.knmi.nl/start.cgi> (дата обращения 20.08.2020).
24. *Коротков И.А.* Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Ред. Алексева В.А., Бердси Р.А. Красноярск: Изд-во ИЛ СО РАН, 1994. С. 29–47.
25. *Кривобоков Л.В., Зверев А.А.* Классификация растительности и особенности ценофлоры лиственничных лесов криолитозоны Средней Сибири (бассейн р. Нижняя Тунгуска) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2015. № 14. С. 99–104.
26. *Харук В.И., Двинская М.Л., Рэнсон К.Дж.* Пространственно-временная динамика пожаров в лиственничных лесах северной тайги Средней Сибири // Экология. 2005. № 5. С. 334–343.
27. *Knorre A.A., Kirdeyanov A.V., Prokushkin A.S.* et al. Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia // *Science of the Total Environment*. 2019. V. 652. P. 314–319. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.124>
28. Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. 320 с.
29. *Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E.* Pollen Analysis. Oxford, Boston: Blackwell Scientific Publications, 1991. 216 p.
30. *Grimm E.C.* TILIA and TILIA GRAPH.PC spreadsheet and graphics software for pollen data // INQUA. Working Group on Data-Handling Methods. Newsletter. 1990. № 4. P. 5–7.
31. *Карпенко Л.В.* Растительный покров и оценка видового разнообразия заболоченных лиственничников и болот Центральной Эвенкии // Хвойные бореальной зоны. 2013. № 5–6. С. 22–28.
32. *Lisitsyna O.V., Giesecke T., Hicks S.* Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2011. V. 166. P. 311–324. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.06.004>
33. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1977. 164 с.
34. *Dimbelby G.W.* Soil pollen analysis // *Soil Science*. 1961. V.12. № 1. P. 3–11.
35. *Малясова Е.С.* Методическая основа формирования спорово-пыльцевых спектров в донных осадках северных морей // Четвертичная палеоэкология и палеогеография северных морей / Ред. Матишов Г.Г., Тарасова Г.А. М.: Наука, 1988. С.162–169.
36. *Руденко О.В.* Изменения природной среды Восточно-Баренцевоморского региона в голоцене по материалам изучения субфоссильных и ископаемых пылевых спектров Новоземельского шельфа // Проблемы Арктики и Антарктики. 2011. № 3 (89). С. 33–42.
37. *Andreev A.A., Tarasov P.E., Klimanov V.A.* et al. Vegetation and climate changes around the Lama Lake, Taymyr Peninsula, Russia during the Late Pleistocene and Holocene // *Quaternary International*. 2004. № 122. P. 69–84. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2004.01.032>
38. *Andreev A.A., Tarasov P.E., Siebert C.* et al. Late Pleistocene and Holocene vegetation and climate on the northern Taymyr Peninsula, Arctic Russia // *Boreas*. 2003. № 32. P. 484–505. <https://doi.org/10.1006/qres.2001.230>
39. Флора Сибири: В 14 т. Т. 5: Salicaceae – Amaranthaceae / Ред. Красноборова И.М., Малышева Л.И. Новосибирск: Наука, 1992. 312 с.
40. Флора Красноярского края. Вып. 1 / Ред. Положого А. В. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1983. 83 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *ANEMONASTRUM BIARMIENSE* (JUZ.) HOLUB НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2021 г. П. С. Широких^а, *, О. В. Юсупова^б, ^с, Л. М. Абрамова^д, Л. Г. Наумова^е

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

^бЮжно-Уральский государственный природный заповедник, Россия 453560 Реветь, ул. Заповедная, 1

^сНациональный парк “Зюраткуль”, Россия 456910 Сатка, ул. Комсомольская, 13

^дЮжно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Россия 450080 Уфа, ул. Менделеева, 195/3

^еБашкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,
Россия 450000 Уфа, ул. Октябрьской революции, 3а

*e-mail: shirpa@mail.ru

Поступила в редакцию 01.02.2021 г.

После доработки 14.05.2021 г.

Принята к публикации 17.05.2021 г.

С использованием эколого-флористического подхода и экологических шкал Д.Н. Цыганова проведен анализ влияния абиотических факторов среды на распространение эндемика Южного Урала – *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub. Установлено, что по группе почвенных факторов *A. biarmense* имеет широкую амплитуду и центрированное положение синэкологического оптимума вида. Поэтому изменение эдафических условий существенно не влияет на его продуктивность и виталитет. По группе климатических факторов *A. biarmense* характеризуется узким диапазоном реализованной экологической ниши. Синэкологический оптимум смещен к границам реализованной ниши и соответствует горно-тундровым сообществам, где экологические условия местообитаний меняются на относительно коротких расстояниях. Поэтому реакция *A. biarmense* на потепление климата будет связана в первую очередь со снижением плотности ценпопуляций, а впоследствии – с сокращением его местообитаний. Таким образом, сочетание узкой амплитуды толерантности и расположение синэкологического оптимума на границах реализованной ниши делает *A. biarmense* хорошим индикатором глобального изменения климата.

Ключевые слова: климатические изменения, сохранение биоразнообразия, динамика растительности, эндемик, *Anemonastrum biarmense*, экологические шкалы

DOI: 10.31857/S0367059721060135

Сохранение биоразнообразия растений является одним из приоритетных направлений современной ботаники. Особое внимание уделяется редким и эндемичным видам, как наиболее уязвимым компонентам растительного покрова в результате антропогенного воздействия. К таковым относится *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub – эндемичный вид Урала из семейства Ranunculaceae Juss. По происхождению он принадлежит к Уральской викарной расе полиморфных видовых комплексов, широко распространенных в высокогорьях различных горных систем Северной Евразии и Голарктики в целом, возникших в результате дифференциации и раздробления ареала общего предкового вида [1, 2].

На Южном Урале *A. biarmense* встречается по горным хребтам с отметками от 1000 до 1640 м над ур. м., а также места его произрастания отмечают-

ся в горно-лесном поясе, ниже 1000 м над ур. м. Вид включен в список таксонов Российской Федерации, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и мониторинге [3]. С третьей категорией редкости вид включен в Красные книги Свердловской области [4], Республики Коми [5], Ханты-Мансийского [6] и Ямало-Ненецкого [7] автономных округов.

Важное значение для видов, требующих особого внимания, имеет оценка влияния комплекса экологических факторов на изучаемые популяции. К наиболее значимым экологическим факторам, определяющим жизнедеятельность растений, относят климатические (солнечная радиация, температура, осадки и т.д.) и факторы местообитания (физический и химический состав почвы, ее увлажненность). Расчет их воздействия на конкретные популяции растений позволяет провести

количественную оценку экологической толерантности видов, анализ их экологических предпочтений, рассмотреть экологические механизмы устойчивости [8–13] в тех случаях, когда прямое измерение параметров чрезвычайно сложно или невозможно.

Цель данной работы – анализ абиотических факторов среды, влияющих на распространение эндемичного вида *Anemonastrum biarmiese*, и оценка его устойчивости в связи с глобальным потеплением климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район, где проводили исследования, относится к центрально-возвышенной части Южного Урала, расположенной на территории Белорецкого района Республики Башкортостан (РБ) и Катав-Ивановского района Челябинской области. Центрально-возвышенная часть является наиболее высоким и орографически сложным районом Южного Урала, в котором отчетливо выражена высотная поясность в распределении климатических условий и зависящих от них почв, растительности, а также ландшафтов в целом. Достаточно отчетливо выражены 3 пояса растительности – горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый [14].

По термическим условиям климат района характеризуется как умеренно холодный: среднегодовая температура воздуха составляет от +0.6 до +1.5°C, среднеиюльская +16...+17°C, среднеянварская –15...–16°C. Минимальная температура опускается до –41°C (абсолютный минимум в 1940 г. достиг –49°C). За год выпадает 600–800 мм осадков. Годовое испарение составляет от 480 до 500 мм [15].

С увеличением высоты изменяются все климатические характеристики: повышается радиационный баланс, понижается летняя температура, укорачиваются вегетационный и безморозный периоды, увеличиваются суммы осадков. В районе массива горы Большой Ямантау среднеиюльская температура понижается с 16 (на высоте 500 м) до 9°C (на высоте 1600 м над ур. м.), сумма активных температур – с 1600 до 800–400°C, безморозный период уменьшается с 90 до 60 дней, годовая сумма осадков увеличивается с 700 до 1100 мм [16].

Анализ фитоценотической приуроченности *Anemonastrum biarmiese* проводился в рамках разработанной классификации Южно-Уральского региона – ЮУР [17] с учетом последней сводки высших синтаксономических единиц [18]. В обработку были включены синтаксоны с участием изучаемого вида из опубликованных источников [19–21], базы данных УИБ УФИЦ РАН [22] и 67 описаний, выполненных О.В. Юсуповой в

пределах Южно-Уральского заповедника, национальных парков “Зюраткуль” и “Таганай”, природного парка “Иремель” и на прилегающих к ним территориях. Общий массив данных составил 430 геоботанических описаний. Описания площадок выполняли по методике Браун-Бланке [23]. Для обработки материалов использовали базу данных TURBOVEG [24] и программу JUICE [25].

Для оценки экологических параметров местообитаний были применены диапазонные экологические шкалы Д.Н. Цыганова [8], адаптированные для территории ЮУР [26]. Подсчет значений экологических переменных проводили в интегрированной геоботанической системе IBIS [27] с использованием метода взвешенного усреднения [28]. Для количественной оценки каждого фактора использовали понятие “экологическая валентность”, а для комплекса факторов – “толерантность” видов [29].

Приспособленность популяции конкретного вида к изменению экологических факторов оценивали показателями потенциальной (PEV) и реализованной (REV) экологической валентности видов, эффективность освоения экологического пространства ценопопуляций *Anemonastrum biarmiese* – при помощи коэффициента экологической эффективности (Кес. eff., %), меру стеноэврибионтности – при помощи индекса толерантности (It). Подробная методика вычисления этих показателей была описана ранее [11, 29, 30].

Ординация сообществ в экологическом пространстве выполнена в программе CANOCO [31].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ абиотических факторов затруднен из-за их неразрывной связи, поэтому в каждом конкретном случае сложно определить относительную роль отдельного экологического фактора, не вырывая его из общей совокупности условий местообитания. С учетом этого анализ и интерпретацию результатов логичнее проводить по двум группам: климатическим и почвенным, с акцентом на отдельные наиболее важные факторы.

На основе рассчитанных данных (табл. 1) были построены лепестковые диаграммы (рис. 1), отражающие положение *A. biarmiese* в экологическом пространстве и являющиеся частью общего геометрического образа аутэкологического и синэкологического ареалов. Эти понятия аналогичны представлениям о фундаментальной и реализованной экологической нише Хатчинсона [32–34].

По группе эдафических факторов ветренник пермский имеет довольно широкую амплитуду изменений реализованной ниши (см. рис. 1а), произрастает в различных почвенных условиях (от каменистых и бедных азотом почв до хорошо развитых, богатых элементами минерального пи-

Таблица 1. Экологическая валентность и коэффициенты экологической эффективности *Anemonastrum biarmiense* по шкалам Д.Н. Цыганова [8]

Класс растительности		Экологический факторы									Lc
		климатические				почвенные					
		Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	Fh	
<i>Juncetea trifidi</i>	PEV	0.41	0.60	0.20	0.27	0.30	0.47	0.68	0.38	0.48	0.56
	REV	0.16	0.07	0.06	0.12	0.11	0.10	0.21	0.10	0.14	0.15
	Кес. eff.	0.39	0.12	0.31	0.46	0.37	0.21	0.33	0.26	0.32	0.26
<i>Loiseleurio-Vaccinietea</i>	REV	0.10	0.07	0.05	0.07	0.05	0.08	0.13	0.09	0.10	0.09
	Кес. eff.	0.25	0.12	0.24	0.28	0.17	0.16	0.21	0.23	0.22	0.17
	REV	0.09	0.04	0.04	0.07	0.05	0.07	0.12	0.12	0.09	0.09
<i>Mulgedio-Aconitetea</i>	REV	0.09	0.04	0.04	0.07	0.05	0.07	0.12	0.12	0.09	0.09
	Кес. eff.	0.23	0.07	0.20	0.26	0.17	0.15	0.19	0.31	0.19	0.16
	REV	0.07	0.06	0.06	0.06	0.11	0.08	0.16	0.07	0.11	0.14
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	REV	0.07	0.06	0.06	0.06	0.11	0.08	0.16	0.07	0.11	0.14
	Кес. eff.	0.17	0.09	0.30	0.22	0.36	0.17	0.25	0.17	0.24	0.26
	REV	0.07	0.02	0.04	0.07	0.05	0.05	0.12	0.06	0.08	0.09
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	REV	0.07	0.02	0.04	0.07	0.05	0.05	0.12	0.06	0.08	0.09
	Кес. eff.	0.16	0.03	0.19	0.25	0.18	0.11	0.19	0.15	0.18	0.17
	REV	0.05	0.03	0.03	0.05	0.06	0.05	0.11	0.05	0.07	0.08
<i>Brachypodio-Betuletea</i>	REV	0.05	0.03	0.03	0.05	0.06	0.05	0.11	0.05	0.07	0.08
	Кес. eff.	0.11	0.04	0.17	0.21	0.19	0.11	0.17	0.14	0.17	0.15
	REV	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03
<i>Asaro-Abietetea</i>	REV	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03
	Кес. eff.	0.05	0.02	0.07	0.08	0.03	0.03	0.06	0.09	0.07	0.05
	Обобщенные данные по всем классам растительности										
REV		0.19	0.14	0.12	0.14	0.24	0.16	0.37	0.16	0.22	0.21
Кес. eff.		0.45	0.24	0.60	0.53	0.79	0.43	0.82	0.42	0.30	0.37
It		It _{клим} = 0.37				It _{почв} = 0.46					
Экологическая позиция вида											
Потенциальная		2–8	7–15	7–9	4–7	9–15	1–7	6–10	3–7	3–7	1–5
Реальная		3.8–7.8	8.0–9.7	7.7–9.1	5.0–7.0	10.4–14.7	4.0–6.8	4.6–7.8	3.9–5.9	4.0–6.1	3.4–4.8
Оптимум вида		5.1	8.9	8.6	5.1	12.6	5.1	5.9	4.9	4.9	4.1

Примечание. REV – реальная экологическая валентность, PEV – потенциальная экологическая валентность, It – индекс толерантности, Кес. eff. – коэффициент экологической эффективности. Фракции валентности и группы толерантности видов: стеновалентная и стенобионтная – показатель валентности, или индекс толерантности <0.33; гемистеновалентная и темистенобионтная – от 0.34 до 0.45; мезовалентная и мезобионтная – от 0.46 до 0.56; гемизэвривалентная и гемизэврибионтная – от 0.57 до 0.66; эвривалентная и эврибионтная – от 0.67 и выше [29]. Обозначения экологических факторов соответствуют рис. 1.

тания лесных и луговых почв). Наибольшая эффективность освоения экологического пространства выявлена по факторам увлажнения и степени кислотности почв (см. табл. 1), диапазон которых варьирует от кислых слабосолончковых до почти нейтральных сырлесолончковых почв.

По группе климатических факторов вид имеет более узкий экологический диапазон (см. рис. 1б). Верхний предел реализованной экологической ниши, за исключением фактора континентальности (Kn), практически полностью совпадает с границами максимальной потенциальной экологической ниши, а нижний предел приближается к ее минимальным пороговым значениям, что свидетельствует о более высокой эффективности освоения экологического простран-

ства по сравнению с группой эдафических факторов. По степени толерантности к климатическим факторам ветренник пермский больше тяготеет к стенобионтам (см. табл. 1).

При оценке устойчивости вида к абиотическим факторам среды важно также учитывать не только пределы толерантности, но и положение оптимума вида (аутоэкологического и синэкологического) [35]. По группе почвенных факторов синэкологический оптимум *A. biarmiense* занимает центрированное положение в реализованной экологической нише (см. рис. 1а). Учитывая довольно широкую амплитуду толерантности, смещение синэкологического оптимума при изменении эдафических условий существенно не повлияет на продуктивность и виталитет вида. В группе

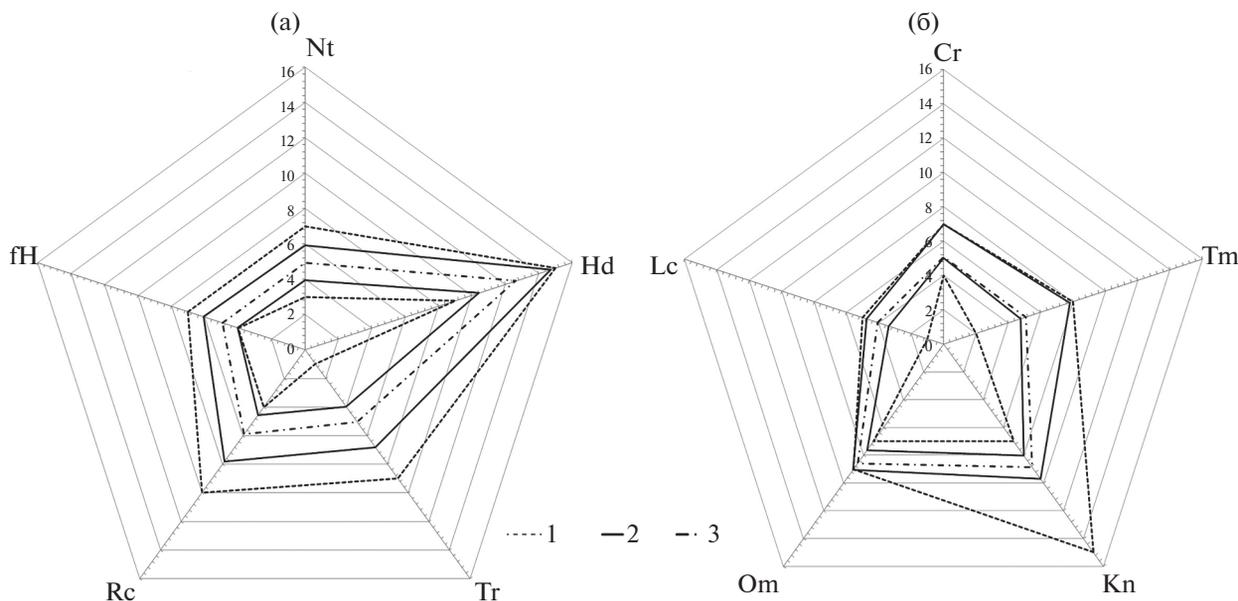


Рис. 1. Графическая модель фрагмента экологической ниши *Anemonastrum biarmiense* на Южном Урале по группе почвенных факторов (а) и по группе климатических факторов, включая освещенность (б): 1 – диапазон (min–max) потенциальной экологической ниши, 2 – диапазон (min–max) реализованной экологической ниши, 3 – оптимум вида. Экологические факторы: Тm – термоклиматический, Кп – континентальность климата, Om – аридность-гумидность, Cr – суровость зимнего периода, Hd – увлажнение, Tr – солевой режим почв, Rc – кислотность почв, fH – переменность увлажнения, Nt – богатство почв азотом, Lc – освещенность (далее в табл. 1, 3 и на рис. 2 для экологических факторов используются те же обозначения). Цифрами на оси отображены значения экологических факторов.

климатических факторов синэкологический оптимум вида смещен к нижней границе реализованной ниши, которая отражает наиболее холодный и суровый климат, в особенности по термоклиматическому (Тm) и криоклиматическому (Cr) факторам. Именно в этих сообществах *A. biarmiense* имеет максимально высокие обилие (см. табл. 2) и продуктивность [38, 39].

Подобное смещение оптимумов, как и амплитуды, часто встречается у разных видов растений. Сильные конкуренты и виды, значительно изменяющие среду, могут вытеснить более слабые из благоприятных для них условий местообитания, что приводит к сужению реализованной экологической ниши и смещению оптимумов. Классическим примером является межвидовое взаимодействие сосны (*Pinus sylvestris*), которая в культуре лучше растет на средних по увлажнению почвах, в то время как в природе распространена преимущественно на сухих (пески, скалы) либо переувлажненных (болота) почвах. Поэтому сосна имеет два синэкологических оптимума, что обычно объясняется конкурентным вытеснением ее елью со средних по увлажнению участков [35]. Большая часть видов рода *Ranunculus* по ряду экологических факторов также имеют значительную степень асимметрии оптимума по отношению к реализованной экологической нише [36, 37].

Взаимодействие *A. biarmiense* с другими видами в данной статье мы не рассматриваем, но совершенно очевиден факт взаимного влияния климатических и биотических факторов на его распространение. Данное явление подтверждает ординация сообществ с участием *A. biarmiense* (рис. 2, табл. 2), отражающая динамику биологической продуктивности (обилия, частоты встречаемости) и смены фитоценозов в зависимости от изменений абиотических факторов среды на градиенте высотной поясности. Ведущими факторами в распространении вида являются климатические показатели, коэффициенты корреляции которых превышают 90% (табл. 3). В более “холодных” климатических условиях распространены сообщества классов *Loiseleurio-Vaccinietea* и *Juncetea trifidi*, объединяющие растительность горных тундр и травяно-моховых низкотравных тундровых лугов на кислых почвах субальпийского пояса и бореально-неморальных высокогорий. Сообщества встречаются на хребтах Зигальга, Машак, Нары, Нургуш, Кумардак и на массиве Ямантау, в местообитаниях с суровым морозным климатом, неразвитой кислой почвой и резко переменным режимом увлажнения. В этих сообществах *A. biarmiense* встречается с высоким постоянством и достигает максимальной плотности в тундровых сообществах союза *Lagotido uralensis-Caricion ensifoliae* (проективное покрытие вида 5–15%).

Таблица 2. Встречаемость *Anemonastrum biarmiense* в сообществах Южного Урала

№ п.п.	Класс	Союз	Число ассоциаций/ сообществ	Обилие вида, %	Частота встречаемости, %	Число описаний
Горно-тундровый пояс						
1	<i>Juncetea trifidi</i>	<i>Lagotido uralensis-Caricion ensifoliae</i>	4/6	5–15	91	95
2	<i>Loiseleurio procumbentis-Vaccinietae</i>	<i>Loiseleurio procumbentis-Vaccinion</i>	2/3	<1	63	35
3		<i>Juniperion nanae</i>	1	<1	30	15
Горно-тундровый и подгольцовый пояса						
4	<i>Mulgedio-Aconitetea</i>	<i>Calamagrostion villosae</i>	2/2	1–5	84	37
5		<i>Calamagrostion arundinaceae</i>	2/–	<1	43	30
Горно-лесной пояс (высокогорье)						
6	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	<i>Polygonion krascheninnikovii</i>	1/5	1–5	92	50
7	<i>Vaccinio-Piceetea</i>	<i>Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris</i>	1/–	<1	100	33
8		<i>Piceion excelsae</i>	2/–	<1	95	42
Горно-лесной пояс (среднегорье и низкогорье)						
9	<i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i>	<i>Veronico teucrii-Pinion sylvestris</i>	2/–	<1	20	35
10		<i>Trollio europaea-Pinion sylvestris</i>	2/–	<1	22	28
11	<i>Asaro europaei-Abietetea sibiricae</i>	<i>Aconito septentrionalis-Piceion obovatae</i>	1/–	<1	20	30

Таблица 3. Корреляция осей DCA ординации со значениями факторов

Оси	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	fH	Lc
Ось 1	0.98	0.91	-0.94	0.96	-0.38	0.82	0.87	0.88	0.49	0.67
Ось 2	-0.15	-0.17	0.48	-0.32	0.79	-0.36	-0.44	0.14	-0.68	0.65

Примечание. Полу жирным выделены величины с уровнем значимости $p < 0.05$.

С понижением вертикальной поясности повышается общий температурный режим, горные тундры сменяются “тундроподобными” сообществами, высокогорными лугами и редколесьями классов *Molinio-Arrhenatheretea* и *Mulgedio-Aconitetea*. В данных сообществах *A. biarmiense* встречается с высокой частотой, но очень низким обилием. В горно-лесном поясе эти сообщества замещаются бореальными лесами класса *Vaccinio-Piceetea*. С понижением высоты над уровнем моря на западном макросклоне Южного Урала они замещаются гемибореальными травяными лесами класса *Brachypodio-Betuletea*, а на восточном – темнохвойными субнеморальными лесами класса *Asaro-Abietetea*. В этих сообществах *A. biarmiense* встречается единично.

На градиенте снижения высотной поясности и повышения температурного режима эффективность освоения экологического пространства также уменьшается (см. табл. 1). Наиболее эффективно экологическое пространство осваива-

ется видом в горно-тундровых сообществах, высокогорных лугах и редколесьях классов *Juncetea trifidi*, *Loiseleurio-Vaccinietae*, *Mulgedio-Aconitetea*. В этих сообществах по ряду климатических (Tm, Om, Cr) и почвенных (Hd, Rc, Fh) факторов получены наибольшие значения коэффициента, которые уменьшаются от горно-тундровых сообществ до лесных фитоценозов низкогорий Южного Урала.

Предполагается, что реакция видов на изменение климата будет активной в экотонах и пограничных экосистемах, где растительные формы жизни и почвенные условия быстро изменяются на относительно коротких расстояниях. Таковыми являются сообщества горно-тундрового пояса. Начало этих изменений уже фиксируется в региональном [40] и глобальном [41–45] масштабах. В частности, реакция *A. biarmiense* на потепление климата будет связана со снижением численности и плотности популяций, а затем и с сокращением местообитаний. Следовательно, оценивая

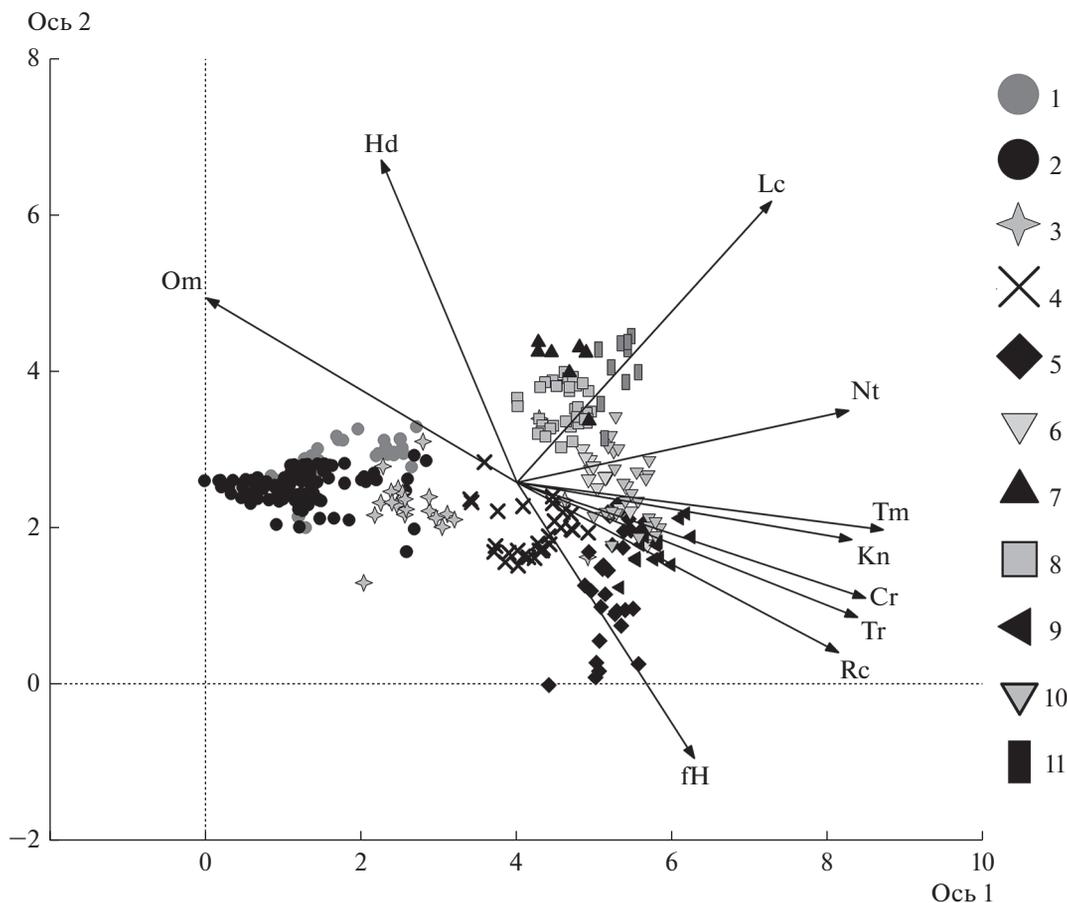


Рис. 2. Ординация сообществ с участием *Anemonastrum biarmense* до уровня союза/подсоюза. Класс *Loiseleurio-Vaccinietea*: 1 – союз *Loiseleurio-Vaccinion*; класс *Juncetea trifidi*: 2 – союз *Lagotido uralensis-Caricion ensifoliae*; класс *Mulgedio-Aconitetea*: 3 – союз *Calamagrostion villosae*, 4 – союз *Calamagrostion arundinaceae*; класс *Molinio-Arrhenatheretea*: 5 – союз *Polygonion krascheninnikovii*; класс *Vaccinio-Piceetea*: 6 – союз *Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris*, 7, 8 – союз *Piceion excelsae* (7 – подсоюз *Eu-Piceenion abietis*, 8 – подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*); класс *Brachypodio-Betuletea*: 9 – союз *Veronico teucrii-Pinion sylvestris*, 10 – союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; класс *Asaro-Abietetea*: 11 – союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*.

состояние таких видов с узким экологическим диапазоном, как *A. biarmense*, можно достаточно эффективно отслеживать климатогенные изменения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно полученным данным, распределение *Anemonastrum biarmense* в экологическом пространстве связано с комплексным воздействием климатических и почвенных факторов, обусловленного изменением положения сообществ с его участием в высотно-поясном ряду. В фитоценотическом отношении распространение вида охватывает довольно широкий диапазон – от криофильных горно-тундровых сообществ до темнохвойных субнеморальных и ксерофитных травяных светлохвойных гемибореальных лесов. Лимитирующими является группа климатических факторов. Синэкологический оптимум вида

расположен в пограничных экосистемах – горно-тундровых сообществах, большая часть которых находится на территории ООПТ различного уровня, что вызывает оптимизм в отношении сохранности этого вида.

Тем не менее прогнозируемые в будущем климатические изменения в сторону потепления и уменьшения количества годовых осадков могут привести к опасным для существования вида и его местообитаний последствиям. В первую очередь будет происходить зарастание лесом горно-тундровых сообществ (основных местообитаний вида) с последующим замещением на бореальные темнохвойные леса, которые в долгосрочной перспективе сменяются травяными гемибореальными и субнеморальными хвойными лесами. Данная сукцессия приведет к исчезновению местообитаний эндемичного вида *A. biarmense*, а в глобальном масштабе – к снижению разнообразия на видовом и ценотическом уровнях.

В совокупности все климатические факторы находятся в тесной многосторонней взаимосвязи, отражающие состояния сложной термодинамической системы – атмосферы. Изменение одного показателя приведет к сдвигу других, что повлечет за собой снижение численности ветренника пермского и уменьшению местообитаний, возможных для его обитания. Узкий диапазон реализованной экологической ниши *A. biarmense* и наличие нескольких лимитирующих факторов делает его хорошим индикатором глобального изменения климата.

Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН по теме АААА-А18-118011990151-7 и УИБ УФИЦ РАН № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Мамаев С.А., Князев М.С.* Ветреницы в природе и культуре. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1995. 18 с.
2. *Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Гошицкий, 2013. 612 с.
3. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Гл. редколл.: Трутнев Ю.П. и др.; Сост. Камелин Р.В. и др. М.: Тов-во научных изд. КМК, 2008. 855 с.
4. Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2018. 450 с.
5. Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2019. 768 с.
6. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2013. 460 с.
7. Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2010. 308 с.
8. *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
9. *Булохов А.Д.* Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: Изд-во БГУ, 2004. 245 с.
10. *Shirokikh P.S., Martynenko V.B.* Comparison of different ecological scales with respect to efficiency in assessing ecological conditions in forests of the Southern Ural Region // *Russ. J. of Ecology*. 2009. V. 40. № 7. P. 457–465.
11. *Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В.* и др. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. 368 с.
12. *Зубкова Е.В.* О некоторых особенностях диапазоновых экологических шкал растений Д.Н. Цыганова // *Изв. Самарского научного центра РАН*. 2011. Т. 13. № 5. С. 48–53.
13. *Золотова Е.С., Иванова Н.С.* Использование шкал Д.Н. Цыганова для анализа экологического разнообразия типов леса Среднего Урала // *Фундаментальные исследования*. 2015. № 2. С. 5114–5119.
14. *Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.
15. Физико-географическое районирование Башкирской АССР / Под ред. Кадильникова И.П. и др. Уфа: Башкирский гос. ун-т, 1964. 210 с.
16. Справочник по климату СССР. Вып. 9. Ч. II–IV. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 362 с.
17. *Ямалов С.М.* Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, 2012. 100 с.
18. *Mucina L., Bültmann H., Dierßen K.* et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // *Appl. Veg. Sci*. 2016. V.19. P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
19. *Ишбирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И.* Растительность горного массива Ирмель: синтаксономия и вопросы охраны. Уфа, 1996. 109 с.
20. Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / Под ред. Миркина Б.М. Уфа: Гилем, 2008. 528 с.
21. *Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б.* Определитель типов леса европейской части России. 2012. [Электронный ресурс] URL: <http://mfd.cepl.rssi.ru/forest/index.htm>
22. *Martynenko V., Shirokikh P., Solomeshch A., Muldashev A.* Vegetation database forest of Southern Ural // *Biodiversity & Ecology*. 2012. V. 4. P. 289.
23. *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New York. 1964. 865 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
24. *Hennekens S.M.* TURBO(VEG). Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. Lancaster: Wageningen et University of Lancaster, 1995. 70 p.
25. *Tichý L., Holt J., Nejezchlebová M.* JUICE. Program for management, analysis and classification of ecological data. 2nd edition. Brno: Masaryk University, 2011. 61 p.
26. *Широких П.С., Зверев А.А.* Некоторые результаты коррекции экологических шкал в системе Д.Н. Цыганова для Южно-Уральского региона // *Актуальные проблемы геоботаники*. Уфа: Издательский центр “МедиаПринт”, 2012. С. 551–556.
27. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособ. Томск: Изд-во “ТМЛ-Пресс”, 2007. 304 с.
28. *Зверев А.А.* Методические аспекты применения фитоиндикационного анализа в изучении биоразнообразия // *Сибирский экологич. журн.* 2020. Т. 27. № 4. С. 401–415.
29. *Дорогова Ю.А., Жукова Л.А.* Экологическая характеристика ценопопуляций липы сердцевидной в подзоне хвойно-широколиственных лесов // *Вестн. Казанского гос. аграрного ун-та*. Казань, 2009. № 2(12). С. 155–160.
30. *Жукова Л.А., Турмухаметова Н.В., Акшенцев Е.В.* Экологическая характеристика некоторых видов растений // *Онтогенетический атлас растений*. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. С. 318–331.

31. *Ter Braak C.J.F., Šmilauer P.* CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA, 2002. P. 500.
32. *Hutchinson G.E.* A treatise on limnology. Vol. I. Geography, Physics and Chemistry. New York: John Willey and Sons, 1957. 1015 p.
33. *Whittaker R.H.* Communities and ecosystems. New York: Macmillan, 1975. 385 p.
34. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
35. *Онищенко В.Г.* Функциональная фитоценология: Синэкология растений. Учеб. пособ. 2014. 576 с.
36. *Щеголева Н.В., Зверев А.А.* Особенности экологического ареала лютиков (*Ranunculus*) Сибири // Итоги и перспективы геоботанических исследований в Сибири: Мат-лы Всеросс. науч.-практ. конф. Новосибирск, 2019. С. 124–125.
37. *Щеголева Н.В., Зверев А.А.* Особенности экологического ареала лютиков (*Ranunculus*) Сибири // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Мат-лы V Междунар. конф. Кемерово, 2018. С. 132–135.
38. *Юсупова О.В., Абрамова Л.М., Юсупов И.Р.* Особенности организации популяций высокогорного эндемичного вида *Anemonastmm biarmiense* (Juz.) Holub s.l. на Южном Урале // Вестн. Удмуртского ун-та. Биология. Науки о земле. 2017. Т. 27. Вып. 2. С. 171–179.
39. *Юсупова О.В., Абрамова Л.М., Юсупов И.Р.* Динамика популяций *Anemonastmm biarmiense* (Ranunculaceae) в Южно-Уральском заповеднике (Республика Башкортостан) // Ботанич. журн. 2020. Т. 105. № 9. С. 29–45.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620090100>
40. *Ленская О.Ю., Ботова М.Г.* Особенности текущих климатических изменений в регионе Южного Урала // Вестн. Челябинского гос. ун-та. 2011. № 5(220). С. 44–49.
41. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации: техн. резюме [Электронный ресурс] / Под ред. Мелешко В.П., Семенова С.М. М.: Росгидромет, 2008. 89 с. URL: www.meteoinfo.ru/media/climate/tehnicheskoe_rezume_rus.pdf
42. *Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Использование повторных ландшафтных снимков для оценки динамики лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Леса России и хозяйство в них. 2015. № 3(54). С. 20–28.
43. *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, 2016. 136 с.
44. *Моисеев П.А., Бубнов М.Ю., Дэви Н.М., Нагимов З.Я.* Изменение структуры и фитомассы древостоев на верхнем пределе их произрастания на Южном Урале // Экология. 2016. № 3. С. 219–227.
<https://doi.org/10.1134/S1067413616030085>
45. *Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В., Циммерманн Н.Е.* Вертикальный и горизонтальный сдвиги верхней границы редколесий и сомкнутых лесов в XX столетии на Полярном Урале // Экология. 2007. № 4. С. 243–248.
<https://doi.org/10.1134/S1067413607040017>

ВЫЖИВАНИЕ РАННИХ ЛИЧИНОК НАЛИМА (*Lota lota* L., 1758) В ПОЙМЕ ОБИ

© 2021 г. А. Р. Копориков^а, *, В. Д. Богданов^а, **

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

*e-mail: Koporikov@mail.ru

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

Поступила в редакцию 18.04.2021 г.

После доработки 30.04.2021 г.

Принята к публикации 05.05.2021 г.

Проанализированы многолетние данные (2000–2017 гг.) учета численности личинок налима (*Lota lota* L., 1758) во время ската с мест инкубации икры на нерестовых притоках р. Оби (реки Войкар и Сось) и на нагуле в пойменной системе. Средние абсолютные численности нагульных личинок налима в р. Войкар – 12.4 млн экз, в р. Сось – 7.3 млн экз, средняя доля выживания перешедших на экзогенное питание личинок от числа вылупившихся составила 0.78 и 0.59% соответственно. Общая численность нагульных личинок определяется количеством молоди, скатившейся с нерестового притока: для р. Войкар – $r_{Sp} = 0.741$, $p = 0.006$, для р. Сось – $r_{Sp} = 1.000$, $p < 0.001$. Выявлена корреляционная зависимость выживания личинок налима в пойме от факторов среды, воздействующих на молодь до полного перехода на экзогенное питание. Например, корреляция выживания с длительностью затопления на уровне 7 м для р. Войкар – $r_{Sp} = 0.732$, $p = 0.007$; со среднесуточной температурой воды за 14 сут – $r_{Sp} = 0.921$, $p < 0.001$; с числом суток прогрева воды выше 8°C – $r_{Sp} = 0.780$, $p = 0.003$; для р. Сось корреляция выживания со среднесуточной температурой воды за 14 сут – $r_{Sp} = 0.900$, $p = 0.037$. Уравнение линейной регрессии, связывающей выживание личинок со среднесуточной температурой воды за 14 сут, имеет следующий вид: $y = 0.15x - 0.35$, $R^2 = 0.95$. Выдвинуто предположение, что главный фактор, влияющий на выживание нагульных личинок, – доступность стартового корма (фитопланктона), развитие которого определяется уровнем освещенности и температурой воды.

Ключевые слова: нерестовые притоки, нижняя Обь, скат, покатная миграция, личиночный перенос, экологическая плотность, смертность, динамика численности

DOI: 10.31857/S0367059721060068

Живые организмы на ранних этапах жизни наиболее подвержены воздействию негативных факторов внешней среды. Оценка и прогноз успешности выживания особей в этом возрасте важны для понимания процессов устойчивости изучаемых популяций. Налим (*Lota lota* L., 1758) – циркумарктический пресноводный вид рыб с высокой плодовитостью (до 5.5 млн икринок) и относительно высокой продолжительностью жизни (в Обском бассейне может доживать до возраста 22 лет) и нерестящийся 3 и более раз на протяжении жизни [1, 2]. Исходя из такой стратегии размножения, можно предположить, что у налима должно наблюдаться очень низкое выживание особей, особенно на ранних этапах личиночного развития.

Известно, что при инкубации в искусственных условиях выживаемость икры налима составляет около 80% [3, 4]. В естественных водоемах этот показатель значительно ниже. Так, на притоках

оз. Байкал доля покатной молоди от фонда отложенной икры составила около 0.15% [5]. В зависимости от условий выращивания выживание личинок налима в искусственных условиях во время перехода на экзогенное питание колеблется от 25 до 90% [6–9 и др.]. Литературные данные по выживанию личинок налима в естественных условиях от вылупления (первый этап личиночного развития) до полного перехода на экзогенное питание (третий этап) отсутствуют.

Цель настоящей работы – оценить уровень выживания личинок налима от вылупления до первичного распределения по местам нагула (до начала третьего личиночного этапа развития), определить влияние условий среды на выживаемость. Для решения поставленной задачи необходимо:

1) оценить численность покатных личинок на нерестовых притоках Войкар и Сось (бассейн нижней Оби);

2) определить экологическую плотность личинок налима в пойменной системе нерестового притока и в расположенной ниже по течению пойме р. Обь;

3) оценить площадь акватории, на которой покатные личинки налима из нерестового притока распределяются на нагул;

4) рассчитать абсолютную численность личинок, распределившихся на нагул в пойме;

5) определить выживание личинок налима на местах нагула, используя данные по численности покатной и нагульной молоди;

6) оценить влияние абиотических условий среды на выживаемость молоди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Периодизация ранних личинок налима

В зарубежных и отечественных исследованиях оценка (количество и продолжительность) личиночных этапов развития налима различается. По данным отечественных авторов [5] продолжительность первого этапа личиночного развития, характеризующегося эндогенным питанием, составляет 3–4 сут. В зарубежной литературе [10] продолжительность первого этапа (yolk sac stage) оценивается в 8 сут. Отечественное определение второго личиночного этапа развития (смешанное питание, продолжительность с 5-х по 20-е сутки после вылупления) и начало третьего этапа (полное экзогенное питание) соответствует второму этапу развития (с 9-х по 26-е сутки с момента вылупления), принятому в зарубежной периодизации (preflexion stage). Различие в периодизации личиночных этапов развития налима может заключаться не столько в разных методах оценки возраста, сколько в разных условиях наблюдения за личинками (естественные или искусственные условия среды; температура; условия освещенности, проточности; доступность корма и т.д.).

Мы изучали личинок налима, находящихся в интервале развития от 0 и до 25-х суток с момента вылупления. В уральских нерестовых притоках к местам нагула с нерестилищ скатываются личинки, находящиеся на первом этапе развития (покатники). При попадании в пойменные водоемы личинки переходят на экзогенное питание (нагульные личинки). Под первичным распределением личинок налима по местам нагула мы подразумеваем распределение в пойме на этапе перехода на экзогенное питание (второй этап личиночного развития). В более позднем возрасте (при переходе к мальковому периоду) молодь налима начинает вторичное распределение на местах нагула.

Район исследования

Материал собирали на уральских нерестовых притоках нижней Оби – в реках Войкар, Сось и в расположенной ниже по течению пойме р. Обь (рис. 1, 2). Общая продолжительность сбора материала (с 2000 г. по 2017 г.) составила 14 лет (табл. 1, 2).

Нами не были рассмотрены отдельные годы (для р. Войкар – 2002, 2004–2006, 2010, 2016 гг., для р. Сось – 2011, 2013–2015 гг.) либо из-за полного отсутствия наблюдений по скату молоди (р. Сось, 2013 и 2014 гг.) или ее нагулу в пойменной системе (р. Войкар, 2016 г.), либо из-за эпизодичности этих наблюдений (р. Войкар, 2002, 2004–2006, 2010 гг.; р. Сось, 2011 и 2015 гг.).

Река Войкар (протяженность от истоков ручья Лёк-Хойла 225 км, площадь бассейна 8.1 тыс. км²) в отличие от других уральских нерестовых притоков в предгорной части своего течения протекает через крупное мелководное оз. Варчато [11], в котором обитает оседлая группировка налима и нагуливается его ранняя молодь. Учетный створ на реке оборудован в 36 км от устья (14 км выше пос. Вершина Войкар). В устьевой части реки расположен пойменный водоем Войкарский сор с площадью водного зеркала в период паводка 85 км² и протяженностью периметра 55 км.

Река Сось (протяженность 185 км, площадь водосбора 5.9 тыс. км²) берет начало в ледниковом озере Полярного Урала на высоте 360 м над ур. м. Учетный створ оборудован в 38 км от устья (район ур. Тусигорт). В устье реки находится несколько пойменных водоемов, заполняемых во время паводка: Лор-Лох – площадь 1.8 км², протяженность периметра 7.2 км; Пом-Лор – площадь 11.4 км², протяженность периметра 16 км; Сус-Пугол – площадь 2.3 км², протяженность периметра 8.2 км; Урьях-Лор – площадь 2.1 км², протяженность периметра 7 км; Катравожский сор – площадь 3.1 км², протяженность периметра 8.6 км.

Протяженность пойменной системы р. Обь на участке от устья р. Войкар до устья протоки Топуголпосл по руслу реки составляет 171 км. Ширина пойменной системы на этом участке изменяется от 50 км в районе устья р. Войкар до 6.5 км в районе г. Салехард.

Учет численности покатных личинок с мест инкубации икры

Изучение покатной миграции [12–14] личинок налима и учет их численности проводили на одних и тех же створах на протяжении всех лет наблюдений. Створы учета оборудованы в районе или ниже по течению от нижней границы нерестовых участков. Материал собирали на льду

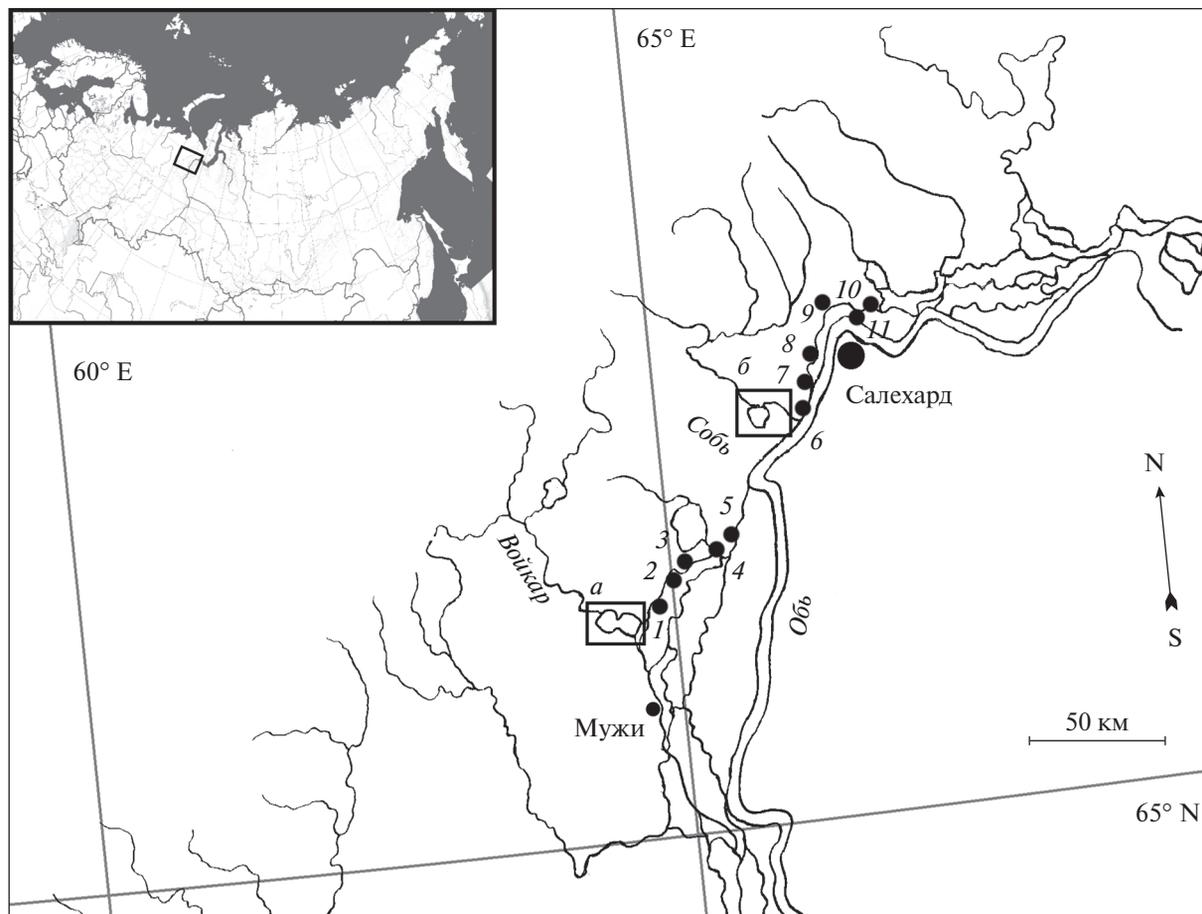


Рис. 1. Карта-схема района работ: 1–5 – места отбора проб по нагулу личинок налима в пойме Оби ниже по течению от р. Войкар; 6–11 – ниже по течению от р. Собь; а – пойма нерестового притока р. Войкар; б – пойма нерестового притока р. Собь.

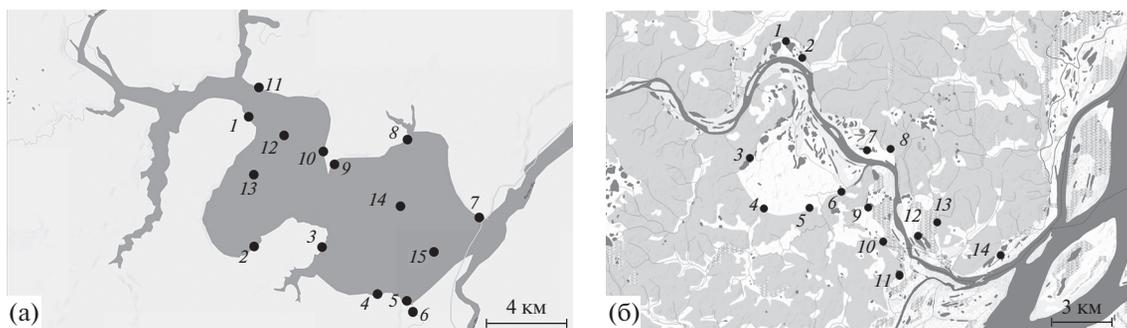


Рис. 2. Карта-схема поймы нерестовых притоков р. Войкар (а) и р. Собь (б). Река Войкар: 1–11 – стандартные места отбора проб в литорали по нагулу личинок налима, скатившихся с р. Войкар, 12–15 – стандартные места отбора проб в пелагиали. Река Собь: 1, 2 – места отбора проб в литорали пойменного водоема Лор-Лох, 3–6 – в литорали пойменного водоема Пом-Лор, 7, 8 – в литорали пойменного водоема Сус-Пугол, 9–11 – в литорали пойменного водоема Урьях-Лор, 12, 13 – в литорали пойменного водоема Катравожский сор, 14 – в устье р. Собь.

(до ледохода) и по открытой воде (после ледохода). Отбор проб дрефта по льду осуществляли с помощью ряда майн, прорубленных через равное расстояние перпендикулярно течению реки. Пробы дрефта по открытой воде отбирали в стан-

дартных точках наблюдения с поставленной на якорь лодки. Применяемые для сбора иктиопланктонные конусные сети были изготовлены из капронового мельничного газа № 21 и имели стандартную площадь входного отверстия 0.25 м².

Таблица 1. Численность учтенных личинок налима в р. Войкар во время покатной миграции, на местах нагула в пойме и доля выживших нагульных личинок от общего числа покатников

Год	Численность покатных личинок, млн экз.	Время с момента последнего пика численности покатных личинок налима на учетном створе притока и сбором нагульных личинок в пойме, сут	Средняя экологическая плотность личинок на местах нагула, экз/м ²		Рассчитанное число нагульных личинок, млн экз.			Доля выживших, %
			в пойме притока	в пойме Оби	в пойме притока	в пойме Оби	сумма	
2000	874	8	1.7	0.9	1.3	0.6	1.9	0.22
2001	2911	19	7.0	44.9	5.2	30.1	35.3	1.21
2003	530	15	3.7	1.0	2.8	0.6	3.4	0.65
2007	3483	15	6.6	28.0	4.9	18.8	23.7	0.68
2008	3506	9	9.4	28.5	7.0	19.1	26.1	0.74
2009	970	10	8.5	9.7	6.3	6.5	12.8	1.32
2011	2798	10	28.7	0.3	21.6	0.2	21.8	0.78
2012	450	19	3.9	0.5	3.0	0.3	3.3	0.73
2013	628	10	3.6	5.5	2.7	3.7	6.4	1.01
2014	738	9	6.9	0.0	5.1	0.0	5.1	0.70
2015	676	7	1.1	0.1	0.8	0.1	0.9	0.13
2017	637	5	3.1	7.8	2.3	5.2	7.5	1.18
Среднее	1517	11	7.0	10.6	5.3	7.1	12.4	0.78
Стандартное отклонение	1247	5	7.3	14.9	5.5	10.0	11.5	0.37
Пределы	450–3506	5–19	1.1–28.7	0.0–44.9	0.8–21.6	0.0–30.1	0.9–35.3	0.13–1.32

Таблица 2. Численность учетных личинок налима в р. Сось во время покатной миграции, на местах нагула в пойме и доля выживших нагульных личинок от общего числа покатников

Год	Численность покатных личинок, млн экз.	Средняя экологическая плотность личинок на местах нагула, экз/м ²		Рассчитанное число нагульных личинок, млн экз.			Доля выживших, %
		в пойме притока	в пойме Оби	в пойме притока	в пойме Оби	сумма	
2008	2039	0.051	8.5	0.039	11.1	11.1	0.55
2009	198	0.001	1.0	0.001	1.3	1.3	0.64
2010	414	0.000	2.2	0.000	2.8	2.8	0.69
2012	364	0.020	1.8	0.015	2.4	2.4	0.65
2016	4229	9.1*	—	—	—	18.71	0.44
Среднее	1449	0.018**	3.4**	0.014	4.4	7.3	0.59
Стандартное отклонение	1724	0.024**	3.5**	0.018	4.5	7.5	0.10
Пределы	198–4229	0.00–0.05**	1.0–8.5**	0.00–0.04	1.3–11.1	1.3–18.7	0.44–0.69

* Из-за ограниченного количества проб, собранных в пойменной части р. Сось, данные по средней экологической плотности личинок налима в пойме притока и пойме р. Обь объединены.

** Без учета данных 2016 г.

Глубину отбора проб регулировали с помощью шестов (подо льдом) или системы груз–поплавок, прикрепляемой к конусной сети (по открытой воде). Скорость течения воды определяли при помощи измерителя скорости водного потока ГР-21М.

Абсолютную численность личинок, прошедших через учетный створ, определяли по формуле

$$N = \frac{S_p V_p m T}{S_{\text{лов}} V_{\text{лов}}}, \quad (1)$$

где N – общее число личинок (экз); S_p – площадь поперечного сечения створа речного русла безо льда (м²); V_p – средняя скорость течения в реке (м/с); m – среднее число личинок налима в пробах, попадаемых в конусную сеть за единицу времени (экз/с); T – расчетный период времени (с), составляющий обычно 6, 12 или 24 ч; $S_{\text{лов}}$ – площадь входного отверстия конусной сети (м²); $V_{\text{лов}}$ – средняя скорость течения в конусной сети (м/с).

Погрешность метода учета покатных личинок составляла от 30 до 40% [12].

Учет численности личинок в пойменной системе

Всю акваторию пойменных водоемов и водотоков условно разделили на зоны литорали и пелагиали. Под литоралью понимали зону пойменного затопления наземной или высшей водной растительности до ее нижней границы или аналогичную по глубине акваторию, на которой отсутствует водная растительность (песчано-галечные пляжи и т.д.). Толщу воды вне литоральной зоны мы определяем как пелагиаль.

В пойменной зоне литорали были выделены 4 типа биотопов:

заливной луг – мелководье с затопленной растительностью, грунт – мелкий песок, вода хорошо прогрета, течение практически отсутствует – обычно это затопленные сенокосные участки в пойме Оби;

обрывистый (подмывной) берег характеризуется высокой скоростью течения, большой глубиной, низкой температурой воды, растительность отсутствует;

непроточный песчано-галечный пляж – мелководье с полным или почти полным отсутствием затопленной наземной или высшей водной растительности, грунт песчано-галечный, вода хорошо прогревается, течение отсутствует – чаще всего это заливы вдаль от основного русла водотока или в пойменном водоеме;

проточный песчано-галечный пляж – мелководье с полным или почти полным отсутствием затопленной наземной или высшей водной растительности, грунт песчано-галечный, течение присутствует и относительно высокое, вода плохо прогрета, близка к температуре основного течения – чаще всего это участки поймы, близкие к русловому участку водотока или проточного пойменного водоема.

Для отбора проб нагульной молодежи налима использовали только участки литорали с полным или почти полным отсутствием течения (биотопы заливной луг и непроточный песчано-галечный пляж), так как ранее была установлена невозможность нагула молодежи налима на проточных прибрежных участках [15].

Материал для оценки экологической плотности [16] нагульной молоди налима в зоне литорали отбирали сетью Киналева, изготовленной из капронового мельничного газа № 21 со сторонами 0.4 и 0.6 м. В пелагиали траление проводили ихтиопланктонной конусной сетью, изготовленной из капронового мельничного газа № 21 с площадью входного отверстия 0.25 м². Глубину траления регулировали с помощью системы груз–поплавок, прикрепляемой к конусной сети. Скорость траления составляла около 1 м/с и контролировалась с помощью GPS навигатора, протяженность траления обычно составляла около 200 м. Траление в зоне пелагиали осуществляли для контроля завершения процесса первичного распределения ранней молоди налима в пойменной системе.

Учет экологической плотности личинок налима в литорали проводили после полного завершения покатной миграции на учетном створе и в пелагической зоне поймы. В среднем наблюдения в пойме проводили через 11 сут после последнего пика численности покатной молоди на учетном створе (крайние значения 5 и 19 сут). В расчет не принимали численность личинок в прибрежных биотопах, на которых в момент наблюдения были сильные прибойно-волновые явления, так как в это время молодь налима прижимается ко дну, прячется в укрытиях и недоступна для учета.

Расчет экологической плотности на прибрежных станциях определяли по формуле

$$\rho_{\text{экол}} = \frac{n}{lD}, \quad (2)$$

где $\rho_{\text{экол}}$ – экологическая плотность молоди на исследуемой станции (экз/м²); n – численность пойманной молоди (экз); l – расстояние траления ловушкой (м); D – ширина ловушки (м).

Расчет абсолютного количества личинок налима, распределившихся на нагул в пойменной системе нерестового притока и в расположенной ниже по течению пойме, определяли по формуле

$$\Sigma n = (\rho_{\text{Ср.Экол.Приток}} \times S_{\text{НагулПриток}}) + (\rho_{\text{Ср.Экол.ПоймаОбь}} \times S_{\text{НагулПоймаОбь}}), \quad (3)$$

где Σn – абсолютная численность нагульной молоди (экз), $\rho_{\text{Ср.Экол.Приток}}$ и $\rho_{\text{Ср.Экол.ПоймаОбь}}$ – средняя экологическая плотность молоди на исследуемых станциях поймы нерестового притока или поймы Оби (экз/м²); $S_{\text{НагулПриток}}$ и $S_{\text{НагулПоймаОбь}}$ – площадь нагульной акватории в пойме нерестового притока или пойме р. Обь (м²) соответственно. Для расчета площади нагульной акватории (м²) протяженность зоны нагула в пойменной системе нерестового притока или в пойме Оби (м) умножали на усредненную ширину соответствующего нагульного участка (м):

$$S_{\text{НагулПриток}} = l_{\text{Приток}} \times b_{\text{Приток}}, \quad (4)$$

$$S_{\text{НагулПоймаОбь}} = l_{\text{ПоймаОбь}} \times b_{\text{ПоймаОбь}}. \quad (5)$$

В анализе абиотических условий в районе акватории р. Войкар использованы данные, зафиксированные на гидропосту в пос. Мужы (Ямало-Ненецкий автономный округ, расстояние от гидропоста до устья р. Войкар – 35.5 км): количество дней с момента затопления поймы до уровня 5, 6, 7 и 7.5 м (уровень затопления низкой поймы – 7.34 м); среднесуточные температуры воды за 5, 7, 10 и 14 сут; количество дней прогрева воды выше 5, 8 и 10°С. Все факторы рассматривали на отрезке времени до дня отбора проб по нагулу личинок в пойме.

Так как для р. Сось данные, полученные на гидропосту в пос. Мужы, имеют слабую актуальность (расстояние между гидропостом и устьем р. Сось 140 км), то для нерестового притока использованы только показатели среднесуточных температур воды.

Статистический анализ

Для характеристики параметров численности покатной и нагульной молоди применяли методы описательной статистики (средняя арифметическая, стандартное отклонение, пределы). Для оценки зависимости абсолютного количества нагульной молоди от количества молоди налима, родившейся в нерестовых притоках Войкар и Сось, а также зависимости выживания нагульной молоди от абиотических факторов среды (температура воды, уровень и продолжительность паводка) применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_{sp}) и проводили линейный регрессионный анализ. Статистическая обработка материала выполнена с использованием программ SPSS Statistics 14.0 [17] и Microsoft Office Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность личинок, скатившихся с нерестовых притоков Войкар и Сось, а также их средняя экологическая плотность на местах нагула в пойменной системе нерестового притока и расположенной ниже по течению пойме р. Обь приведены в табл. 1 и 2. В связи с тем, что условия нагула в пойменной системе нерестового притока (куда молодь попадает в первую очередь) и пойме нижней Оби значительно различаются (площадь нагульных участков, температурный режим, количество доступных кормов и т.д.), расчеты проводили отдельно для каждого из этих нагульных участков. Ширина прибрежной зоны, пригодная для нагула молоди, в пойме нерестового притока в среднем нами определена в 20 м, для поймы Оби ниже устья нерестового притока (водотоки и временно затопляемые водоемы) – в среднем 10 м.

Таблица 3. Зависимость (коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_{Sp}) выживания (доли выживших нагульных личинок от общего числа покатников) личинок налима от внешних условий среды во время нагула в р. Войкар ($n = 12$) и р. Сось ($n = 5$)

Параметр	Число суток с момента затопления пойменной водой уровня, м				Среднесуточные температуры воды за период, сут				Число суток прогрева воды выше		
	5	6	7	7.5	5	7	10	14	5°C	8°C	10°C
Река Войкар											
r_{Sp}	0.600	0.674	0.732	0.403	0.839	0.937	0.902	0.921	0.640	0.780	0.858
p	0.039	0.016	0.007	0.194	0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.025	0.003	<0.001
Река Сось											
r_{Sp}	–	–	–	–	0.900	0.900	0.900	0.900	–	–	–
p	–	–	–	–	0.037	0.037	0.037	0.037	–	–	–

По нашим расчетам, для поймы нерестового притока р. Войкар (Войкарский сор) протяженность пригодной для нагула береговой линии составила 37.5 км, для р. Сось – 38 км (суммарно для пойменных водоемов Лор-Лох, Пом-Лор, Сус-Пугол, Урьях-Лор и Катравожский сор).

Ранее [15] было показано, что распределение молоди налима в пойменной системе нижней Оби зависит от уровня водности, но, как правило, совмещение зон нагула для личинок, родившихся в разных уральских нерестовых притоках Оби, не происходит (удаление устьев нерестовых притоков Войкар и Сось 108 км). Большая часть нагульной молоди распределяется в 30 км от устья нерестового притока. Исключением могут быть годы с катастрофически низким уровнем паводка, когда низкая пойма не затапливается и молодь скатывается на большие расстояния по руслу водотока.

Личинки, родившиеся в р. Войкар, распределяются на участке поймы Оби от устья р. Войкар до слияния проток Кельчиас и Малая Обь. В среднем за годы наблюдений протяженность нагульных участков ниже устья р. Войкар составляет 67 км суммарно для западного и восточного берегов проток Горная и Малая Обь, для р. Сось подобная протяженность составила 130 км (восточный берег русла Оби, протоки Выл-Посл, Шома-Посл и др.) – от устья р. Сось до протоки Тоупуголпосл. Для р. Войкар рассчитанный показатель нагульной площади в зоне нерестового притока ($S_{НагулПриток}$) составил 750 тыс. м², в расположенной ниже по течению пойме Оби ($S_{НагулПоймаОбь}$) – 670 тыс. м²; для р. Сось нагульная площадь в зоне нерестового притока ($S_{НагулПриток}$) – 760 тыс. м², в расположенной ниже по течению пойме Оби ($S_{НагулПоймаОбь}$) – 1300 тыс. м².

Используя данные по площади акватории, мы рассчитали абсолютные значения численности личинок налима на местах нагула и долю выжившей молоди от общего числа покатников (см. табл. 1, 2). Корреляционные расчеты показали, что суммар-

ное количество нагульных личинок зависит от численности скатившейся с нерестового притока молоди: для р. Войкар – $r_{Sp} = 0.741$, $p = 0.006$, $n = 12$; для р. Сось – $r_{Sp} = 1.000$, $p < 0.001$, $n = 5$. В то же время доля выжившей молоди не зависит от численности покатников: для р. Войкар – $r_{Sp} = 0.189$, $p = 0.557$, $n = 12$; для р. Сось – $r_{Sp} = -0.600$, $p = 0.285$, $n = 5$.

Показатели корреляции, описывающие выживание личинок налима в зависимости от абиотических условий среды, приведены в табл. 3. На рис. 3 показана зависимость выживания личинок, родившихся в р. Войкар, при их переходе на экзогенное питание от среднесуточных температур воды в пойменной системе за 14 сут: наблюдаемая линия тренда (сплошная линия) выживания нагульных личинок налима от среднесуточных температур воды за 14 сут, уравнение регрессии, величина достоверности аппроксимации. Цифры перед точками указывают время (в сут) с момента последнего пика численности покатников на учетном створе и до наблюдения в пойме личинок, перешедших на экзогенное питание.

Данные по выживанию личинок налима в пойменной системе р. Войкар и расположенной ниже по течению пойме Оби позволяют выделить годы с разными условиями нагула (см. рис. 3): с неблагоприятными (пессимум) (2000 и 2015 гг.) – в (выживание личинок менее 0.4%), субоптимальными (2003, 2007, 2008, 2011, 2012, 2014 гг.) – б (от 0.4 до 0.9%) и с оптимальными (2001, 2009, 2013, 2017 гг.) – а (от 0.9% и выше). При неблагоприятных условиях (в) среднесуточная температура воды в пойме за 14 сут до момента наблюдения нагульных личинок не превышает 5°C, при субоптимальных (б) – изменяется от 5 до 8°C, при оптимальных (а) – более 8°C.

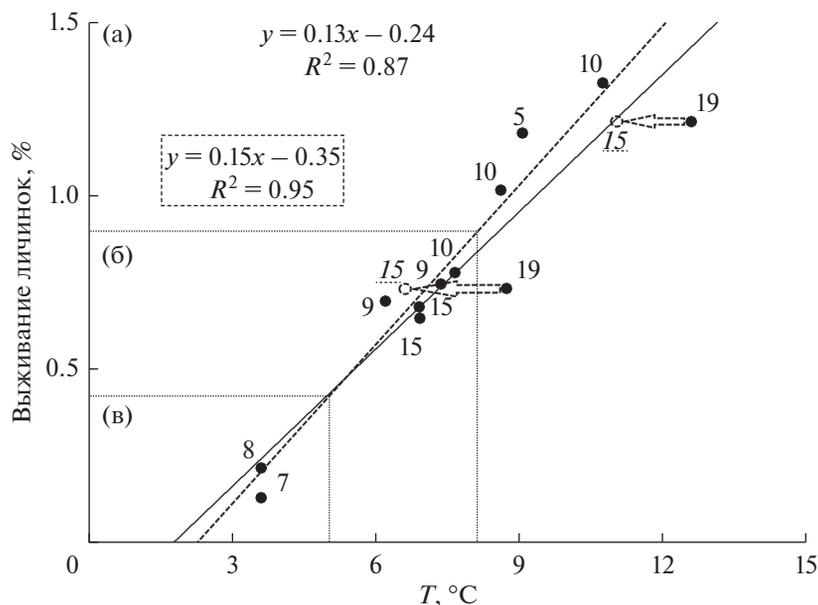


Рис. 3. Зависимость выживания личинок налима от среднесуточной температуры воды за 14 сут, предшествующих времени наблюдения в пойменной системе, р. Войкар, 2000–2017 гг. (пояснения приведены в тексте).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований по искусственному выращиванию ранней молоди налима в контролируемых условиях среды показали [9, 10], что массовая смертность личинок наблюдается с 6-х по 15-е сутки с момента вылупления. На основании литературных данных мы предположили, что наблюдаемое выживание нагульных личинок в пойменной системе р. Войкар на 19-е сутки (2001, 2012 гг.) не имеет значимых отличий от тех, которые наблюдаются к 15-м суткам нагула. Среднесуточные температуры воды к 15-м суткам нагула имеют более низкие значения, так как ближе ко времени ледохода.

На рис. 3 внесенные изменения за 2001 и 2012 гг. изображены пунктиром (линия тренда, сдвиг точек выживания до 15-х суток, уравнение регрессии $y = 0.15x - 0.35$, величина достоверности аппроксимации $R^2 = 0.95$). Полученная номограмма зависимости выживания ранних личинок налима на местах нагула в пойме от среднесуточных температур воды позволяет прогнозировать выживание по температурным данным.

При наличии двух пиков покатной миграции в р. Войкар, как это было в 2017 г., общая численность личинок налима, скатившихся во время второго пика, значительно больше (25% от общей численности покатных личинок – 161.5 млн экз.), чем вся нагульная молодь в пойменной системе (7.5 млн экз.). Такое соотношение скатившихся и нагульных личинок (см. табл. 3) свидетельствует о том, что массовая гибель личинок в пойме происходит до 5-х суток с момента вылупления.

Установлено, что массовая гибель личинок налима в естественной среде наблюдается гораздо раньше, чем в контролируемых условиях, и косвенно может указывать на то, что в природе они вылупляются на более поздних этапах эмбрионального развития из-за длительного инкубационного периода (около 150 сут). Как правило, в контролируемых искусственных условиях время инкубации икры налима происходит в более сжатые сроки [4, 18]. Личинки вылупляются физиологически менее развитыми, но с большими жировой каплей и желтком, которые позволяют дольше обходиться без пищи.

Анализ численности личинок налима в пойменной системе после перехода на экзогенное питание показывает, что в возрасте 11 ± 4 сут с момента вылупления выживание в естественных условиях в среднем составляет менее 1%.

В наших предыдущих исследованиях [19, 20] было показано, что на выживание ранних личинок сиговых рыб, находящихся в тех же биотопах, что и личинки налима, оказывает влияние время между затоплением пойменной системы и массовым заходом в нее личинок ($r = 0.58, p < 0.05$), что связано с концентрацией кормовых организмов в момент перехода на активное питание (корреляция с выживанием личинок пеляди $r = 0.761$). У личинок налима также наблюдается статистически значимая зависимость выживания от фактора “число суток с момента затопления пойменной водой уровня 5, 6 и 7 м” (см. табл. 3). В то же время можно заметить, что фактор температуры

оказывает большее влияние на их выживание (см. табл. 3, рис. 3).

Известно, что стартовым кормом для личинок налима в течение первых трех суток после начала перехода на экзогенное питание является фитопланктон [6], затем они переходят на питание зоопланктонными организмами. Если в первые сутки перехода на экзогенное питание личинки лишены доступа к фитопланктону, то среди них наблюдается повышенная смертность.

Максимальная скорость роста фитопланктона достигается при комбинировании факторов температуры и освещенности [21]. На момент наблюдений (конец мая—июнь) в исследуемом нами районе солнце фактически не заходит за линию горизонта на протяжении суток. Таким образом, фактор температуры напрямую влияет на темп увеличения концентрации фитопланктона в пойменной системе, что определяет выживаемость личинок налима.

Наблюдаемая корреляционная зависимость выживаемости личинок налима на втором этапе личиночного развития определяется именно доступностью кормовых организмов, концентрация которых в свою очередь обусловлена абиотическими условиями (в большей степени температурой воды и освещенностью). Следовательно, описываемые факторы среды (температура, время паводка) играют опосредованную роль и выступают своего рода факторами “ложной корреляции”, где скрытой переменной, по нашему мнению, выступает доступность корма.

Стабильная величина выживания личинок налима в пойме Оби в различные годы свидетельствует о существовании сбалансированной системы связей, позволяющих обеспечивать устойчивый уровень воспроизводства при различных условиях среды.

ВЫВОДЫ

1. Разработан метод оценки абсолютной численности нагульных личинок налима, перешедших на экзогенное питание. Сделан расчет абсолютной численности нагульной молоди в пойменной системе уральских нерестовых притоков Войкар и Сось и расположенной ниже по течению пойме Оби.

2. Впервые в естественных условиях определен уровень выживания ранних личинок налима при переходе на экзогенное питание. За первые два личиночных этапа развития в условиях поймы нижней Оби выживание за годы наблюдений изменялось от 0.13 до 1.32%, для р. Войкар выживание в среднем составляло 0.78%, для р. Сось — 0.59%.

3. Впервые за историю изучения вида показано, что, несмотря на огромную смертность (около 99%), абсолютная численность нагульной молоди

в пойменной системе зависит от общего количества личинок, скатившихся с мест инкубации икры.

4. Выявлена зависимость выживания личинок налима от факторов среды: количества суток с момента затопления поймы; среднесуточных температур воды; количества суток прогрева воды выше 5°C.

5. Построено уравнение регрессии (номограмма) выживания личинок налима при переходе на экзогенное питание в зависимости от среднесуточных температур воды за 14 суток: $y = 0.15x - 0.35$, $R^2 = 0.95$.

6. Все перечисленные факторы внешней среды оказывают опосредованное влияние на выживание личинок налима. Основным определяющим фактором выступает доступность кормовых организмов. На протяжении первых трех суток нагула наибольшее значение в качестве стартового корма имеет фитопланктон.

7. Установлено, что соотношение неблагоприятных, субоптимальных и оптимальных лет нагула для ранних личинок налима в пойменной системе р. Войкар и расположенной ниже по течению пойме Оби за годы наблюдений составило 2 : 6 : 4 лет соответственно, т.е. неблагоприятные условия для выживания ранних личинок налима формируются довольно редко.

8. Наиболее сложная трофическая ситуация для ранних личинок налима складывается в годы, когда личинки попадают в недавно затопленную пойму с низкой температурой воды.

9. Высокая смертность ранних личинок налима компенсируется очень большой плодовитостью самок, что обеспечивает успешное поддержание численности популяции в нестабильных условиях среды.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН по теме “Состояние и динамика разнообразия животного мира Уральского региона, разработка научных основ его мониторинга и охраны” №АААА-А19-119031890085-3.

Авторы выражают благодарность д.б.н. М.Г. Головатину за многолетнюю помощь в сборе материала и к.б.н. Я.А. Кижеватову за предоставленный материал по скату и нагулу молоди налима в р. Сось.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тюльпанов М.А. Налим Обь-Иртышского бассейна (биолого-промысловый очерк). Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 1966. 20 с.
2. Богданов В.Д., Копориков А.Р. Воспроизводство налима нижней Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.

3. Володин В.М. Влияние температуры и pH на эмбриональное развитие налима // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1960. № 7. С. 26–30.
4. Корляков К.А., Копориков А.Р., Новиков А.Л. Биотехнология искусственного выращивания налима (Lotidae) на Южном Урале и перспективы его использования в качестве биомелиоратора // Рыбн. хоз-во. 2013. № 1. С. 91–94.
5. Сорокин В.Н. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1976. 144 с.
6. Harzevili A.S., De Charleroy D., Auwerx J. et al. Larval rearing of burbot (*Lota lota* L.) using *Brachionus calyciflorus* rotifer as starter food // J. of Appl. Ichthyol. 2003. V. 19. P. 84–87.
7. Źarski D., Sasinowski W., Kucharczyk D. et al. Mass initial rearing of burbot *Lota lota* (L.) larvae under controlled conditions // Pol. J. Natur. Sc. 2009. V. 24(1). P. 76–84.
<https://doi.org/10.2478/v10020-009-0007-9>
8. Woche H., Harsányi A., Schwarz F.J. Larviculture of burbot (*Lota lota* L.): larval rearing using *Artemia* and weaning onto dry feed // Aquacult. Res. 2012. V. 44. №. 1. P. 106–113.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2011.03015.x>
9. Palińska-Źarska K., Źarski D., Krejszeff S. et al. Dynamics of yolk sac and oil droplet utilization and behavioural aspects of swim bladder inflation in burbot, *Lota lota* L., larvae during the first days of life, under laboratory conditions // Aquacult. Int. 2014. V. 22. №. 1. P. 13–27.
<https://doi.org/10.1007/s10499-013-9663-4>
10. Kupren K., Trąbska I., Źarski D. et al. Early development and allometric growth patterns in burbot *Lota lota* L. // Aquacult. Int. 2014. V. 22. №. 1. P. 29–39.
<https://doi.org/10.1007/s10499-013-9680-3>
11. Кеммерих А.О. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 139 с.
12. Богданов В.Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.
13. Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О. и др. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. РАН. 2014. Т. 459. № 2. С. 248–251. [Pavlov D.S., Nazarov D.Y., Zvezdin A.O. et al. Downstream migration of early larvae of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* // Dokl. Biol. Sci. 2014. V. 459. № 1. P. 344–347. doi 10.1134/S0012496614060039.]
<https://doi.org/10.7868/S0869565214320231>
14. Pavlov D.S., Mikheev V.N. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2017. V. 74. №. 8. P. 1312–1323.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
15. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Особенности пространственно-биотопического распределения ранних личинок полупроходного налима (Lotidae) в пойме нижней Оби // Экология. 2011. № 4. С. 309–313. [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. Spatial and biotopic distribution patterns of semianadromous burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), Early Larvae in the Lower Ob Floodplain // Rus. J. of Ecology. 2011. V. 42. №. 4. P. 339–343. doi 10.1134/S1067413611040084]
16. Одум Ю. Экология. В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
17. Pallant J. SPSS survival manual. A step by step guide to data analysis using SPSS for Windows. Maidenhead: Open University Press, 2007. 335 p.
18. Kucharczyk D., Mamcarz A., Kujawa R. et al. Burbot (*Lota lota* L.) reproduction in captivity: comparison of different methods // Elevage de la lotte (*Lota lota*): Recherche et perspectives. Nancy, 2004. P. 12–16.
19. Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Использование факторов среды для оценки смертности личинок пеляди в условиях поймы Нижней Оби // Поведение рыб: Мат-лы IV Всерос. конф. с междунар. участием. Борок, 2010. С. 5–8.
20. Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Трофический фактор во время перехода на активное питание личинок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в нативном ареале // Экология. 2016. №. 2. С. 117–129. [Bogdanov V.D., Bogdanova E.N. Trophic factor during the transition of peled (*Coregonus peled* Gmelin) larvae to active feeding in their native range // Rus. J. of Ecology. 2016. V. 47. № 2. P. 167–178. doi: 10.1134/S1067413616020041]
<https://doi.org/10.7868/S0367059716020049>
21. Edwards K.F., Thomas M.K., Klausmeier C.A. et al. Phytoplankton growth and the interaction of light and temperature: A synthesis at the species and community level // Limnology and Oceanography. 2016. V. 61. № 4. P. 1232–1244.
<https://doi.org/10.1002/lno.10282>

СКОРОСТЬ РОСТА ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ (*LASIPODOMYS GREGALIS*) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ АБРАЗИВНОСТИ КОРМА

© 2021 г. Ю. Э. Кропачева^а, *, Н. Г. Смирнов^а, С. В. Зыков^а

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

*e-mail: KropachevaJE@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.10.2020 г.

После доработки 09.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Исучена скорость роста первого нижнего моляра и особенности его стачивания у узкочерепных полевок ($n = 39$), получавших в лабораторных условиях жесткие и мягкие корма. В результате введения тетрациклиновой метки установлено, что за сутки высота зуба увеличивается на 0.33–0.56 мм. У полевок, получавших мягкий корм, по сравнению с животными, получавшими жесткий корм, наблюдалась меньшая скорость роста моляра, более низкая коронка, более тупой угол стачивания жевательной поверхности и фасетки боковых стираний. По мере развития этих признаков у животных, получавших мягкий корм, скорость роста моляра увеличивалась.

Ключевые слова: коренные зубы, палеоэкология, рацион, серые полевки, скорость роста зубов, экспериментальная экология

DOI: 10.31857/S036705972106007X

Зубная система растительноядных млекопитающих представляет собой комплекс взаимодействующих биомеханических структур, настроенный на переработку больших масс грубых кормов. Родовая и видовая специфика их реализации в щечных зубах проявляется в соотношении эмалевых, дентиновых и цементных элементов – их формы, количества и взаиморасположения. На эти особенности исследователи обращают внимание при решении задач происхождения и родства таксонов разного уровня, включая внутривидовой. Особое внимание уделяется эмалевому рисунку жевательной поверхности и другим особенностям, в изменчивости которых установлена высокая наследственная компонента [1, 2]. В тоже время зубная система имеет ряд характеристик, особенности которых формируются как реакция на средовые воздействия. Они могут носить адаптивный или патологический характер и быть обратимыми. Именно этот класс характеристик привлекает внимание в качестве индикатора кормовых условий, особенно в тех областях исследований, где затруднена или невозможна их прямая оценка, прежде всего в палеоэкологии.

Разработка косвенных методов реконструкций питания животных, основанных на особенностях стачивания жевательной поверхности зубов, является перспективным направлением исследований, так как позволяет значительно

расширить возможности палеоэкологических реконструкций. Разные таксономические и экологические группы млекопитающих обладают существенной спецификой роста и стачивания зубов.

Объектом наших исследований была узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*). Этот вид широко распространен в лесостепных и степных сообществах Евразии, и ее остатки представлены массовым одонтологическим материалом в палеонтологических сборах из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена по всей Европе и Северной Азии [3, 4].

Коренные зубы серых полевок относятся к типу гипселодонтных, характеризуются отсутствием корней и обладают постоянным ростом и стиранием. Ранее были выявлены характерные особенности стачивания зубов узкочерепных полевок, содержавшихся на различных по абразивным свойствам кормах. Они проявляются в различиях величины угла стачивания жевательной поверхности, высоте зуба над альвеолами, появлении фасеток боковых стираний, особенностях микро- и мезорельефа жевательной поверхности [5–7]. Для данного вида показаны вариации в характеристиках мезорельефа верхних щечных зубов на трех участках вдоль широтного градиента экологических подзон полуострова Ямал в Российской Арктике [8].

В ряде работ [9–11] показано, что скорость роста зубов, не имеющих корней (как щечных, так и резцов), зависит от физических свойств употребляемого корма и замедляется на малоабразивных диетах. Выдвинуто предположение [8], что у узкочерепных полевок данная закономерность также проявляется. Настоящая работа посвящена проверке этой гипотезы. Данные о скорости роста щечных зубов необходимы для понимания процесса образования вариантов стачивания зубов в ответ на употребление пищи разной абразивности и какой временной интервал отражают разные варианты стачиваний.

Цель работы – оценить скорость роста первого нижнего щечного зуба ($m/1$) узкочерепных полевок, содержащихся на мягком и жестком корме; сопоставить данные по скорости роста зубов с характеристиками стачивания коронки зуба – ее высоте над альвеолами, углу стачивания жевательной поверхности и выраженностью фасеток боковых стираний, а также с опубликованными ранее данными по микро- и мезорельефу жевательной поверхности у этих же животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные получены в результате эксперимента, проведенного на узкочерепных полевках ($n = 46$) из лабораторной колонии ИЭРиЖ УрО РАН в 2015 г. Животные-основатели колонии были отловлены в Белоярском р-не Свердловской обл., что соответствует области распространения подвида *L. g. gregalis* [12]. Целью этого эксперимента было выявление вариантов стачиваний зубов животных при употреблении кормов разной абразивности. В результате было показано, что у полевок, получавших малоабразивный корм, площадь повреждения эмали была больше, более низкий мезорельеф, меньшая высота коронки и более тупой угол стачивания, чем у животных, получавших более абразивный корм. Подробное описание эксперимента и результаты изучения микро- и мезорельефа опубликованы ранее [5, 6]. Для исследования скорости роста зубов использована часть выборки черепов животных, полученных в результате этого эксперимента ($n = 39$), пригодных по сохранности к измерению тетрациклиновой метки. Структура экспериментальных групп приведена в табл. 1. Полевки родились в мае и июне. Животных из каждого помета (9 пометов, 7 материнских линий) распределяли между двумя экспериментальными группами, по возможности соблюдалось равное соотношение полов. Эксперимент начинали в возрасте 1 мес. Ежемесячно у животных измеряли длину и массу тела.

Животных содержали в пластиковых контейнерах, закрытых мелкой металлической сеткой, в качестве подстилки использовали опилки. Применяли два состава кормов, различающихся по

содержанию абразивных элементов, которым соответствовали две экспериментальные группы. Мягкий корм ($n = 20$) был максимально освобожден от внешних абразивов (частицы почвы, пыль) и содержал компоненты с низким содержанием внутренних абразивов (фитолиты растений): отмытые от пыли и частиц почвы листья одуванчиков, очищенная от частиц почвы путем снятия перидермы морковь, яблоки без сердцевины. Пища второй группы – жесткий корм ($n = 19$) – включала компоненты с высоким содержанием фитолитов растений и плотные компоненты: листья однодольных растений, сено, а также неочищенная морковь. С жестким кормом естественным образом могли попадать как внутренние, так и незначительное количество внешних абразивов (частицы почвы).

Рост коронки $m/1$ в высоту оценивали путем введения тетрациклиновой метки подкожно из расчета 20–25 мг/кг [13]. Через 15 дней после инъекции животных умерщвляли. Скорость роста пересчитывали на одни сутки (мм/сут). При исследовании зуба в ультрафиолетовом свете участки, которые росли в период циркуляции тетрациклина в организме, имеют желтую флуоресценцию. Положение тетрациклиновой метки измеряли по фотографиям от ее верхнего края до базальной части зуба вдоль третьего буккального выходящего угла – BSA3 (здесь и далее обозначения по [1]) (рис. 1, 1). Во избежание повреждения зуба и нарушения его положения в челюсти мы не вынимали его из альвеол. Чтобы сфотографировать метку, выпиливали кусок нижнечелюстной кости с помощью стоматологического бура и обнажали нижние 2/3 зуба. Часть зуба для измерения метки (BSA3) была выбрана из-за ее наибольшей доступности при таком подходе.

Угол стачивания жевательной поверхности измеряли относительно передней поверхности моляра (в градусах) (рис. 1, 2). Высоту коронки зуба над альвеолами измеряли с буккальной стороны от жевательной поверхности до края альвеол в двух местах – вдоль углов BSA1 и BSA3 (рис. 1, 3, 4). Были взяты два промера для установления взаимосвязи высоты передней и задней частей зуба с углом стачивания и закономерностей его формирования. Высоту зуба измеряли с буккальной стороны от жевательной поверхности до базальной части зуба вдоль BSA3 (рис. 1, 5). На основе данного промера высчитано теоретическое время обновления тканей зуба при условии постоянной скорости роста и стачивания.

Исследовали также фасетки боковых стираний – аномальное проявление стачивания зубов полевок, возникающее в результате нарушения окклюзии при употреблении мягких кормов. Фасетки встречаются как у животных, содержащихся в лабораторных условиях, так и у полевок из при-

Таблица 1. Структура экспериментальных групп

Экспериментальная группа	Мягкий корм						Жесткий корм					
	1		2		3		4		3		4	
Длительность содержания на диете, мес.												
	1(3)		2(2)		1(1)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(3)		22(2)		17(1)		16(2)		18(3)		19(1)	
Возраст на момент окончания эксперимента, мес.	1(2), 2(1)		1(1), 2(1)		2(1)		1(1), 2(1)		1(2), 2(1)		2(1)	
	1(3)		2(2)		1(1)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(3)		22(2)		17(1)		16(2)		18(3)		19(1)	
№ материнской линии (n особей)	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(2)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
№ помета (n особей)	1(2)		2(2)		1(1)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(3)		22(2)		17(1)		16(2)		18(3)		19(1)	
	1(2), 2(1)		1(1), 2(1)		2(1)		1(1), 2(1)		1(2), 2(1)		2(1)	
Половой состав: самцы – 1, самки – 2 (n особей)	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(2), 2(1)		2(1)	
	1(3)		2(2)		1(1)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(3)		22(2)		17(1)		16(2)		18(3)		19(1)	
Экспериментальная группа												
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
Длительность содержания на диете, мес.	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
Возраст на момент окончания эксперимента, мес.	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
№ материнской линии (n особей)	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
№ помета (n особей)	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
Половой состав: самцы – 1, самки – 2 (n особей)	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
Экспериментальная группа												
	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
Длительность содержания на диете, мес.	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
Возраст на момент окончания эксперимента, мес.	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
№ материнской линии (n особей)	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
№ помета (n особей)	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	
Половой состав: самцы – 1, самки – 2 (n особей)	1(2)		2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(1)		1(1), 2(2)		2(1)	
	1(2)		2(1)		9(2)		3(2)		4(3)		5(1)	
	20(2)		22(1)		21(2)		16(2)		18(3)		19(1)	

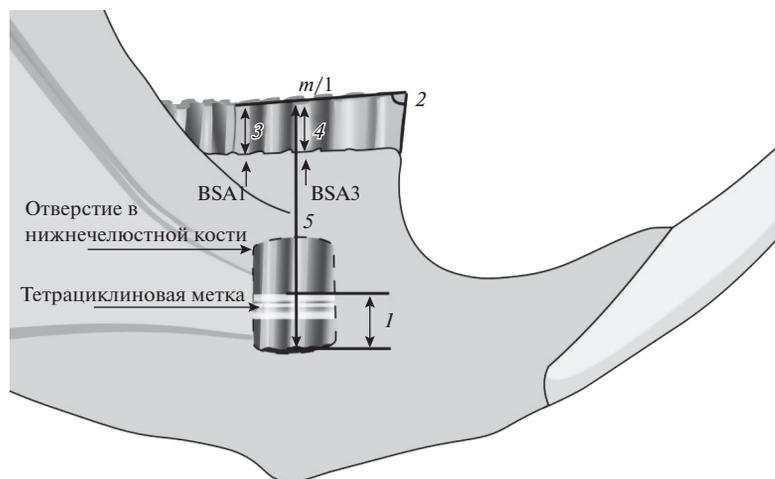


Рис. 1. Схема промеров первого нижнего моляра ($m/1$): 1 – положение тетрациклиновой метки; 2 – угол стачивания жевательной поверхности; 3, 4 – высота коронки зуба над альвеолами, измеренная по BSA1 и BSA3 соответственно; 5 – высота зуба от базальной части до жевательной поверхности, измеренная по BSA3.

роды [7]. Они располагаются на внутренних выходящих углах нижних моляров и внешних выходящих углах верхних моляров, что свидетельствует о возникновении фасеток боковых стираний в результате трения зубов друг о друга. Развитие боковых стираний, как правило, происходит от передней к задней части зуба и от передних к задним молярам (чаще фиксируются на $m/1$ и $M1/1$) [7]. Степень развития фасеток оценена в баллах: 1 – начальная стадия, затрагивает только кромку жевательной поверхности зуба; 2 – стирание распространяется в верхней четверти боковой поверхности моляра; 3 – стиранием затронуто более 1/4 части моляра.

Челюсти полевок фотографировали в боковой проекции через бинокулярный микроскоп Leica EZ4. Измерения произведены с помощью пакета программ TPS (TPS Util и TPS Dig2).

Для оценки статистической значимости результатов сравнения угловых, размерных характеристик и скорости роста зубов животных из двух экспериментальных групп применен двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA, F) с факторами “экспериментальная группа” (мягкий и жесткий корм) и “длительность содержания на диете”. Для оценки возможного вклада наследственной компоненты в изменчивость скорости роста зубов использован двухфакторный дисперсионный анализ с факторами “материнская линия” и “экспериментальная группа”. Связи между характеристиками зубов в каждой из экспериментальных групп выявляли с помощью корреляционного анализа Пирсона (r). Для определения связи между углавыми, размерными характеристиками, скоростью роста моляра и степенью выраженности фасеток боковых стираний в группе животных, получавших мягкий корм, использован дис-

персионный анализ с фактором “степень выраженности фасеток в баллах”. Статистический анализ данных проведен в программе Statistica 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса тела статистически не различались у животных из экспериментальных групп, получавших разный корм (фактор “экспериментальная группа”). Длина тела значительно увеличивалась в группах, содержащихся на диетах разное количество времени (“длительность содержания на диете”) ($F(2;33) = 6.47, p < 0.05$).

Скорость роста $m/1$ у узкочерепных полевок, содержащихся на мягком корме, была статистически значительно меньше, чем у животных, получавших жесткий корм (фактор “экспериментальная группа”) ($F(1;33) = 23.27, p < 0.001$) (табл. 2). Если допустить, что скорости прироста коронки и ее стачивания будут сохраняться постоянными, то полное обновление тканей зуба на мягком корме происходит в среднем за 75.7 сут (от 48.9 до 97.3 сут), на жестком корме – 65.1 сут (от 55.5 до 81.5 сут). Различия между скоростью роста зубов животных, которых содержали на диетах разное время, также статистически значимы (фактор “длительность содержания на диете”) ($F(2;33) = 7.37, p < 0.05$). Для обеих групп максимальная скорость роста наблюдается в группе животных, которых содержали на диетах 2 мес. (возраст зверей – 3 мес.) (рис. 2а). Двухфакторный дисперсионный анализ с факторами “экспериментальная группа” и “материнская линия” показал статистически значимые различия между экспериментальными группами ($F(1;25) = 8.30, p < 0.05$), а различия между материнскими линиями ($F(5;25) = 0.45, p = 0.81$) и взаимодействие этих факторов

Таблица 2. Характеристики $m/1$ и тела узкочерепных полевок, содержавшихся на мягком (МК, $n = 20$) и жестком (ЖК, $n = 19$) корме

Характеристика	Диета	$M \pm \text{Std Dev.}$	min	max	
Скорость роста $m/1$, мм/сут	МК	0.040 ± 0.0058	0.033	0.056	
	ЖК	0.046 ± 0.0035	0.041	0.053	
Высота $m/1$ над альвеолами, мм:	BSA1	МК	0.74 ± 0.076	0.60	0.85
		ЖК	0.82 ± 0.07	0.70	1.0
	BSA3	МК	0.75 ± 0.09	0.60	0.94
		ЖК	0.86 ± 0.07	0.75	1.05
Высота $m/1$, мм: BSA3	МК	2.96 ± 0.25	2.55	3.45	
	ЖК	2.99 ± 0.19	2.65	3.40	
Угол стачивания жевательной поверхности $m/1$, град	МК	78.65 ± 3.31	72.0	85.0	
	ЖК	72.42 ± 2.95	66.00	76.00	
Масса тела, г	МК	15.71 ± 3.40	11.10	22.50	
	ЖК	17.24 ± 3.82	13.00	26.80	
Длина тела, мм	МК	102.05 ± 6.10	95.00	116.00	
	ЖК	101.42 ± 4.20	92.00	115.00	

($F(5;25) = 0.60$, $p = 0.70$) статистически незначимы. На основании этих данных можно сделать вывод об отсутствии вклада наследственной компоненты в изменчивость скорости роста зубов.

Угол стачивания жевательной поверхности статистически значимо больше (более тупой) у животных, получавших мягкие корма (фактор “экспериментальная группа”) ($F(1;33) = 40.72$, $p < 0.001$). Фактор “длительность содержания на диете” также статистически значим ($F(2;33) = 5.29$, $p < 0.05$) (рис. 2б).

Коронка зуба, измеренная как по BSA1, так и по BSA3, ниже у животных, получавших мягкие корма (фактор “экспериментальная группа”) ($F(1;33) = 9.86$, $p < 0.05$ и $F(1;33) = 16.68$, $p < 0.001$ соответственно) (см. табл. 1, рис. 2в, г). Фактор “длительность содержания на диете” статистически значим для BSA3 ($F(2;33) = 8.03$, $p < 0.05$) (рис. 2в).

Фасетки боковых стираний обнаружены только у зверей, получавших мягкий корм (у 12 из 20 особей). Степень развития фасеток – 1, 2 и 3 балла. В ходе дальнейшего анализа зубы со степенью развития фасеток 2 и 3 были объединены в одну группу (2 балла) вследствие небольшого количества материала в каждой выборке.

Взаимосвязь характеристик роста и стачивания моляров в двух экспериментальных группах. В группе, получавшей жесткий корм, не выявлено значимых корреляций между скоростью роста зубов, высотой коронки и углом стачивания жевательной поверхности. В группе, которая получала мягкий корм, выявлена статистически значимая отрицательная корреляция между скоростью роста моляра и высотой коронки, измеренной как по

BSA1, так и по BSA3 ($r = -0.47$, $r = -0.44$, $p < 0.05$), положительная между скоростью роста и значением угла стачивания жевательной поверхности ($r = 0.47$, $p < 0.05$), отрицательная – между высотой коронки, измеренной вдоль BSA1, и значением угла стачивания жевательной поверхности ($r = -0.55$, $p < 0.05$). Таким образом, при более высокой скорости роста наблюдаются более низкая коронка и тупой угол стачивания. По мере развития фасеток от 0 до 2 баллов увеличивается скорость роста зубов ($F(2;17) = 7.29$, $p < 0.05$) (рис. 3а). Угол стачивания становится более тупым ($F(2;17) = 16.26$, $p < 0.001$) (рис. 3б), коронка зуба, измеренная по BSA1 и BSA3, – более низкой ($F(2;17) = 9.55$, $p < 0.05$ и $F(2;17) = 8.63$, $p < 0.05$ соответственно) (рис. 3в, г).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Скорость роста $m/1$. Результаты оценки скорости роста $m/1$ были сопоставлены с литературными данными по скорости роста этого зуба у других видов грызунов, полученными с помощью тетрациклиновой метки. Средняя скорость роста $m/1$ у узкочерепной полевки медленнее, чем у других некорнезубых полевок, у которых во входящих углах коренных зубов откладывается цемент [14, 15].

При сравнении животных, получавших разные корма, выявлено, что в случае жесткого корма скорость роста зубов была выше. Масса тела не различалась у животных, содержавшихся на разных диетах, следовательно, более низкая скорость роста зубов у зверей, получавших мягкий корм, не обусловлена недостатком питательных

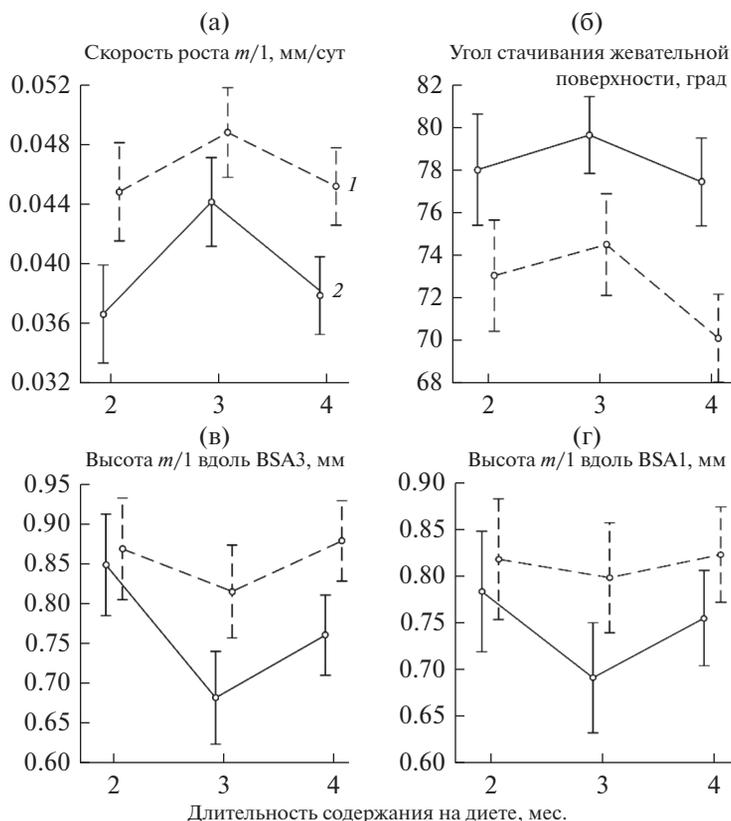


Рис. 2. Характеристики зубов узкочерепных полевок, содержащихся на двух диетах разное время (средние значения и 95%-ный доверительный интервал): 1 – жесткий корм; 2 – мягкий корм.

веществ. Рост и развитие животных, рожденных в лабораторных условиях, так же, как и в природных, имеют сезонную изменчивость. Все животные, участвовавшие в эксперименте, родились в лаборатории в течение двух месяцев – в мае и июне, следовательно, влияние сезона рождения на ростовые процессы было сходно у всех особей. Не выявлено вклада наследственной компоненты в изменчивость скорости роста зубов. Таким образом, наиболее вероятно, что наблюдаемые различия роста зубов в двух экспериментальных группах обусловлены разным составом кормов, которые вызвали разную нагрузку на моляр при жевании.

Характеристики стачиваний $m/1$. Высота зубов с постоянным ростом определяется как скоростью роста, так и скоростью стирания. У узкочерепных полевок, содержащихся на мягком корме, наблюдалась более низкая коронка. Это могло произойти вследствие, как минимум, двух взаимосвязанных причин: во-первых, низкая коронка могла формироваться от того, что скорость роста зубов на мягкой диете была меньше, во-вторых, из-за более интенсивного износа зубов. Высокоабразивная диета в нашем эксперименте была сходна с природным рационом (хоть и не ана-

логична ему из-за присутствия моркови). Ранее было показано сходство характеристик мезорельефа и высоты коронки у животных, получавших эту диету, и у животных, отловленных в природе [5]. Малоабразивная диета, вероятно, была экстремально мягкой для данного вида. У узкочерепных полевок, содержащихся на этой диете, наблюдались более низкая коронка, более тупой угол стачивания и фасетки боковых стираний, которые возникают при трении боковых поверхностей зубов друг о друга. Ранее было показано [6], что у животных, получавших малоабразивный корм, площадь повреждения эмали в результате ее скалывания была больше, чем у животных, получавших более абразивный корм. Таким образом, характеристики стачиваний свидетельствуют о сильном износе тканей зуба, что при малом количестве абразивных компонентов в пище могло возникнуть только как результат трения зубов друг о друга.

Различия значений углов стачивания при содержании полевок на двух диетах, вероятно, связаны с особенностями биомеханики жевательных движений, направленных спереди назад, распределением пищевых частиц в ротовой полости и разной нагрузкой при жевании на переднюю и

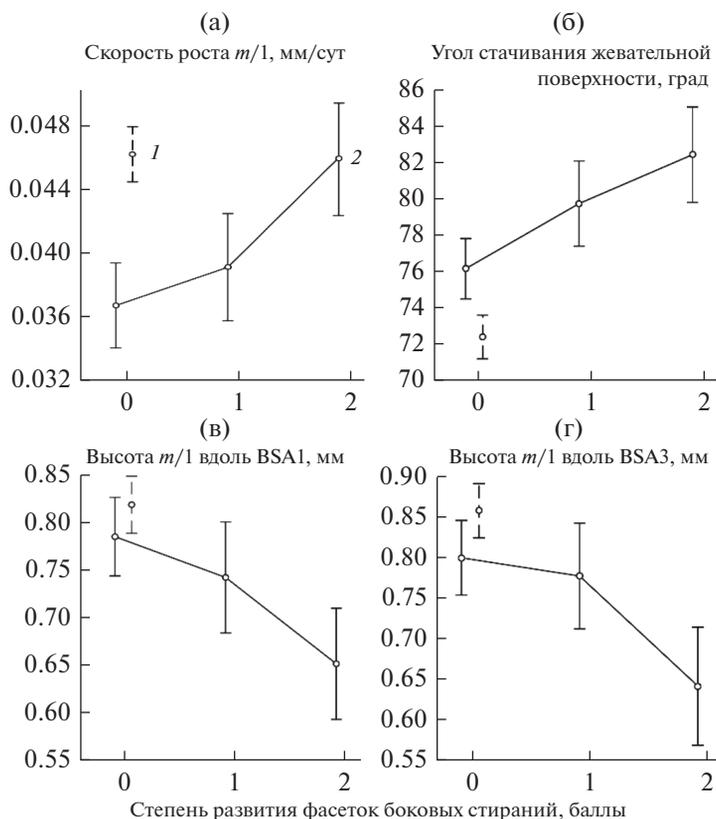


Рис. 3. Взаимосвязь характеристик зубов узкочерепных полевок, содержащихся на малоабразивной диете (средние значения и 95%-ный доверительный интервал): 1 – жесткий корм; 2 – мягкий корм.

заднюю часть зуба [12, 17, 18]. Кроме того, угол становится более тупым по мере развития фасеток, распространение которых начинается с передней части зуба. Можно предположить, что нарушение окклюзии усиливает затупление угла стачивания.

Длительность содержания на диете. Отмечены различия исследованных характеристик у животных, содержащихся на двух диетах разное количество времени. Эти изменения нелинейны, но синхронны в обеих группах, что исключает их случайность. У 3-месячных зверей, содержащихся на диетах 2 мес., в обеих экспериментальных группах наблюдались большая скорость роста зуба, меньшая высота коронки, более тупой угол стачивания. Обращают на себя внимание направления изменений признаков внутри групп, содержащихся на разных диетах: при повышении скорости роста увеличивается угол стачивания и уменьшается высота коронки.

Интересно то, что и в группе, получавшей мягкий корм, были особи, имеющие острый угол стачивания, высокую коронку и половина животных из этой группы не имела фасеток боковых стираний. Это могло произойти вследствие предпочтения полевыми какого-то одного компонента

корма – моркови либо одуванчиков, и, что более вероятно, из-за адаптации части зверей к такому корму за счет особенностей анатомии и биомеханики жевательных движений. Обе эти гипотезы требуют проверки в специальных исследованиях.

Взаимосвязь изученных характеристик $m/1$ у животных, получавших мягкий корм, и сопоставление с литературными данными. Внутригрупповой анализ, проведенный для животных, получавших мягкий корм, выявил тенденцию к увеличению скорости роста коронки по мере возрастания износа зубов, вероятно, вследствие стачивания зуб о зуб. Крайним проявлением такого типа стачивания является возникновение фасеток боковых стираний. Развитие фасеток сочетается с большей скоростью роста зуба, более тупым углом стачивания и более низкой коронкой зуба.

Полученные нами данные были сопоставлены с результатами экспериментов, поставленных на гипселодонтных животных [9, 16, 19]. В исследовании, проведенном на морских свинках, показано, что при употреблении высокоабразивного корма (листья бамбука) зубы животных были ниже и имели более глубокие лунки в дентине, чем при менее абразивном корме (листья тимopheевки и люцерны) [19]. Узкочерепные полёвки, получав-

шие жесткий корм, также имели более глубокий мезорельеф жевательной поверхности моляров, чем животные, содержащиеся на мягком корме [5]. Однако высота зубов у узкочерепных полевок в случае жесткого корма была больше, так как жесткий корм не был экстремально абразивным для данного вида и не вызвал повышенного износа моляров.

В эксперименте, проведенном на кроликах [9, 16], показано, что при употреблении высокоабразивного корма, включающего внешний абразив (песок), зубы животных имели низкий и округлый мезорельеф жевательной поверхности и более выраженный микрорельеф, чем зубы животных, которые не получали внешний абразив (люцерна, листья однодольных растений и листья однодольных растений вместе с рисовой шелухой). При употреблении высокоабразивного корма скорость как роста, так и стирания была выше, чем в случае более мягких кормов. Коронка зубов у животных, которые получали песок с пищей, была ниже, чем у животных, которые его не получали, так как скорость роста не полностью компенсировала стирание [9, 16].

В нашем эксперименте высота, мезорельеф и микрорельеф зубов узкочерепных полевок, содержащихся на мягком корме, носят некоторые черты сходства с таковыми у кроликов, получавших корм с песком [9, 16]: признаки сильного износа эмали [6], низкий мезорельеф [5], низкая коронка, а также признак, не обнаруженный у кроликов, — фасетки боковых стираний. Вероятно, при содержании на экстремально мягких кормах, вызывающих при жевании трение зуб о зуб, возникает тип стирания, сходный с сильным износом зубов, возникающим при содержании животных на экстремально жесткой диете, включающей внешний абразив, и преобладающем типе стирания зубов о пищу.

В случае мягкого корма в целом для экспериментальной группы отмечена более низкая скорость роста моляров, чем при содержании на жестком корме. По-видимому, малоабразивная диета провоцирует уменьшение нагрузки на зубы при жевании и вызывает снижение скорости их роста. В то же время в группе, получавшей мягкий корм, наблюдались признаки сильного износа тканей зуба. Степень проявления этих признаков была различной у разных особей. У животных, не имевших повышенного износа коронки, отмечена минимальная скорость роста зуба. Полевки, для которых отмечены признаки сильного износа моляра, имели более высокую скорость его роста. При максимальном износе скорость роста зуба приближалась к значению, полученному для животных, которые содержались на жесткой диете.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что употребление крайне мало-

абразивной пищи, провоцировало снижение скорости роста моляра, но у части особей, вероятно, вызывало чрезмерное стирание зубов друг о друга. Это сопровождалось сильным износом зубов, что компенсировалось ускорением их роста. Скорость роста зубов полевок, получавших жесткий корм, была выше, чем в случае мягкого корма. Жесткий корм не провоцировал усиленного стирания зубов, так как не был экстремально абразивным для данного вида. Диапазон индивидуальных изменений скорости роста зубов и характера их стачиваний в ответ на употребление кормов разной абразивности можно оценить, исследуя одних и тех же животных при последовательной смене диет с разной абразивностью и прижизненной оценке изучаемых характеристик.

Наши результаты подтверждают гипотезу о том, что скорость роста коренных зубов узкочерепной полевки зависит от физических свойств корма. Проявление морфологических реакций зубов на отклонение от некой «нормальной» для вида пропорции кормов разной жесткости позволяет предположить, что существует видовая специфика характеристик щечных зубов, позволяющая перерабатывать корма определенного диапазона абразивности. Вероятно, выход за такой диапазон сказывается на характере стачиваемости жевательной поверхности и скорости роста зубов. Сравнительное изучение этих процессов у разных таксономических и экологических групп растительноядных млекопитающих является важной и актуальной задачей функциональной морфологии зубов, решение которой позволит существенно продвинуть возможности палеоэкологических реконструкций.

Авторы благодарят уважаемого рецензента за ценные замечания и П.В. Рудоискателя за предоставленное оборудование, без которого проведение исследования было бы невозможно.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН при частичной поддержке РФФИ (проекты № 19-04-01008 и 19-04-00507).

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бородин А.В.* Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен—современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 100 с.
2. *Маркова Е.А.* Оценка сложности щечных зубов полевок (Argvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоол. журн. 2013. Т. 92. Вып. 8. С. 968—980.
3. *Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Головачев И.Б., Фадеева Т.В.* Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) в динамике зональных сообществ грызунов Северной Евразии // Экология. 2007. № 2. С. 117—123.

4. *Smirnov N.G., Izyarin E.P., Kuzmina E.A., Kropacheva Y.E.* Steppe species in the Late Pleistocene and Holocene small mammal community of the Urals // *Quaternary International*. 2016. V. 420. P. 136–144.
5. *Кропачева Ю.Э., Сибиряков П.А., Смирнов Н.Г., Зыков С.В.* Мезостачивания зубов серых полевков как индикаторы твердости и абразивности корма // *Экология*. 2016. № 6. С. 441–448.
6. *Зыков С.В., Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г.* Микро-стачивание моляров узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall., 1779) в зависимости от абразивности корма // *Докл. РАН*. 2018. Т. 478. № 3. С. 366–368.
7. *Смирнов Н.Г., Кропачева Ю.Э.* Распространение фасеток боковых стираний моляров у полевков (*Arvicolinae*) // *Докл. РАН*. 2015. Т. 460. № 1. С. 115–117.
8. *Ungar P.S., Sokolova N.A., Purifoy J.* et al. Assessing molar wear in narrow-headed voles as a proxy for diet and habitat in a changing Arctic // *Mammalian Biology*. 2020. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1007/s42991-020-00079-x>
9. *Müller J., Clauss M., Codron D.* et al. Growth and wear of incisor and cheek teeth in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) fed diets of different abrasiveness // *J. Exp. Zool.* 2014. V. 321A. P. 283–298.
10. *Müller J., Clauss M., Codron D.* et al. Tooth length and incisal wear and growth in Guinea pigs (*Cavia porcellus*) fed diets of different abrasiveness // *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 2015. V. 99. P. 591–604.
11. *Meredith A.L., Prebble J.L., Shaw D.J.* Impact of diet on incisor growth and attrition and the development of dental disease in pet rabbits // *J. of Small Animal Practice*. 2015. V. 56. № 6. P. 377–382.
12. *Громов И.М., Поляков И.Я.* Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Т. 3, вып. 8).
13. *Клевезаль Г.А.* Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 288 с.
14. *Голенищев Ф.Н., Кенигсвальд В.* Скорость роста бескорневых зубов у Microtinae (Mammalia, Rodentia) // *Функциональная морфология и систематика млекопитающих / Труды ЗИН*. Л., 1978. Т. 79. С. 102–104.
15. *Кропачева Ю.Э.* Оценка скорости роста зубов полевки-экономки (*Arvicolinae, Rodentia*) // *Экология: традиции и инновации: Мат-лы конф. молодых ученых*. Екатеринбург, 2012. С. 66–69.
16. *Martin L.F., Krause L., Ulbricht A.* et al. Dental wear at macro- and microscopic scale in rabbits fed diets of different abrasiveness: A pilot investigation // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2020. V. 556.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109886>
17. *Cox P.G., Rayfield E.J., Fagan M.J.* et al. Functional evolution of the feeding system in rodents // *PLoS One*. 2012. V. 7. № 4. e36299.
18. *Kesner M.H.* Functional morphology of masticatory musculature of the rodent subfamily Microtinae // *J. of Morphology*. 1980. V. 165. P. 205–222.
19. *Martin L.F., Winkler D., Tütken T.* et al. The way wear goes: phytolith-based wear on the dentine–enamel system in guinea pigs (*Cavia porcellus*) // *Proceedings of the Royal Society B*. 2019. V. 286. №. 1912.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1921>

УДК 599.745.31(265.53)

СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МОРСКОГО ЗАЙЦА, *ERIGNATHUS BARBATUS NAUTICUS*, В ОХОТСКОМ МОРЕ ПО ДАННЫМ СПУТНИКОВОЙ ТЕЛЕМЕТРИИ

© 2021 г. М. А. Соловьёва^а, *, Д. М. Кузнецова^а, Д. М. Глазов^а, В. В. Рожнов^а

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

*e-mail: solovjova.m@gmail.com

Поступила в редакцию 08.10.2020 г.

После доработки 08.10.2020 г.

Принята к публикации 01.02.2021 г.

Распределение и образ жизни морского зайца, или лахтака (*Erignathus barbatus*), на большей части видового ареала тесно связаны с ледовой кромкой, положение которой меняется в течение года. Охотское море – сезонно замерзающая акватория, которая летом полностью освобождается ото льда, что определяет годовой цикл обитающего в нем тихоокеанского подвида лахтака (*E. barbatus nauticus*) и делает его уникальным по сравнению с животными из других частей ареала. С помощью спутниковой телеметрии выявлены основные сезонные местообитания и характер перемещений лахтак в Охотском море. Установлено, что лахтаки использовали различные районы в безледный и ледовый периоды, совершая протяженную миграцию между ними. В безледный период охотоморские лахтаки используют наиболее мелководную часть Сахалинского залива. В ледовый период животные широко расходятся по акватории, занимая различные ее участки от западной части Сахалинского залива до восточного побережья о-ва Сахалин. На даты и направление сезонных перемещений лахтака наибольшее влияние оказывают сроки и характер формирования ледового покрова. Выбор лахтаком сезонных местообитаний определяется наименьшими доступными глубинами в течение всего года, а в зимне-весенний период – и ледовым покровом.

Ключевые слова: морской заяц, лахтак, *Erignathus barbatus nauticus*, Охотское море, спутниковая телеметрия, миграции

DOI: 10.31857/S0367059721040090

Морской заяц, или лахтак (*Erignathus barbatus*, Erxleben, 1777), распространен циркумполярно [1], в том числе по всей Российской Арктике. Он является облигатным пагофилом и тесно связан со льдом в периоды отдыха, размножения, лактации, спариваний и линьки [2–5]. Строго привязанный ко льду в зимний период [6], лахтак особенно чувствителен к изменениям количества, распределения и структуры льда, которые происходят в последние десятилетия [7, 8]. Особенности биологии делают морского зайца уязвимым по отношению к возрастающей антропогенной нагрузке. Хотя в рационе лахтака присутствуют различные объекты, предпочитаемой пищей, особенно в летнее время, являются бентосные виды беспозвоночных и рыб [9], что вынуждает его держаться прибрежных мелководных, наиболее подверженных антропогенному воздействию участков акватории [10]. Именно в таких местах ведутся разведка и добыча углеводородов, постоянно повышены судовой трафик и уровень антропогенного шума, что

также может негативно повлиять на лахтака, поскольку он чувствителен к подводным звукам [11].

Особенности биологии лахтака изучены в разной степени. Много данных имеется о распределении вида в летний период [12–14], сроках и особенностях его размножения [15, 16], спектре питания [17, 18]. В Карском море занимающий вершину трофической цепи лахтак может быть видом-индикатором состояния морских экосистем [19]. В то же время сведения о сезонных перемещениях лахтака и влиянии на них отдельных факторов крайне скудны для Российской Арктики, хотя именно этим аспектам биологии вида в современной мировой литературе уделяется наибольшее внимание [1, 20].

Обитающий в Охотском море тихоокеанский подвид лахтака (*E. barbatus nauticus*) также изучен неравномерно. Основные исследования были проведены в северной зоне Охотского моря [16, 21, 22], и лишь немногие касались лахтака в его южной части [17, 23]. В отличие от других морей, входящих в ареал лахтака, Охотское море яв-

Таблица 1. Информация о помеченных животных

№ метки	Тип метки	Пол	Длина тела, см	Возраст	Дата установки метки	Дата получения последнего сигнала	Число дней работы метки	Число локаций после фильтрации
39497*	МК-10	♂	192	subad	16.09.2013	14.03.2014	179	3351
99278*	МК-10	♂	175	subad	16.09.2013	02.04.2014	198	3514
66976*	МК-10	♀	190	ad	16.09.2013	05.04.2014	201	3361
66979*	МК-10	♀	210	ad	16.09.2013	28.04.2014	224	4207
99276*	МК-10	♀	211	ad	16.09.2013	28.04.2014	224	4187
66981	SPOT-5	♀	180	ad	16.09.2013	—	0	—
66984	SPOT-5	♀	190	ad	16.09.2013	—	0	—
99290	SPOT-5	♀	208	ad	16.09.2013	14.11.2013	59	2
99294	SPOT-5	♀	190	ad	16.09.2013	04.12.2013	79	33
99296/110717	SPOT-5/Пульсар	♂	197	ad	09.09.2013	20.10.2013/04.11.2013	41/56	—/265

Примечание. Звездочкой (*) отмечены передатчики, данные с которых вошли в анализ.

ляется закрытым и сезонно замерзающим. При таком ледовом режиме реализация характерной для лахтака из других популяций стратегии перемещаться вслед за ледовой кромкой [3, 24–26] оказывается невозможной. Вопросы миграций и выбора сезонных местообитаний в Охотском море, связи перемещений животных с параметрами окружающей среды остаются наиболее актуальными в изучении экологии этого вида.

Целью нашей работы было изучение распределения и перемещений лахтака в Охотском море с использованием спутниковой телеметрии в период с начала осени до конца весны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов и мечение. Животные были отловлены и помечены в окрестностях о-ва Чкалова (Охотское море, Сахалинский залив) в сентябре 2013 г. Отлов лахтаксов проводили на залёжках с помощью сетей. Медицинские препараты для обездвиживания не применяли. У всех отловленных животных определяли пол и измеряли зоологическую длину, на основании которой с использованием таблиц Э.А. Тихомирова [27] определяли их половозрелость (возраст) (табл. 1).

Всего нами были помечены 10 лахтаксов, на которых было установлено 11 передатчиков (меток), работающих в спутниковой системе Argos. Использовали три типа передатчиков: МК-10 (пять) и SPOT-5 (пять) производства Wildlife Computers Inc. (США), а также один “Пульсар” (ЗАО “Эс-Пас”, Россия), установленный дополнительно на лахтака с передатчиком SPOT-5.

Режим передачи данных для передатчиков МК-10 был запрограммирован 6/6 ч, для передатчика Пульсар — 6/6 ч или 6/18 ч (6 ч данные передаются на спутник, следующие 6 или 18 ч метки находятся в режиме ожидания). Ластовые метки SPOT-5 передавали данные в течение одних суток (круглосуточно) через каждые 6 сут. Передатчики МК-10 и Пульсар приклеивали на голову или между лопаток животного с помощью быстросохнущей эпоксидной смолы (шкуру тюленей предварительно очищали и обезжиривали), метку SPOT-5 крепили на межпальцевую перепонку задней лапы. Продолжительность работы приклеенных передатчиков определяется линькой, которая у лахтака на юге Охотского моря нередко начинается уже в апреле [17, 28]. Из 11 установленных передатчиков достаточно долго для получения необходимого для обработки количества данных проработало пять — срок их работы составил от 179 до 224 дней (см. табл. 1).

Обработка данных. Получаемые с передатчиков данные проходили предварительную фильтрацию с помощью фильтра Kalman Filtering algorithm на сайте системы Argos [29]. Дальнейшую их фильтрацию производили SDA-фильтром пакета argosfilter для R [30]. Параметры фильтрации: максимальная скорость перемещения тюленей — 3.8 м/с [31]; максимальный угол между двумя отрезками пути длиной больше 2.5 км — 15°, 5 км — 25° [32]. Затем в пакете программ ArcGIS вручную удаляли все точки, ошибочно попавшие на сушу и удаленные от береговой линии в глубь материка более чем на 1 км. После применения всех вышеописанных фильтров для последующего анализа

мы получили от пяти передатчиков 18620 локаций. Среднее количество локаций в день составило 18.02 ($SD = 0.84$).

Площадь участков обитания помеченных лахтаксов определяли методом минимального выпуклого полигона (Minimum Convex Polygon, далее MCP100%) [33]. Для выявления ключевых для лахтака участков акватории применяли метод фиксированного контура (метод ядерных полигонов, kernel method) [34]. Как правило, используются полигоны 50 и 95% (kernel50% и kernel95%). Расчеты проводили с помощью пакетов Home range и Animal movements для программы ArcView GIS 3.2 [35].

Для анализа ледовой обстановки использовали ежедневные карты ледового покрытия с ресурса National Ice Center, показывающие границы сплошного и разреженного льда (<http://www.natice.noaa.gov>), а также карты Государственного научного центра «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт» (<http://www.aari.ru>), поставляемые 1–2 раза в неделю в зависимости от сезона года и дающие представление о типе, толщине, сплоченности льда и других его характеристиках.

При анализе батиметрии применяли карты GebcoMaps для Охотского моря (<http://www.gebco.net>) с вертикальной точностью до 1 м и пространственным разрешением $00^{\circ}00'30''$. Лахтаки питаются преимущественно бентосными организмами [9], погружаясь на всю толщу воды. Поэтому, хотя передатчики, установленные на лахтака, не были снабжены датчиком глубины погружения, мы считали глубинами погружения животных глубину используемой ими акватории.

Дальнейшую обработку данных и картографический анализ материала проводили в пакете программ ArcGIS 9.3.1, а статистический анализ — в программе Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Перемещения лахтаксов и использование акватории. Описания перемещений пяти помеченных лахтаксов, данные от которых вошли в анализ использования животными акватории Охотского моря, и их треки приведены на рис. 1.

Самец № 39497. До начала ноября не покидал район мечения, 80% времени провел у берегов островов Чкалова и Байдукова с мористой части, не удаляясь от них более чем на 15 км, остальное время — в заливе Счастья. После 11.11.2013 г. начал регистрироваться мористее, к северу от места поимки. Декабрь, январь и февраль провел в западной части Сахалинского залива. В марте двинулся обратно, на юго-восток. Передатчик прекратил работу 14.03.2014 г.

Самец № 99278. До середины ноября не удалялся от места мечения более чем на 46 км. Перемещался главным образом в заливе Счастья и между островами Чкалова и Байдукова. Со второй половины ноября до конца декабря регистрировали к северу-востоку от места поимки, не далее 100 км от него. Начал движение на северо-восток 28.12.2013 г., обогнул о-в Сахалин и двинулся вдоль его восточного побережья на юг, преодолев за 10 дней более 850 км. К 19.01.2014 г. спустился еще на 120 км южнее и до прекращения работы передатчика (2.04.2014) перемещался в районе Набильского залива на расстоянии 30–130 км от побережья.

Самка № 99276. До начала ноября практически не покидала район мечения, удаляясь от места поимки не более чем на 40 км. Большую часть времени провела между островами Чкалова и Байдукова и в заливе Счастья. Один раз переместилась до побережья о-ва Сахалин и обратно. Со второй декады ноября ее регистрировали в более мористой части к северу-востоку от места поимки, во второй половине декабря ушла на северо-восток от о-ва Чкалова. Пройдя около 80 км вдоль побережья, заняла район, в котором регистрировали до начала апреля. Вновь сменила район пребывания 6.04.2014 г. и переместилась немного северо-восточнее, где находилась до 23.04.2014 г. Передатчик прекратил работу 28.04.2014 г.

Самка № 66976. До 6.11.2013 г. находилась в районе мечения, не удаляясь от места поимки далее 30 км. В течение 6–17.11.2013 г. переместилась на 100 км на запад вдоль побережья и вернулась в район мечения, оставаясь в юго-западной части Сахалинского залива и не удаляясь от побережья далее 50 км. Начала направленное движение на северо-восток 27.12.2013 г., к 1.01.2014 г. достигла северной оконечности о-ва Сахалин, обогнула его и продолжила движение вдоль его восточного побережья на юг, пройдя за 19 дней более 950 км. С 15.01.2014 г. по 29.03.2014 г. перемещалась вдоль восточного побережья о-ва Сахалин на расстоянии 100 км, после чего поднялась на 130 км к северу. Отмечена южнее Набильского залива 1.04.2014 г., где находилась до прекращения работы передатчика 5.04.2014 г.

Самка № 66979. До 10.11.2013 г. находилась в районе мечения, практически не перемещаясь. По южной части Сахалинского залива перемещалась до 27.12.2013 г. на расстоянии не более 40 км от побережья. Затем прошла через его центральную часть и двинулась к северной оконечности о-ва Сахалин, достигнув ее 11.01.2014 г. В этом районе находилась до 19.04.2014 г., после чего двинулась на юг в обратном направлении. Передатчик прекратил работу 28.04.2014 г.

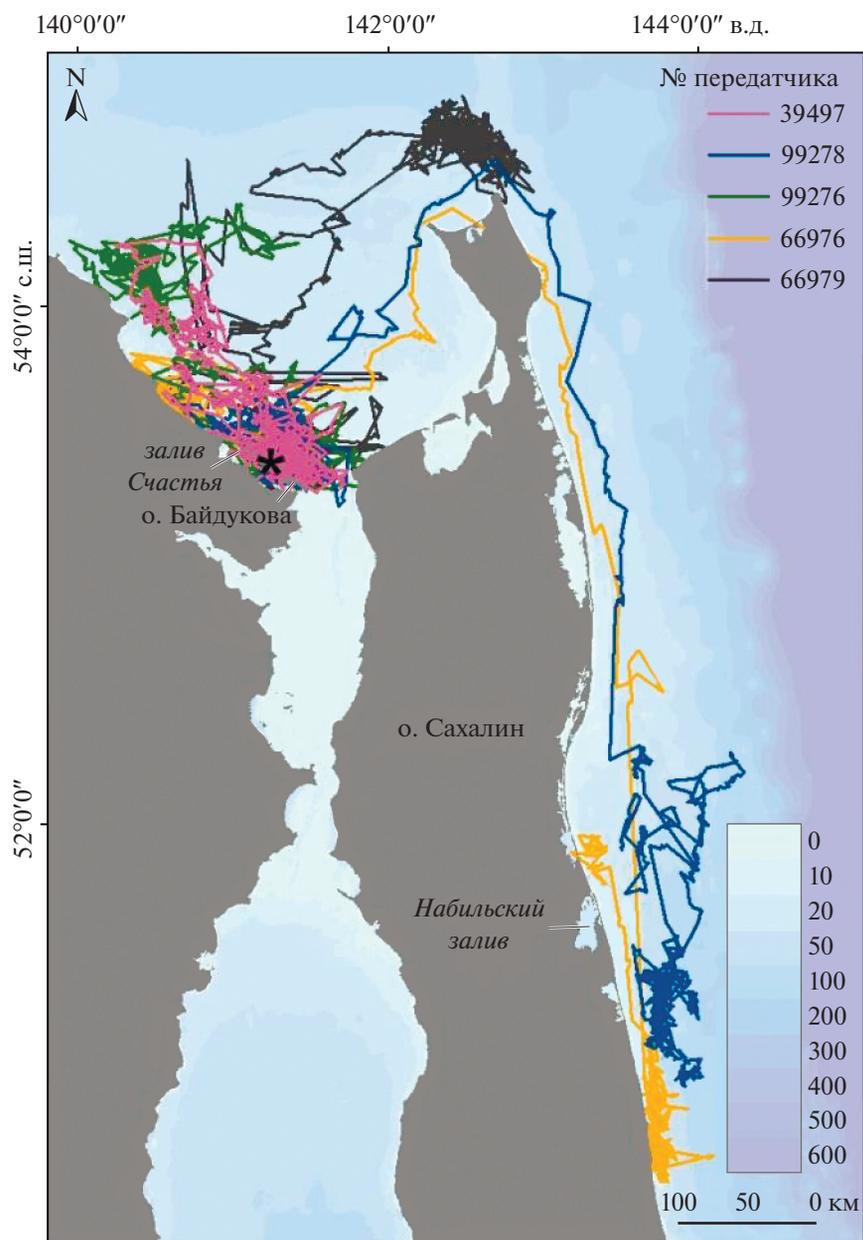


Рис. 1. Треки пяти лахтак, помеченных передатчиками, за период их работы. Место мечения (о-в Чкалова) отмечено звездочкой (*).

Расстояние, которое лахтаки преодолевали за день, за весь период наблюдений составило в среднем 95.6 км ($SD = 26.7$). Общее расстояние, пройденное животными за время работы передатчиков, составило 19689 км ($SD = 5403.8$), самый длинный суммарный путь (25142 км) принадлежит самке с передатчиком № 66979.

Все время наблюдений – с 16.09.2013 г. до прекращения работы передатчиков в марте – апреле 2014 г., можно разделить на четыре периода, которые отличаются особенностями распределения

помеченных нами лахтак по акватории Охотского моря, характером их перемещений и расстоянием от места поимки и мечения: 1 – период нахождения лахтак в акватории Сахалинского залива в районе их поимки и мечения (залив Счастья, район островов Чкалова и Байдукова); 2 – период расширения используемой акватории до всей юго-западной части Сахалинского залива; 3 – период активного перехода из юго-западной части Сахалинского залива; 4 – период нахождения в акватории, которой лахтаки достигли в результате

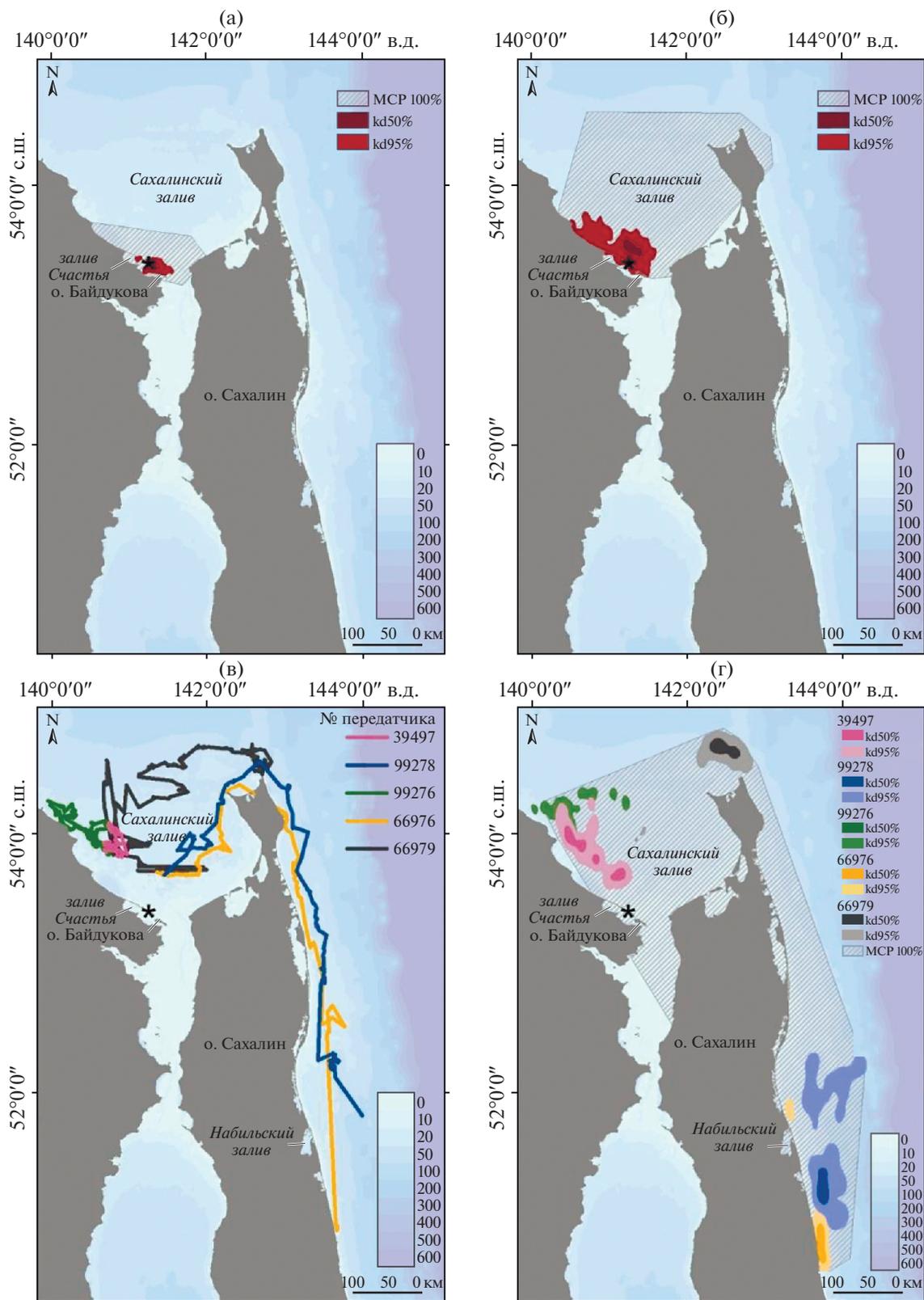


Рис. 2. Общая акватория (МСР100%) и ее ключевые участки, выявленные методом kernel (kd50% и kd95%), для помеченных лахтаков в разные периоды: а – с 16.09.2013 по 10.11.2013; б – с 11.11.2013 по 27.12.2013; в – с 27.12.2013 по 15.01.2014 (показаны треки перемещений); г – с 16.01.2014 до конца прослеживания; * – место мечения (о-в Чкалова).

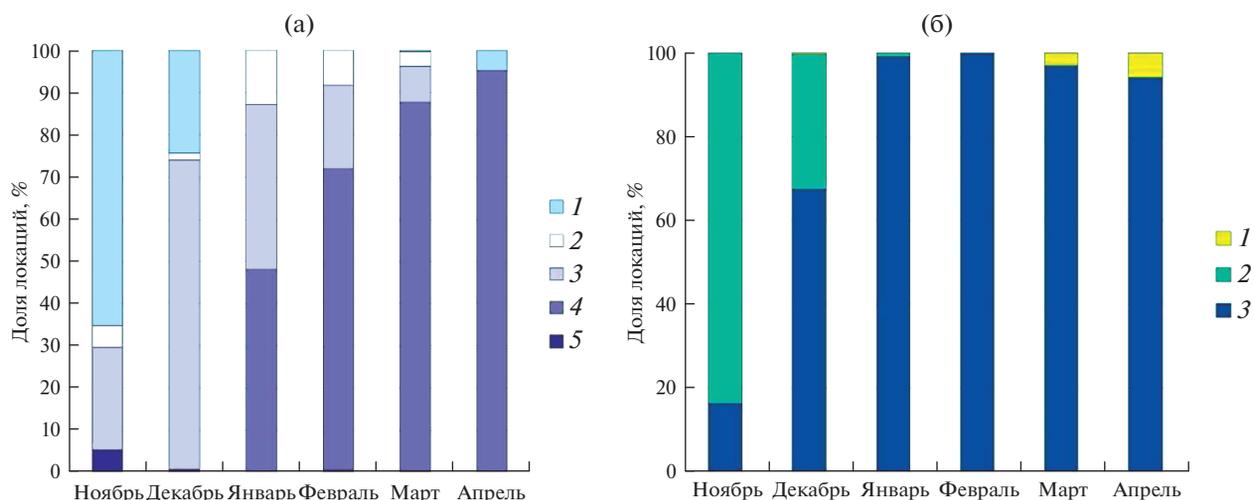


Рис. 3. Доля локаций лахтак, зарегистрированных на различных типах льда и среди льда различной сплоченности: а – тип льда: 1 – чисто, 2 – нилас, 3 – молодой, 4 – однолетний, 5 – припай; б – сплоченность льда: 1 – 40–60%, 2 – 70–80%, 3 – 90–100%.

активного перехода. Использование акватории лахтакими в эти периоды показано на рис. 2.

С момента установки передатчиков 16.09.2013 г. и до 11.11.2013 г. все помеченные животные практически не покидали район мечения и перемещались не далее 40 км от места отлова ($M = 13.1$ км; $SD = 13.2$, $n = 6541$ локация). В течение этого времени лахтаки активно использовали акваторию залива Счастья и прилегающую к островам Чкалова и Байдукова часть Сахалинского залива. Далее 40 км от места отлова животные удалились в этот период лишь дважды: самка № 99276 совершила радиальный переход до о-ва Сахалин, а самка № 66976 – вдоль побережья в западную часть Сахалинского залива. Площадь используемой пятью помеченными лахтакими акватории в этот период составила: общая – 7649.3 км² (MCP100%), ключевая ее часть – 847.2 км² (kernel95%) (см. рис. 2а).

После 11.11.2013 г. все животные постепенно стали использовать всю юго-западную часть Сахалинского залива. Лахтаки стали удаляться дальше от места мечения ($M = 38.6$ км; $SD = 27.5$), возросла и площадь используемой ими акватории: как общая – 14864.0 км² (MCP100%), так и ключевая ее часть – 5052.8 км² (kernel95%) (см. рис. 2б).

С середины и до конца декабря все лахтаки начали совершать относительно большие переходы (от 100 до 550 км), которые занимали у них от нескольких дней до трех недель, в другие акватории. Используемая ими за этот период перехода акватория показана на рис. 2в. К 15.01.2014 г. лахтаки распределились по трем районам, в которых затем пребывали до прекращения работы передатчиков: в западной части Сахалинского залива

(№ 99276 и 39497), около северной оконечности о-ва Сахалин (№ 66979) и у его восточного побережья в районе Набильского залива (№ 66976 и 99278) (рис. 2г и 3). В этот период удаленность от места мечения у всех лахтак была максимальной ($M = 222.3$ км; $SD = 115.0$).

Ледовая обстановка. Одним из основных факторов, определяющих перемещения лахтак, является ледовая обстановка. В период наблюдений в Сахалинском заливе припайный лед начал формироваться 10.11.2013 г. и в течение нескольких дней он полностью покрыл залив Счастья. Основная часть Сахалинского залива в течение ноября и декабря продолжала оставаться свободной ото льда: появляющийся нилас (тонкая ледовая корка толщиной до 10 см) держался несколько дней и затем таял. После 20.12.2013 г. весь Сахалинский залив начал закрываться сначала ниласом, затем молодым льдом (толщиной 10–30 см), а в начале января 2014 г. – толстым однолетним льдом (толщиной 30–200 см). По мере формирования льда и изменений его типа и сплоченности происходили изменения в местах регистрации лахтак (рис. 3). В ноябре помеченные животные встречались и среди ниласа, и однолетнего льда, и припая, но еще довольно часто (65.2% всех локаций) находились среди открытой воды. В декабре доля локаций лахтак среди открытой воды уменьшилась (24.3%), а среди молодого льда возросла (73.3%). В январе животных начали регистрировать среди толстого однолетнего льда (на него приходится почти половина всех локаций – 48.1%), и с января по апрель доля их локаций здесь росла, достигнув в марте–апреле более 80%. В апреле лахтаки вновь появились

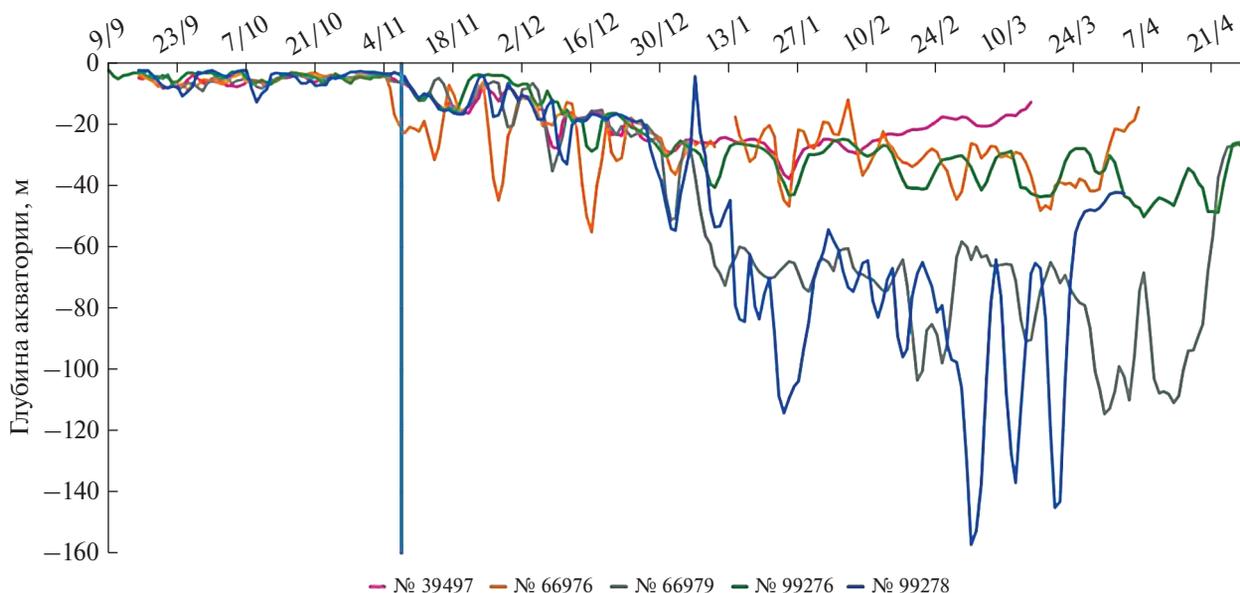


Рис. 4. Средняя глубина акватории в местах регистрации лахтаков в течение суток. Вертикальной линией обозначена дата начала образования припая (11.11.2013).

среди открытой воды. В районах с припайным льдом в течение всего времени прослеживания животных практически не регистрировали (см. рис. 3а).

С начала формирования льда и до окончания прослеживания лахтаков сплоченность льда в местах их регистрации всегда была более 40% и по мере развития ледовой обстановки постепенно увеличивалась. В ноябре доля локаций среди льда сплоченностью 70–80% составила 83.6%, а при сплоченности 90–100% – 16.4%; в декабре при сплоченности льда 90–100% лахтаки стали регистрироваться чаще, а затем практически всегда находились на таком льду (см. рис. 3б).

Глубина акватории в районах перемещений лахтаков. Глубина акватории, на которой регистрировали лахтаков (рис. 4), в течение периода наблюдений изменялась от 0 до 160 м (однако за все время наблюдений в акваториях с глубинами более 100 м были зарегистрированы только 3.6% локаций животных и только у одного животного).

С момента мечения 16.09.2013 г. до 10.11.2013 г. животные находились в очень мелководных районах: 94% их локаций отмечены на акватории с глубинами менее 10 м. С 11.11.2013 г., когда начал образовываться припай, до начала января глубины акватории, на которых регистрировали лахтаков, несколько увеличились, но не превышали 40 м. В начале января часть лахтаков (№ 39497, 66976, 99276) осталась в относительно неглубоководных районах и практически не регистрировалась в водах с глубинами более 40 м, а другая часть (№ 66979 и 99278) перешла в более глубоковод-

ные районы – от 60 до 180 м. Расстояние от места мечения и средние глубины, на которых регистрировали лахтаков в разные периоды, представлены на рис. 5.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выделенные периоды (нахождение лахтаков в акватории Сахалинского залива в районе их помйки и мечения, расширение используемой акватории до всей юго-западной части Сахалинского залива, активный переход из юго-западной части Сахалинского залива и нахождение в акватории, которой лахтаки достигли в результате активного перехода) сопряжены с особенностями абиотических условий – состоянием акватории и характером ледового покрова, глубинами акватории в местах регистрации лахтаков. Основная причина, из-за которой лахтаки меняют свое местоположение, – изменение ледовой обстановки. Эта причина указывается как главная для перемещений лахтаков и в других частях ареала [36, 37]. Кроме того, отмечено изменение спектра питания лахтаков в течение года. Моллюски являются важнейшей частью рациона весной и летом, так как в это время года могут быть недоступны другие компоненты рациона [4, 9]. К осени моллюски становятся менее активными, лед может полностью закрыть для лахтаков доступ к этому ресурсу, в пищу начинают доминировать креветки и крабы, а зимой в некоторых регионах лахтаки могут полностью переходить на питание рыбой [38]. Питание лахтаков в осенне-зимние месяцы в Охотском море

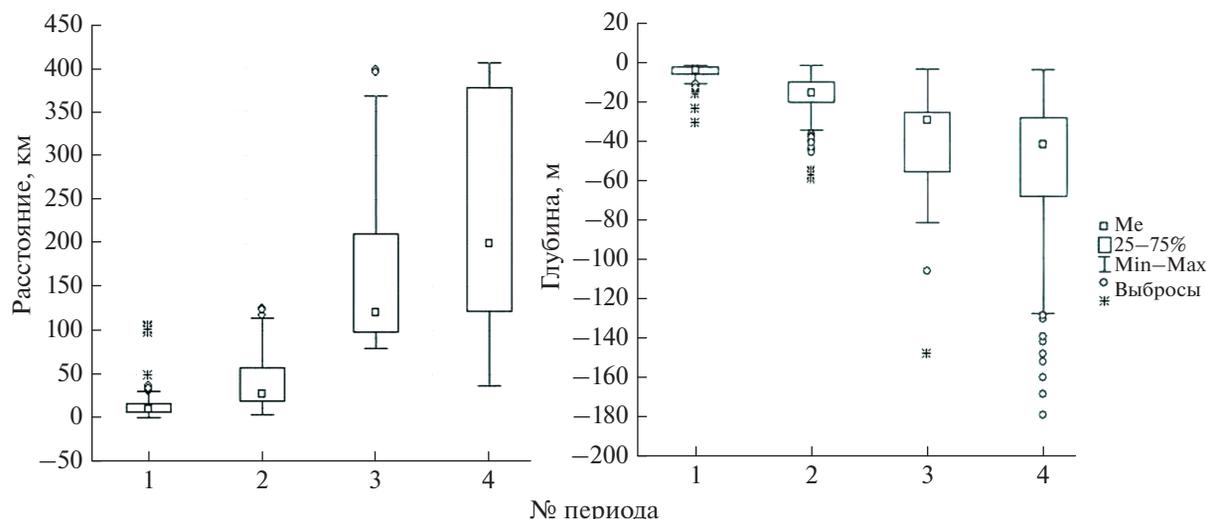


Рис. 5. Расстояние от места мечения и глубины, на которых регистрировали лахтак в разные периоды (Me — медиана, Min — минимальное значение, Max — максимальное значение): 1 — нахождение лахтак в акватории Сахалинского залива в районе их поимки и мечения (залив Счастья, район островов Чкалова и Байдукова); 2 — расширение используемой акватории до всей юго-западной части Сахалинского залива; 3 — активный переход из юго-западной части Сахалинского залива; 4 — нахождение в акватории, которой лахтаки достигли в результате активного перехода.

не исследовалось, поэтому мы не можем оценить, изменяется ли рацион в выделенные нами периоды и что является первоочередным — смена рациона или смена местообитания. В приведенных выше работах влияние смены питания на перемещения лахтак не отмечалось.

Первый период характеризуется отсутствием льда. Он заканчивается началом формирования прибрежного льда, который затрудняет нахождение животных в мелководном районе. Глубины, которых придерживаются в это время лахтаки, крайне малы (<10 м). На большей части ареала лахтак не делает залежек на берегу, всегда оставаясь привязанным к ледовой кромке [39], но там, где летом акватория полностью освобождается ото льда, он может образовывать скопления на низких берегах или банках. Такие залёжки известны для Охотского моря [13, 22], хотя привязанность лахтак к ним не подтверждена. Из 8 животных, передатчики которых доработали до начала ноября, ни одно из них не ушло из района мечения. Этот период — время нагула лахтака, и такая привязанность его к Сахалинскому заливу объясняется высокой продуктивностью бентофауны данного района [40].

Второй период характеризуется формированием ледового покрова, который в 2013 г. в Сахалинском заливе начал появляться 10 ноября. Сразу после появления лед еще не способен выдержать вес взрослого лахтака, однако он преграждает тюленю выход на береговые залёжки и ограничивает добычу корма около побережья, что приводит к вытеснению лахтак. Удаленность животных от места

мечения возрастает — они находятся мористее и в более западной части Сахалинского залива, еще свободной ото льда. Незначительно возрастает и глубина акваторий, в которых находятся животные. В рационе лахтака летом и осенью доминируют бентосные организмы [41, 42]. Поэтому даже после формирования ледового покрова животные продолжали находиться в водах с наименьшей глубиной, которые еще не закрыты льдом. В декабре доля локаций лахтак среди льда достигает 73.3%. По имеющимся данным мы не можем точно определить, залегал ли тюлень на льду или находился в воде среди льдин. Однако уже в декабре молодой лед может достигать толщины 30 см [43], и лахтаки могут использовать его для залегания. С конца декабря, с развитием более плотного и толстого льда, который начал закрывать Сахалинский залив, начинается третий период, выделенный нами в перемещениях лахтак.

Третий период — самый непродолжительный по времени (менее 3 недель) и проходит при установившемся ледовом покрове. Лахтаки в этот период направлены и быстро перемещаются из Сахалинского залива в другие районы, в которых они проводят зиму. Основная часть перемещений проходит вдоль берега, в акваториях с наименьшими глубинами (<60 м) (пути перемещений двух помеченных животных проходили через районы добычи и транспортировки углеводородов, расположенные вдоль восточного побережья о-ва Сахалин). Перемещения к местам зимнего обитания заняли у лахтак до 20 дней.

Четвертый период — время нахождения лахтаков на льду. При этом они предпочитают толстый однолетний лед высокой сплоченности (90–100%), хотя в акватории присутствует и лед меньшей сплоченности. Открытой воды животные избегают. Все лахтаки достигли мест своего зимнего обитания к середине января. Длительных быстрых переходов они больше не совершали. В этот период животные разделились на две группы по занимаемым глубинам. Сходным образом ведет себя лахтак и в Беринговом море, устраивая залёжки на льду с концентрацией более 75% [44]. Сплошного припайного льда лахтак, как и в других районах [45], избегает.

Следует отметить, что в годовом жизненном цикле лахтака в Охотском море в отличие от основной части его ареала, где этот вид тесно связан с ледовой кромкой и в течение года перемещается вслед за ней, в связи с полным освобождением моря ото льда в летнее время появляются дополнительные периоды — период формирования ледового покрова и быстрых перемещений к зимним местообитаниям. У лахтаков арктического региона выделяют только нагульный (летний) и репродуктивный (зимний) периоды [1].

Спутниковые передатчики позволили нам проследить пути перемещений лахтаков между нагульными и репродуктивными местообитаниями в Охотском море. Размножение лахтаков здесь приходится на конец марта—апрель (с пиком в первой половине апреля) [13, 14]. Помеченные нами лахтаки, летом нагуливающиеся в районе о-ва Чкалова в Сахалинском заливе, к зимнему периоду размножения разделились на три группы: одни остались в западной части Сахалинского залива, другие ушли к северной оконечности о-ва Сахалин, третьи — на восточное его побережье. Репродуктивное скопление лахтаков на восточном побережье о-ва Сахалин ранее было описано [21], а нахождение их в Сахалинском заливе зимой не отмечалось, хотя о перемещении туда лахтаков с севера и востока о-ва Сахалин по мере разрушения ледового покрова было известно [22].

Возвращение после сезона размножения к летним местообитаниям нам удалось зарегистрировать у одной особи лахтака (№ 66979). Эта половозрелая самка, активно перемещавшаяся до 25.03.2014 г., в течение следующего месяца (до 20.04.2014 г.) регистрировалась на очень небольшом участке к северу от о-ва Сахалин, а затем двинулась по направлению к центральной части Сахалинского залива, прошла за неделю 187 км, а 28.04.2014 г. ее передатчик прекратил работу. По-видимому, в период с 25.03.2014 г. по 20.04.2014 г. она родила и выкормила щенка (такой срок, около 24 дней, совпадает с известной продолжительностью лактации у этого вида [5]), а с разрушени-

ем ледового покрова она начала возвращаться к летним местообитаниям у о-ва Чкалова.

На всем ареале лахтак обычно использует акваторию в пределах 200-метровой изобаты [39, 45, 46]. В Охотском море помеченные нами лахтаки в течение всего времени прослеживания практически не регистрировались в водах с глубинами более 100 м: только 3.6% их локаций вышли за эту изобату. В некоторых районах Арктики лахтаки ведут себя таким же образом [47].

Таким образом, основными летними местообитаниями лахтаков, нагуливающих в районе о-ва Чкалова, являются прибрежные районы Сахалинского залива. После становления льда все животные совершили протяженные миграции к зимним местообитаниям: в оффшорную часть Сахалинского залива, а также к северному и восточному побережьям о-ва Сахалин. Основными факторами, оказавшими влияние на сроки и характер перемещений лахтаков и выбор ими сезонных местообитаний, оказались толщина, сплоченность льда, даты становления ледового покрова и глубины акватории.

Полевая часть работы выполнена в рамках деятельности Постоянно действующей экспедиции РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России, а также при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14-05-31440 мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cameron M.F., Bengtson J.L., Boveng P.L. et al. Status review of the bearded seal (*Erignathus barbatus*) // U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-211, 2010. 246 p.
2. Burns J.J. Remarks on the distribution and natural history of pagophilic pinnipeds in the Bering and Chukchi Seas // Journal of Mammalogy. 1970. V. 51. № 3. P. 445–454.
3. Fay F.H. The role of ice in the ecology of marine mammals of the Bering Sea // Oceanography of the Bering Sea. 1974. P. 383–399.
4. Nelson R.R., Burns J.J., Frost K.J. The bearded seal (*Erignathus barbatus*) // Marine mammal species accounts, wildlife technical bulletin. 1984. V. 7. P. 1–6.
5. Lydersen C., Kovacs K.M. Behaviour and energetics of ice-breeding, North Atlantic phocid seals during the lactation period // Marine Ecology Progress Series. 1999. V. 187. P. 265–281.
6. Moore S.E., Huntington H.P. Arctic marine mammals and climate change: impacts and resilience // Ecological Applications. 2008. V. 18. № sp2. P. S157–S165.
7. Poloczanska E.S., Brown C.J., Sydeman W.J. et al. Global imprint of climate change on marine life // Nature Climate Change. 2013. V. 3. № 10. P. 919–925.

8. *Laidre K.L., Stern H., Kovacs K.M.* et al. Arctic marine mammal population status, sea ice habitat loss, and conservation recommendations for the 21st century // *Conservation Biology*. 2015. V. 29. № 3. P. 724–737.
9. *Lowry L.F., Frost K.J., Burns J.J.* Feeding of bearded seals in the Bering and Chukchi Seas and trophic interaction with Pacific walrus // *Arctic*. 1980. P. 330–342.
10. *Kovacs K.M., Lydersen C., Overland J.E., Moore S.E.* Impacts of changing sea-ice conditions on Arctic marine mammals // *Marine Biodiversity*. 2011. V. 41. № 1. P. 181–194.
11. *Richardson W.J., Greene C.R. Jr., Malme C.I., Thomson D.H.* Marine mammal hearing // *Marine Mammals and Noise*. 1995. P. 205–240.
12. *Фрейман С.Ю.* Материалы к промысловой биологии тюленей Дальнего Востока // *Труды ВНИРО*. 1935. Т. 3. С. 188–203.
13. *Тихомиров Э.А.* Распределение и миграции тюленей в водах Дальнего Востока // *Труды совещания по биологии и промыслу морских млекопитающих*. 1961. № 2. С. 110–123.
14. *Крылов В.И., Федосеев Г.А., Шустов А.П.* Ластоногие Дальнего Востока. М.: Пищевая пром-ть, 1964. 59 с.
15. *Тихомиров Э.А.* О распределении и биологии ластоногих Берингова моря // *Труды ВНИРО*. 1964. Т. 53. С. 277–285.
16. *Федосеев Г.А.* О состоянии запасов и рациональном использовании тюленей Охотского моря // *Изв. ТИНРО*. 1966. Т. 58. С. 129–135.
17. *Наумов С.П.* Ластоногие Охотского моря // *Уч. зап. Московского педагогич. ин-та*. 1941. Т. 24. № 2. С. 19–74.
18. *Федосеев Г.А., Бухтияров Ю.А.* Питание тюленей Охотского моря // *Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих*. Ч. 1. Махачкала, 1972. С. 110–112.
19. *Болтунов А.Н., Алексеева Я.И., Беликов С.Е.* и др. Морские млекопитающие и белый медведь Карского моря: обзор современного состояния. М.: Печатный центр “Декарт”, 2015. 103 с.
20. *Hammill M.O., Kovacs K.M., Lydersen C.* Local movements by nursing bearded seal (*Erignathus barbatus*) pup in Kongsfjorden, Svalbard // *Polar Biology* (Print). 1994. V. 14. № 8. P. 569–570.
21. *Федосеев Г.А.* Популяционная биология ледовых форм тюленей и их роль в экосистемах Северной Пацифики. Магадан: МагаданНИРО, 2005. 179 с.
22. *Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А., Соколов В.Е.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 2, ч. 3. Ластоногие и зубатые киты. М.: Высшая школа, 1976. 718 с.
23. *Пихарев Г.А.* Тюлени юго-западной части Охотского моря // *Изв. ТИНРО*. 1941. Т. 20. С. 61–99.
24. *Потелов В.А.* Распределение и миграции морского зайца в Белом, Баренцевом и Карском морях // *Морские млекопитающие*. М.: Наука, 1969. С. 245–251.
25. *Simpkins M.A., Hiruki-Raring L.M., Sheffield G.* et al. Habitat selection by ice-associated pinnipeds near St. Lawrence Island, Alaska in March 2001 // *Polar Biology*. 2003. V. 26. № 9. P. 577–586.
26. *Frost K.J., Whiting A., Cameron M.F., Simpkins M.A.* Habitat use, seasonal movements and stock structure of bearded seals in Kotzebue Sound, Alaska // *Tribal Wildlife Grants Program, Fish and Wildlife Service, Tribal Wildlife Grants Study U-4-IT. Final report from the Native Village of Kotzebue, Kotzebue, AK, for US Fish and Wildlife Service, Anchorage, AK*. 2008. P. 1–16.
27. *Тихомиров Э.А.* Рост тела и развитие органов размножения северотихоокеанских настоящих тюленей // *Изв. ТИНРО*. 1968. Т. 62. С. 216–243.
28. *Сленцов М.М.* О биологии размножения ластоногих Дальнего Востока // *Зоол. журн*. 1943. Т. 12. Вып. 2. С. 109–128.
29. *Lopez R., Malardé J.P.* Improving ARGOS Doppler location using Kalman filtering. CLS-DT-MEMO-11-65. 2011. 14 p.
30. *R Core Team.* R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019. URL <https://www.R-project.org/>
31. *Boveng P.L., Bengtson J.L., Buckley T.W.* et al. Status Review of the Spotted Seal (*Phoca largha*). U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-200, 2009. 153 p.
32. *Freitas C., Kovacs K.M., Ims R.A.* et al. Ringed seal post-moult movement tactics and habitat selection // *Oecologia*. 2008. V. 155. № 1. P. 193–204.
33. *Hayne D.W.* Calculation of size of home range // *J. Mammal*. 1949. V. 30. P. 1–18.
34. *Worton B.J.* Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies // *Ecology*. 1989. V. 70. P. 164–168.
35. *Powell R.A.* Animal home ranges and territories and home range estimators // *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. New York: Columbia University Press, 2000. № 15. P. 65–110.
36. *Breed G.A., Cameron M.F., Ver Hoef J.M.* et al. Seasonal sea ice dynamics drive movement and migration of juvenile bearded seals *Erignathus barbatus* // *Marine Ecology Progress Series*. 2018. V. 600. P. 223–237.
37. *Cameron M.F., Frost K.J., Ver Hoef J.M.* et al. Habitat selection and seasonal movements of young bearded seals (*Erignathus barbatus*) in the Bering Sea // *PloS one*. 2018. V. 13. № 2. e0192743.
38. *Johnson M.L., Fiscus C.H., Ostenson B.T., Barbour M.L.* Marine mammals // *Environment of the Cape Thompson Region, Alaska*. U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, TN. 1966. P. 877–924.
39. *Kovacs K.M.* Bearded Seal: *Erignathus barbatus* // *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, 2018. С. 83–86.

40. *Чернявский В.И.* Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 13–19.
41. *Потелов В.А.* Питание морского зайца // Материалы рыбохоз. исслед. 1971. № 18. С. 107–121.
42. *Бухтияров Ю.А.* Питание тюленей в южной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1990. Т. 112. С. 96–102.
43. Ледовые условия и методы их прогнозирования в Охотском море // Монографический справочник. Проект “Моря”. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX. Охотское море. 1998. № 1. С. 291–331.
44. *Ver Hoef J.M., Cameron M.F., Boveng P.L.* et al. A spatial hierarchical model for abundance of three ice-associated seal species in the eastern Bering Sea // Statistical Methodology. 2014. V. 17. P. 46–66.
45. *Burns J.J., Frost K.J.* The natural history and ecology of the bearded seal, *Erignathus barbatus* // Environmental Assessment of the Alaskan Continental Shelf, Final Reports. 1979. V. 19. P. 311–392.
46. *Косыгин Г.М., Трухин А.М., Велижанин А.Г.* Зимнее распределение тюленей в Охотском море // Морские млекопитающие Дальнего востока. Владивосток: ТИНРО, 1984. С. 99–107.
47. *Finley K.J., Renaud W.E.* Marine mammals inhabiting the Baffin Bay North Water in winter // Arctic. 1980. P. 724–738.

ВЛИЯНИЕ ФАЗЫ ДИНАМИКИ ПЛОТНОСТИ И ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ЭФФЕКТА ГРУППЫ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.)

© 2021 г. В. И. Пономарев^а *, Г. И. Клобуков^а, В. В. Напалкова^а,
Е. М. Андреева^а, И. А. Кшняев^б

^аБотанический сад УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

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

*e-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2020 г.

После доработки 16.04.2021 г.

Принята к публикации 25.04.2021 г.

На основании многолетнего лабораторного выращивания на искусственной питательной среде разной модификации гусениц непарного шелкопряда из яйцекладок, собранных в одном лесном массиве в разные фазы динамики численности, изучено влияние биотических и абиотических факторов на длительность развития и выживаемость гусениц в младших возрастах при групповом и одиночном режимах выращивания. Показано, что на длительность развития гусениц в младших возрастах оказывают влияние сумма эффективных температур на раннеэмбриональной стадии развития, длительность нахождения эмбрионов при температуре ниже порога развития, состав корма. Влияние группового режима выращивания (групповой эффект) на скорость развития гусениц связано с фазой динамики численности, и его наиболее выраженное положительное проявление отмечено в эруптивный период. Установлено, что реакция гусениц на состав корма, опосредованная через длительность развития, в разных режимах выращивания в зависимости от фазы численности различается. В зависимости от состава корма эффект группы может быть обусловлен как ускорением развития гусениц в групповом режиме, так и замедлением их развития в одиночном режиме выращивания. Получены количественные оценки исследованных эффектов.

Ключевые слова: непарный шелкопряд, эффект группы, младшие возрасты, эруптивная фаза, состав корма, плотностно-зависимые явления в популяциях

DOI: 10.31857/S036705972106010X

Насекомые, дающие вспышки массового размножения, достигая высокой плотности, сталкиваются с такими проблемами, как усиление конкуренции за пищевой субстрат и пространство [1, 2], усиление пресса хищников и паразитов [3, 4], ускорение распространения инфекционных заболеваний [5, 6]. Однако уровень смертности в период высокой плотности зачастую ниже ожидаемого за счет физиологических и поведенческих изменений, вызванных высокой плотностью особей [7]. Б.П. Уваров [8], одним из первых обнаруживший плотностно-зависимые популяционные эффекты у саранчи, назвал их “фазовым полиморфизмом”. Это явление, которое можно рассматривать как компонент эффекта Олли [9], получило название “групповой эффект” [10].

Групповым эффектом называют зависимые от плотности популяции структурные и функциональные особенности вида (различная окраска покровов насекомых, ускоренное развитие след-

ствие агрегации, изменение скорости потребления кислорода у водных животных и др.) [11]. Э. Вилсон [12] описывает групповой эффект как изменение в поведении или физиологии в пределах вида, вызванное сигналами, не ориентированными ни в пространстве, ни во времени.

Наиболее актуально исследование этого эффекта у видов, дающих периодические вспышки массового размножения, так как выявляемые закономерности позволяют более полно понимать процессы, происходящие в популяциях таких видов при увеличении плотности. Учитывая разнообразие факторов, влияющих на эффект группы, изучение этого явления оптимально с использованием вида, хорошо развивающимся в лабораторных условиях, при фиксированных абиотических показателях, на питательной среде постоянного состава. Этим требованиям соответствует непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L.), одна-

ко до настоящего времени многолетнего исследования эффекта группы у этого вида не проводили.

Цель настоящей работы — анализ проявления эффекта группы у непарного шелкопряда в зависимости от состава корма, абиотических условий развития и фазы градационного цикла родительского поколения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были гусеницы зауральской популяции. Основные кормовые породы данной популяции — береза повислая (*Betula pendula* Roth) и береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.). Яйцекладки непарного шелкопряда для проведения экспериментов собирали в березовых насаждениях близ пос. Покровское (Каменск-Уральский район Свердловской области, 56°28' с.ш. и 61°37' в.д.). Состав насаждения — береза повислая, II бонитет, возраст 70–80 лет, относительная полнота 0.7. В этом районе с 2005 г. по 2011 г. наблюдалась вспышка массового размножения непарного шелкопряда с сильной и сплошной дефолиацией насаждений. Значительный рост плотности популяции был также отмечен в 2016–2017 гг. В эти годы вспышка массового размножения была зафиксирована на всем юге Свердловской области и в прилегающих областях (Курганская и Тюменская) с существенной дефолиацией. В районе сбора кладок увеличение плотности прошло по продромальному типу, без значимой дефолиации. Сбор яйцекладок проводили в августе–сентябре, ежегодно собирая (вне зависимости от плотности кладок) не менее 50 яйцекладок. Плотность кладок приведена в табл. 1. Яйца кладок смешивали для нивелирования влияния на результаты генетических различий.

Отродившихся из кладок гусениц выращивали в групповом и одиночном режимах на стандартной искусственной питательной среде (ИПС) [13] в климатической камере при 26°C и влажности 60%, световой режим — 14 ч день, 10 ч ночь.

При планировании экспериментов учитывали следующие моменты:

1. Для получения устойчивого результата при изучении вклада внутривидовых контактов в эффект группы необходимо, чтобы объем, приходящийся на одну гусеницу в контейнерах для выращивания при разных плотностях, был сопоставим [14]. В связи с этим одиночных гусениц содержали до перехода на третий возраст в чашках Петри объемом 10 мл, в групповом режиме — в чашках Петри объемом 100 мл в первом возрасте по 20 особей, во втором возрасте — по 10 гусениц. Экспериментальная единица — гусеница и в групповом, и в одиночном режимах выращивания, обусловлена тем, что выбор в качестве экспери-

ментальной единицы контейнера приводит к дополнительным эффектам, затрудняющим интерпретацию результатов [14].

2. Сумма эффективных температур (СЭТ), необходимых для отрождения гусениц, оказывает влияние как на длительность их дальнейшего развития, так и на проявление эффекта группы [15]. В связи с этим эксперименты начинали после появления не менее 80% гусениц в течение 2 дней. Для выращивания отбирали гусениц, отродившихся в один день, а гусениц, отродившихся до этого дня, из контейнера удаляли.

3. Поскольку ряд исследователей полагает, что эффект группы обусловлен интенсификацией физиологических процессов [16], в ряде экспериментов использовали ИПС с добавлением сульфата железа ($\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$) из расчета 150 мг на 500 г среды, активизирующего метаболические процессы [17], а также гусениц, эмбрионы которых получили разную летне-осеннюю СЭТ и соответственно развивались с разной скоростью [18].

Сумму летне-осенней СЭТ, накапливаемой в период раннеэмбрионального развития и диапаузирования, рассчитывали на основании результатов феромонного мониторинга, проводимого ежегодно в районе исследования, по данным метеостанции [19]. Отсчет температур выше порогового уровня в 6°C вели с дня медианы лета, указывающего на выход более половины имаго из куколок. Учитывали дни до стабильного перехода среднесуточных температур ниже порогового уровня или до помещения яиц в холодильное оборудование при температурах 0...2°C для прохождения “зимовки” — холодной терминации эмбриональной диапаузы — в вариантах с искусственным варьированием летне-осенней СЭТ [20]. Сведения по году сбора кладок, полученной эмбрионами летне-осенней СЭТ, сроках отрождения из кладок, длительности “зимовки”, режиме выращивания и используемой питательной среде приведены в табл. 1.

При выращивании гусениц учитывали длительность их развития в первом и втором возрастах, а также смертность. Для статистической обработки полученных результатов использовали стандартный пакет программ STATISTICA 6.0. Анализ выживаемости гусениц начальных возрастов проводили методом общих линейных моделей (GLZ) с использованием logit регрессии, анализ влияния условий выращивания на длительность развития — методом общих регрессионных моделей (зависимая переменная — длительность развития) (GRM). Для нормализации остатков их логарифмировали.

Для определения степени коллинеарности предикторов оценивали фактор инфляции дисперсии (VIF). Были учтены как непрерывные

Таблица 1. Годы сбора кладок, условия и режимы выращивания и смертность гусениц непарного шелкопряда Зауральской популяции

Год сбора кладок	Плотность кладок, шт/дер.	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни	Дата отрождения	Режим содержания (шт), 1-й возраст/ 2-й возраст	Длительность “зимовки”, сут	Кол-во гусениц, шт	Смертность, 1-й возраст/ 2-й возраст, %
Выращивание на стандартной ИПС							
2008	3–4	385	29.01.09	20/10 1/1	132	100 50	5/48 8/9
2009	15–20	490	01.02.10	20/10 1/1	116	60 100	33/13 4/0
2010	15–20	660	22.02.11	20/10 1/1	138	60 100	4/0 10/33
2011	10–12	660	30.01.12	20/10 1/1	147	40 90	11/0 15/27
2012	0.2	440	09.02.13	20/10 1/1	128	100 50	23/10 16/2
2013	0.1	510	06.02.14	20/10 1/1	118	100 50	32/16 34/9
2014	0.02	320	20.04.15	20/–* 1/1	192	100 40	59/–* 0/45
2015	0.02	350	29.04.16	20/10 1/1	217	100 50	30/44 10/18
2016	0.3–0.4	730	23.03.17	20/10 1/1	175	100 50	11/12 7/2
2017	0.7	350	10.02.18	20/10 1/1	130	100 51	33/42 22/10
2017	0.7	350	27.02.18	20/10 1/1	147	100 50	18/11 12/7
2018	0.02	775	23.03.19	20/10 1/1	147	100 50	6/2 8/2
Выращивание на ИПС с добавлением FeSO₄							
2008	3–4	385	29.01.09	20/10 1/1	132	100 50	6/1 5/48
2012	0.2	440	09.02.13	20/10 1/1	128	100 50	20/4 8/0
2017	0.7	350	27.04.18	20/10 1/1	147	100 50	16/7 6/2
2018	0.02	775	23.03.19	20/10 1/1	147	80 50	4/1 6/0

* Выращивание проводили до 25-го дня; все особи, не достигшие 3-го возраста, были ликвидированы.

Таблица 2. Оценка влияния условий развития эмбриональной и личиночной стадий непарного шелкопряда на уровень выживаемости до 2-го возраста с помощью обобщенных линейных моделей (GLZ)

Предикторы	Уровень фактора	<i>b</i>	<i>se</i>	Wald	<i>p</i>	95% ДИ	
$b_0^{\#}$		1.597	0.128	155.64	<0.001	1.35	1.85
Летне-осенняя СЭТ (0–1)		1.074	0.179	35.98	<0.001	0.72	1.42
“Зимовка” (0–1)		0.055	0.214	0.07	=0.798	–0.36	0.47
ИПС [1]	FeSO₄	0.300	0.093	10.28	<0.001	0.12	0.48
Режим [2]	Группа	–0.139	0.092	2.27	=0.132	0.32	0.04
Фаза [3]	Вспышка	0.154	0.098	2.49	=0.115	0.04	0.35
[1] × [2]		0.250	0.092	7.33	=0.007	0.07	0.43
[1] × [3]		–0.077	0.094	0.68	=0.410	–0.26	0.11
[2] × [3]		0.263	0.092	8.07	=0.004	0.08	0.44
[1] × [2] × [3]		0.244	0.092	6.96	=0.008	0.06	0.43

Примечание. Здесь и в табл. 3: # – “референтный уровень” – ожидаемое значение выживаемости при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т.е. здесь b_0 – межвспышечный период, одиночное содержание, на стандартной ИПС. В квадратных скобках указаны категориальные предикторы и их взаимодействие. Полужирным выделены значимые эффекты.

предикторы: 1) длительность “зимовки” в сутках – период нахождения при температурах, близких к 0°C; 2) летне-осенняя СЭТ в градусах, накопленных до наступления “зимовки”, так и категориальные; 3) тип питательной среды (с добавлением FeSO₄ или без); 4) фаза динамики численности (вспышка или другие периоды) – годы с плотностью популяции выше 0.5 кладок на дерево отнесены к вспышечным, так как именно при такой плотности начинают фиксировать очаги массового размножения этого вида [16]; 5) режим выращивания (одиночное или в группе). Непрерывные предикторы (летне-осенняя СЭТ и длительность “зимовки”) были преобразованы в диапазон от 0 до 1. Взаимодействие последних трех предикторов также было включено в анализ. Отбор оптимальных моделей из списка конкурирующих для GRM-анализа выполнен по принципу минимума критерия Маллоуза – C_p [21]. Статистически значимыми признавали эффекты при $p < 0.01$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ данных о смертности гусениц показал, что в первом возрасте важными условиями выживания являются тип питательной среды и условия раннего эмбрионального развития – получение оптимальной СЭТ для успешного завершения эмбриогенеза и перехода в диапаузирующее состо-

яние (табл. 2). Групповое содержание не приводит к достоверному росту смертности, но в период вспышки выживаемость в групповом режиме увеличивается. Добавление соединений железа в питательную среду дополнительно повышает выживаемость при групповом выращивании и в целом в период вспышки. Во втором возрасте (табл. 3) при групповом выращивании возрастает смертность, что связано, видимо, с каннибализмом у гусениц, не проявляющимся в первом возрасте [22].

Анализ длительности развития первого возраста показал, что оптимальная модель включает 6 предикторов ($F_{6,2072} = 82.94$, $p < 0.0001$): тип питательной среды, длительность “зимовки”, летне-осенняя СЭТ, фаза численности, а также два парных взаимодействия: фаза численности и режим содержания гусениц; фаза численности и тип питательной среды (табл. 4). Относительной мерой величины эффектов служат магнитуды стандартизованных коэффициентов.

Существенное влияние на развитие первого возраста оказывает длительность “зимовки”. В этот период происходит холодная терминация диапаузы, в которую впадают сформировавшиеся эмбрионы в конце лета. Как и в случае с периодом набора летне-осенней СЭТ, длительность зимовки положительно влияет на скорость развития.

Коэффициенты регрессии предикторов длительности развития гусениц до второго возраста приведены в табл. 5. Связь между длительностью

Таблица 3. Оценка влияния условий развития эмбриональной и личиночной стадий непарного шелкопряда на уровень выживаемости до 3-го возраста с помощью обобщенных линейных моделей (GLZ)

Предикторы	Уровень фактора	<i>b</i>	<i>se</i>	Wald	<i>p</i>	95% ДИ	
$b_0^{\#}$		1.09	0.116	88.3	<0.001	0.87	1.32
Летне-осенняя СЭТ (0–1)		1.46	0.165	78.6	<0.001	1.14	1.79
“Зимовка” (0–1)		–0.117	0.201	0.34	=0.561	–0.51	0.28
ИПС [1]	FeSO₄	0.632	0.088	51.9	<0.001	0.46	0.80
Режим [2]	Группа	–0.221	0.086	6.53	=0.011	–0.39	–0.05
Фаза [3]	Вспышка	0.063	0.091	0.49	0.485	–0.11	0.24
[1] × [2]		0.248	0.086	8.25	=0.004	0.08	0.42
[1] × [3]		0.073	0.087	0.70	=0.403	–0.10	0.24
[2] × [3]		0.214	0.086	6.17	=0.013	0.05	0.38
[1] × [2] × [3]		0.294	0.086	11.6	<0.001	0.12	0.46

Таблица 4. Стандартизованные коэффициенты регрессии и выбор оптимальных ($C_p = \min$) моделей для описания длительности развития гусениц непарного шелкопряда до 2-го возраста

Ранг модели	C_p	<i>N</i>	“Зимовка”	Летне-осенняя СЭТ	Фаза [1]	ИПС [2]	Режим [3]	[1] × [2]	[1] × [3]	[2] × [3]	[1] × [2] × [3]
1	8.78	6	–0.16	–0.12	–0.26	–0.44		–0.25	–0.15		
2	8.84	7	–0.16	–0.12	–0.25	–0.44		–0.24	–0.17		–0.033
3	9.65	8	–0.16	–0.12	–0.25	–0.43		–0.24	–0.17	–0.023	–0.041
4	10.0	9	–0.16	–0.12	–0.24	–0.42	–0.034	–0.23	–0.18	–0.044	–0.054
5	10.4	7	–0.16	–0.12	–0.26	–0.44		–0.25	–0.15	–0.012	
6	10.7	8	–0.16	–0.12	–0.25	–0.44	–0.007	–0.24	–0.17		–0.034
7	10.8	7	–0.16	–0.12	–0.26	–0.44	–0.003	–0.25	–0.15		
8	12.1	8	–0.16	–0.12	–0.26	–0.43	–0.014	–0.25	–0.15	–0.020	
9	42.9	6	–0.15		–0.23	–0.41		–0.20	–0.17		–0.035
10	43.0	7	–0.15		–0.22	–0.41		–0.20	–0.17	–0.029	–0.045

Примечание. Полужирным шрифтом выделена наиболее оптимальная модель.

зимовки и скоростью развития только в первом возрасте, возможно, обусловлена влиянием длительности “зимовки” на СЭТ отрождения: чем дольше период нахождения кладок при низких температурах, тем раньше и дружнее наступает выход из них [23]. Ранее в лабораторных экспериментах нами было показано [24] более быстрое развитие гусениц, отродившихся первыми, а значит, требующих меньшие СЭТ отрождения. Высокий вклад в ускорение развития вносит добавление в ИПС железа как активного микроэлемента, входящего в состав множества ферментов, а

также проявляющего высокую активность в ионной форме.

Вспышечное состояние популяции также оказывает положительное воздействие на показатели развития по сравнению с межвспышечным периодом. Однако наибольший интерес представляет взаимодействие этого фактора с условиями агрегированности особей и типом питательной среды. Именно в период вспышки групповой эффект носит положительный характер, а наличие железа в корме дает больший эффект.

При развитии гусениц до третьего возраста картина несколько меняется. Оптимальная мо-

Таблица 5. Оценки параметров лучшей ($C_p = \min$) регрессионной модели для описания длительности развития гусениц до 2-го возраста: $\log(\text{дни}) = b_0 + \sum b_i x_i + \varepsilon_i$

Предикторы	Уровень фактора	b	se	$t(2072)$	$p <$	95% ДИ	
$b_0^{\#}$		2.32	0.014	160.0	0.0001	2.29	2.35
“Зимовка” (0–1)		–0.20	0.030	–6.8	0.0001	–0.26	–0.14
Летне-осенняя СЭТ (0–1)		–0.11	0.019	–6.0	0.0001	–0.15	–0.08
Фаза численности [1]	Вспышка	–0.09	0.009	–9.4	0.0001	–0.11	–0.07
ИПС [2]	FeSO ₄	–0.17	0.009	–19.4	0.0001	–0.18	–0.15
Режим [3]	Группа	–	–	–	–	–	–
[1] × [2]		–0.08	0.009	–9.4	0.0001	–0.10	–0.06
[1] × [3]		–0.05	0.007	–7.4	0.0001	–0.06	–0.04

Примечание: # – “референтный уровень” – ожидаемое значение $\log(\text{дни})$, при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т.е. здесь b_0 – межвспышечный период, одиночное содержание, на стандартной ИПС. В квадратных скобках указаны категориальные предикторы и их взаимодействие.

Таблица 6. Выбор оптимальных ($C_p = \min$) моделей для описания длительности развития гусениц до 3-го возраста

Ранг модели	C_p	N	“Зимовка”	Летне-осенняя СЭТ	Фаза [1]	ИПС [2]	Режим [3]	[1] × [2]	[1] × [3]	[2] × [3]	[1] × [2] × [3]
1	4.55	6		–0.15	–0.10	–0.65		–0.28	–0.16		–0.06
2	6.26	7	–0.012	–0.15	–0.11	–0.65		–0.28	–0.15		–0.06
3	6.38	7		–0.15	–0.10	–0.65		–0.28	–0.16	–0.009	–0.06
4	6.55	7		–0.15	–0.10	–0.65	–0.001	–0.28	–0.16		–0.06
5	8.10	8	–0.012	–0.15	–0.10	–0.65		–0.28	–0.16	–0.008	–0.06
6	8.26	8	–0.012	–0.15	–0.11	–0.65	–0.001	–0.28	–0.16		–0.06
7	8.28	8		–0.15	–0.10	–0.64	–0.007	–0.28	–0.16	–0.013	–0.06
8	9.58	5		–0.15	–0.11	–0.65		–0.29	–0.13		
9	10.00	9	–0.012	–0.15	–0.10	–0.65	–0.008	–0.28	–0.16	–0.012	–0.06
10	11.34	6		–0.15	–0.11	–0.65		–0.29	–0.13	0.009	

Примечание. Полу жирным шрифтом выделена наиболее оптимальная модель.

дель также включает 6 предикторов ($F_{6,1761} = 170.3$, $p < 0.001$ при VIF не более 1.48). Основные факторы сохраняют свое влияние, кроме периода “зимовки”, но проявляется тройное взаимодействие: фазы численности, типа питательной среды и режима содержания (табл. 6).

Коэффициенты регрессии длительности развития гусениц до третьего возраста приведены в табл. 7. Вклад летне-осенней СЭТ в ускорение развития гусениц продолжает оставаться значимым. Также ожидаемо наиболее высокий вклад в ускорение развития вносит добавление в ИПС железа – развитие ускоряется в период вспышки. Влияние группового выращивания на скорость

развития проявляется только в период вспышки, а влияние других предикторов не изменилось.

Анализ различий в скорости развития гусениц до третьего возраста показал, что в период вспышки скорость развития в групповом режиме выше, в другие фазы динамики численности ниже, чем в одиночном. При этом значимы различия этого показателя только в межвспышечный период на ИПС с добавлением FeSO₄·7H₂O (рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Многочисленные исследования на представителях разных отрядов насекомых (прямокрылые,

Таблица 7. Оценки параметров лучшей ($C_p = \min$) регрессионной модели для описания длительности развития гусениц до 3-го возраста: $\log(\text{дни}) = b_0 + \sum b_i x_i + \varepsilon_i$

Предикторы	Уровень фактора	b	se	$t(1761)$	$p <$	95% ДИ	
$b_0^\#$		2.71	0.008	323.0	0.0001	2.70	2.73
Летне-осенняя СЭТ		-0.11	0.014	-7.6	0.0001	-0.14	-0.08
Фаза [1]	Вспышка	-0.03	0.006	-4.3	0.0001	-0.04	-0.01
ИПС [2]	FeSO ₄	-0.19	0.006	-29.8	0.0001	-0.20	-0.17
Режим [3]	Группа	—	—	—	—	—	—
[1] × [2]		-0.07	0.006	-11.5	0.0001	-0.09	-0.06
[1] × [3]		-0.04	0.006	-7.2	0.0001	-0.05	-0.03
[1] × [2] × [3]		-0.02	0.006	-2.7	0.001	-0.026	0.004

Примечание. # – “референтный уровень” – ожидаемое значение $\log(\text{дни})$, при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т.е. здесь b_0 – межвспышечный период, одиночное содержание на стандартной ИПС. В квадратных скобках указаны категориальные предикторы и их взаимодействие.

чешуекрылые, таракановые, перепончатокрылые и др.) свидетельствуют о схожих тенденциях проявления эффекта группы, зачастую заключающиеся в сокращении периода развития особей попу-

ляции, а у некоторых видов его увеличении, уменьшении средних размеров, снижении смертности и плодовитости, усилении меланизации покровных тканей, увеличении двигательной ак-

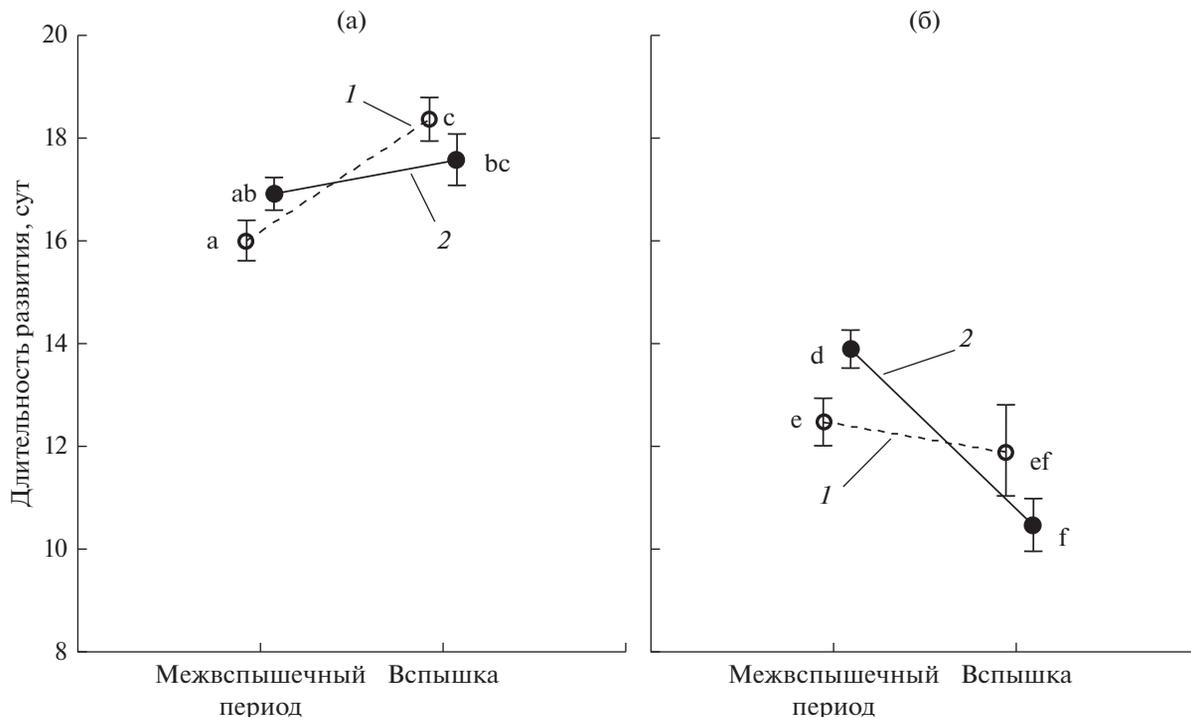


Рис. 1. Влияние фазы динамики численности популяции, типа питательной среды ((а) – стандартная ИПС, (б) – ИПС с добавлением FeSO₄) и режима содержания (1 – одиночное содержание, 2 – групповое) на длительность развития гусениц до третьего возраста ($F_{(1,1761)} = 7.03$, $p = 0.008$). Точками указаны средневзвешенные значения, в погрешности указаны доверительные интервалы 95% ($\bar{x} \pm \text{ДИ } 95\%$). Достоверные различия, рассчитанные по критерию Шеффе для множественных сравнений, при пороге значимости $p < 0.05$ указаны разными буквами.

тивности [2, 8, 25, 26]. Также отмечается повышение иммунной активности, опосредованно связанной с усилением работы фенолоксидазной системы и ростом выработки гемоцитов [7].

Положительное влияние высокой плотности на показатели развития у таких эруптивных видов филлофагов, как непарный шелкопряд, проявляется главным образом у гусениц первого и второго личиночных возрастов. При этом эффект группы у непарного шелкопряда выражается в первую очередь в снижении смертности и увеличении скорости развития [26–29]. Перечисленные эффекты могут быть опосредованно связаны с изменением энзимной активности пищеварительной системы при групповом режиме выращивания [30], влияющей на эффективность усвоения кормового субстрата, а также с усилением работы фенолоксидазной системы [31] как неспецифической стресс-реакции организма на повышенную скученность [5]. В некоторых случаях у этого вида не наблюдается различий между гусеницами, содержащимися при разном уровне плотности, по уровню смертности [29, 31, 32] и скорости развития [29].

Нами ранее было показано значительное варьирование степени проявления эффекта группы в разные годы лабораторного выращивания в зависимости как от состава корма, так и от адаптационных показателей популяции. Установлено существенное различие в векторе проявления эффекта группы на разных кормовых субстратах в период низкой плотности: положительный или отрицательный эффект при питании на листе березы либо его отсутствие – при питании на ИПС [34]. Установлена положительная направленность эффекта группы на ИПС в первые годы вспышки и его отсутствие – на листе березы [15], однако не было понятно, связано ли это с фазой динамики плотности популяции или обусловлено какими-либо другими факторами.

Результаты проведенного исследования показывают, что реакция гусениц на состав корма при разных режимах выращивания в зависимости от фазы численности различается. На стандартной ИПС скорость развития в групповом режиме не изменяется, в то время как при одиночном выращивании в период вспышки она значительно замедляется. Отсутствие различий в длительности развития во время вспышки и в межвспышечный период на стандартной ИПС в групповом режиме выращивания, видимо, связано с наложением влияния питательной среды, так как одиночно выращиваемые гусеницы значительно замедляют свое развитие в период вспышки. Возможно, наблюдаемый феномен связан с изменением пищевых предпочтений в разные фазы градиционного цикла. Этот вопрос требует дополнительных ис-

следований, так как в литературе встречается информация о расширении списка кормовых растений в период вспышки [20, 35].

При выращивании гусениц на ИПС с FeSO_4 ситуация противоположная – происходит значимое ускорение развития гусениц в групповом режиме выращивания в период вспышки. Это позволяет предположить, что интенсификация физиологических процессов не является причиной проявления эффекта группы [16].

В период вспышки массового размножения в естественных условиях отмечаются более высокая скорость развития и, как следствие, более ранние фенологические сроки откладки яиц самками непарного шелкопряда, увеличение летне-осенней СЭТ, накопленной эмбрионами до наступления холодов. Согласно анализу (см. табл. 6, 7), величина летне-осенней СЭТ является значимой наряду с другими факторами, но не определяющей в проявлении эффекта группы.

Таким образом, основным результатом данного исследования – установление значительного влияния фазы динамики численности непарного шелкопряда на проявление эффекта группы, оказывающего положительное влияние на скорость развития гусениц в эруптивную фазу численности. Возможно, наблюдаемые ранее нами и другими авторами отсутствие эффекта группы или его отрицательное проявление [29, 32–34] связаны с фазой динамики численности исходной популяции.

Исследования выполнены в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН, а также за счет гранта Российского научного фонда (проект № 20-64-46011). Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Dethier V.G.* Food-plant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations // *The Canadian Entomologist*. 1959. V. 91. № 9. P. 581–596.
<https://doi.org/10.4039/Ent91581-9>
2. *Applebaum S.W., Heifetz Y.* Density-dependent physiological phase in insects // *Annu. Rev. Entomol.* 1999. V. 44. P. 317–341.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.317>
3. *Stiling P.* Density-dependent processes and key factors in insect populations // *The J. of Animal Ecology*. 1988. V. 57. №. 2. P. 581–593.
<https://doi.org/10.2307/4926>
4. *Turchin P., Taylor A.D., Reeve J.D.* Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test // *Science*. 1999. V. 285. № 5430. P. 1068–1071.
<https://doi.org/10.1126/science.285.5430.1068>

5. *Steinhaus E.A.* Crowding as a possible stress factor in insect disease // *Ecology*. 1958. V. 39. № 3. P. 503–514. <https://doi.org/10.2307/1931761>
6. *Andersson R.M., May R.M.* The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biology Sci.* 1981. V. 291. № 1054. P. 451–524. <https://doi.org/10.1098/rstb.1981.0005>
7. *Wilson K., Cotter S.C.* Density-dependent prophylaxis in insects // *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences* / Eds. Ananthakrishnan T. N., Whitman T. W.. Enfield: Science Publishers Inc. 2009. P. 381–420. <https://doi.org/10.1201/b10201-7>
8. *Uvarov B.P.* Grasshoppers and Locusts. Cambridge: University Press, 1966. V. 1. 481 p.
9. *Courchamp F., Berec L., Gascoigne J.* Allee effects in ecology and conservation. Oxford, UK: Oxford University Press, 2008. 272 p. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570301.001.0001>
10. *Grassé P.P., Chauvin R.* L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes // *Rev. Sci.* 1944. V. 82. P. 461–464.
11. *Дедю И.И.* Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1990. 406 с. <http://www.cnsbh.ru/AKDiL/0039/Default.Shtm>
12. *Wilson E.O.* Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, MA: Belknap Press, 1975. 366 p.
13. *Ильиных А.В.* Оптимизированная искусственная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Osneria dispar* L.) // *Биотехнология*. 1996. № 7. С. 42–43.
14. *Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Напалкова В.В., Кишняев И.А.* Влияние условий эксперимента на проявление эффекта группы у непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) // *Экология*. 2017. № 4. С. 304–311. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040126>
15. *Пономарев В.И., Шаталин Н.В., Стрельская Т.М.* Влияние ионов железа (Fe^{+3}) при добавлении в корм на проявление эффекта группы у гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // *Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. СПб., 2009. Вып. 187. С. 249–258.
16. *Ильинский А.И., Тропин И.В.* Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесн. пром-ть, 1965. 525 с. <https://search.rsl.ru/ru/record/01006414096>
17. *Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В.* и др. Уровень эффективности эндогенных активаторов перекисного окисления липидов мембран у разных возрастов гусениц непарного шелкопряда // *Изв. Самарского научного центра РАН*. 2009. Т. 11. № 1(2). С. 129–131. <https://elibrary.ru/item.asp?id=13619367>
18. *Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Напалкова В.В.* Зависимость морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) от температурных условий в период эмбрионального развития // *Вестник Томского гос. ун-та. Биология*. 2016. № 3(35). С. 107–127. <https://doi.org/10.17223/19988591/35/7>
19. Погода и климат. Метеостанция г. Каменск-Уральский (синоптический индекс – 28449) [Электронный ресурс]: <http://www.pogodaiklimat.ru/>
20. *Бенкевич В.И.* Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 140 с.
21. *Mallows C.L.* Some comments on C_p // *Technometrics*. 1973. V. 15. № 4. P. 661–675. <https://doi.org/10.1080/00401706.1973.10489103>
22. *Mason C.J., Cannizzo Z., Raffa K.F.* Influence of diet and density on laboratory cannibalism behaviors in gypsy moth larvae (*Lymantria dispar* L.) // *J. Insect Behav.* 2014. V. 27. P. 693–700.
23. *Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Ильиных А.В., Дубовский И.М.* Адаптационные аспекты длительности диапаузы популяций непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) разного широтного происхождения // *Сибирский экологич. журн.* 2019. № 1 (26). С. 3–13. <https://doi.org/10.15372/SEJ20190101>
24. *Пономарев В.И., Ильиных А.В., Гнинеко Ю.И.* и др. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 320 с.
25. *Long D.B.* Effects of population density on larvae of Lepidoptera // *Trans. R. Soc. Lond.* 1953. V. 104. № 15. P. 544–585. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1953.tb01247.x>
26. *Peters T.M., Barbosa P.* Influence of population density on size, fecundity and developmental rate of insects in culture // *Annu. Rev. Entomol.* 1977. V. 22. P. 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.22.010177.002243>
27. *Leonard D.E.* Effects of density of larvae on the biology of the gypsy moth, *Porhetra dispar* (L.) // *Entomol. Exp. Appl.* 1968. V. 11. № 3. P. 291–304. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1968.tb02058.x>
28. *Коников А.С.* Регуляторы численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1978. 96 с.
29. *Васильева Т.Г.* Исследование эффекта группы у непарного шелкопряда // *Непарный шелкопряд в Средней и Восточной Сибири*. Новосибирск: Наука, 1982. С. 51–58.
30. *Lazarevic J., Peric-Mataruga V., Vlahovic M.* et al. Effects of rearing density on larval growth and activity of digestive enzymes in *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Folia Biol.* 2004. V. 52. № 1–2. P. 105–112. [http://www.isez.pan.krakow.pl/journals/fofia/pdf/52\(1-2\)/17.pdf](http://www.isez.pan.krakow.pl/journals/fofia/pdf/52(1-2)/17.pdf)

31. *Pavlushin S.V., Belousova I.A., Chertkova E.A.* et al. The effect of population density of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) on its fitness, physiology and activation of the covert nucleopolyhedrovirus // *Eur. J. Entomol.* 2019. V. 116. P. 85–91.
<https://doi.org/10.14411/eje.2019.009>
32. *Злотин А.З.* Влияние плотности и химической обработки корма на развитие *Ocneria dispar* L. при лабораторном разведении // *Зоол. журн.* 1965. Т. XLIV(12). С. 1809–1812.
33. *Киреева И.М.* Экология и физиология непарного шелкопряда. Киев: Наукова думка, 1983. 380 с.
34. *Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В.* Эффект группы у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*, Lepidoptera, Lymantriidae) в зависимости от состава корма и популяционных характеристик // *Зоол. журн.* 2009. Т. 8 (4). С. 446–453.
35. *Montgomery M.E., Wallner W.E.* The gypsy moth a westward migrant // *Dynamics of forest insect populations.* Ed. Berryman A.A. New York: Springer, 1988. P. 354–375.

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ БЕЛОГО ГУСЯ И ЧЕРНОЙ КАЗАРКИ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ В АСПЕКТЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

© 2021 г. С. Б. Розенфельд^а, И. С. Шереметьев^{б, *}, В. В. Баранюк^с

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

^бФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Россия 690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

^сВсероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды (ВНИИ Экология), Россия 117628 Москва, 36 км МКАД, влд. 1, стр. 4

*e-mail: sheremetyev@biosoil.ru

Поступила в редакцию 05.03.2021 г.

После доработки 26.05.2021 г.

Принята к публикации 30.05.2021 г.

Изучены различия в использовании трофических ресурсов в репродуктивный период самого многочисленного в Арктике белого гуся *Anser caerulescens* и самой широко распространенной черной казарки *Branta bernicla* в условиях основной части гнездового ареала гусей (дельта р. Колвилл, п-ов Аляска). Установлено, что диеты этих видов состоят преимущественно из злаков и кустарничков, в меньшей степени — из мхов, осок, хвощей и разнотравья и почти не имеют различий по составу ресурсных наименований. Также обнаружено, что у обоих видов наибольшие затраты на кормодобывание наблюдаются в береговых местообитаниях, наименьшие — в маршевых. При отсутствии существенной дифференциации трофических ниш у белого гуся значительно меньше затраты на кормодобывание, чем у черной казарки. Предлагается вероятный механизм трансформации включающих эти виды сообществ на основе трофических взаимодействий.

Ключевые слова: Арктика, взаимодействия, гуси, казарки, трофическая избирательность, *Anser caerulescens*, *Branta bernicla*

DOI: 10.31857/S0367059721060111

Гуси и казарки (подсем. Anserinae), потребляющие колоссальный объем фитомассы в арктической экосистеме, размножаются и восстанавливают энергетические потери в условиях жестких временных, территориальных и в конечном счете трофических ограничений [1–4]. Поэтому общность ресурсов, неизбежная у таких систематически и экологически близких и в основном широкоареальных видов [5], связывает анализ их трофических взаимодействий с важнейшими задачами эволюционной экологии [6]. Однако значение этих взаимодействий в организации сообществ, включающих гусей и казарок, остается все еще неясным.

Первоочередную актуальность в исследовании этих сообществ представляет объяснение различий между популяционными трендами белого гуся *Anser caerulescens* и черной казарки *Branta bernicla*, так как после глубокой депрессии в XX в. численность первого вида экспоненциально растет и достигла уже 15 млн, а у второго едва сохраняется на уровне 630 тыс. [5, 7]. При этом надо учитывать, что гнездовой ареал у гусей ограничен

в основном Северной Америкой и Гренландией, а у казарок — циркумполярно [1, 5]. Однако очевидная смена в составе доминирующих арктических фитофагов до сих пор рассматривалась преимущественно в аспекте глобального климатического или антропогенного влияния [2, 8, 9], а взаимодействия между ними на основной части общего ареала — только в аспекте дифференциации местообитаний [10]. Анализ эволюционной сущности трансформации сообществ, включающих эти виды, пусть даже на фоне возрастающего влияния извне, вряд ли возможен посредством таких упрощений.

Основа механизма трансформации сообществ, связанной с взаимодействиями экологически сходных видов, изложена в концепции *асимметричной конкуренции*, исход которой на межвидовом уровне определен специфическим неравенством соперников в освоении общих ресурсов [11]. В каждом конкретном случае остается только выяснить детали этого неравенства и по соответствию популяционным трендам — их значение на

Таблица 1. Растительные ассоциации (1–9) типов местообитаний гусей и казарок в дельте р. Колвилл (Аляска, США)

Типы местообитаний	№	Доминанты*
Берега озер	1	Мхи, <i>Deschampsia</i>
	2	<i>Carex</i> , <i>Eriophorum</i> , мхи
Марши	3	<i>Dupontia</i> , <i>Arctophila</i> , <i>Carex</i> , <i>Eriophorum</i> **
	4	<i>Carex</i> (<i>C. subspathacea</i>), <i>Eriophorum</i> , <i>Puccinellia</i>
	5	<i>Carex</i> (<i>C. ramenskii</i>), <i>Eriophorum</i> , <i>Stellaria</i>
	6	<i>Puccinellia</i> , <i>Carex</i> , <i>Eriophorum</i>
Морские берега	7	Злаковые, разнотравье (галечники)
	8	<i>Salix</i> , злаковые, мхи (террасы)
	9	Злаковые, разнотравье, <i>Artemisia</i> (дюны)

* По R. Taylor [16] и D. Derksen с соавт. [15].

** В действительности пресноводные ассоциации [35].

уровне сообщества. Анализ неравного раздела ресурсов у гусей и казарок опирается на их морфофизиологические ограничения [5, 12, 13], место которых в динамике сообщества, включающего белого гуся и черную казарку, уже было показано на о-ве Врангеля [14]. Важнейшим новым шагом в данной работе становится характеристика асимметрии не только ресурсных долей, но и затрат на их освоение и не в нетипичных островных условиях на краю ареала белого гуся, а в его основной части, в Северной Америке.

Хорошая изученность растительности пастбищ североамериканских гусей и казарок [15, 16] впервые позволяет проанализировать и сами трофические различия, и их настоящие причины, превзойдя опосредованные характеристики конкуренции. В рассматриваемом механизме трансформации глубокий интерес представляет возможность ранжирования трофических соперников по шкале *r/K*-стратегий [17]. Доминирование соперника с *r*-стратегией освоения ресурсов сопутствует кризису сообщества, доминирование *K*-стратега — напротив, его долгосрочно стабильному развитию [18, 19]. Если потребителем лучших по качеству, но и требующих больших затрат ресурсов является черная казарка, популяция которой за много лет недалеко ушла от рекордного минимума, то перед нами всего лишь сукцессия арктических фитофагов, а сукцессия — атрибут когерентной фазы развития сообществ, характеризующейся минимальным влиянием внешних, в том числе глобальных климатических и/или антропогенных изменений [18]. Если таким *r*-стратегом является белый гусь, то быстрый рост его популяции — показатель масштабного, вероятно, экзогенного кризиса.

Данные об истощении ресурсов североамериканских летних пастбищ этих видов гусей и каза-

рок [20, 21] позволяют в рабочем порядке предполагать, что исход их асимметричной конкуренции зависит, скорее, от различий в затратах на кормодобывание, чем в ширине ниш, в том числе и за счет важнейших ресурсов, т.е. в качестве питания. Значение успешного размножения, определяемого в первую очередь выживаемостью кладок и птенцов, множество которых гибнет во время и после насиживания [1, 5, 22], в приросте популяций белого гуся и черной казарки указывает на ключевую роль этой части годового цикла в анализе взаимодействий между ними [23–25]. Главная цель нашей работы — изучить особенности трофических взаимодействий белого гуся и черной казарки в период размножения и выяснить их значение в трансформации включающих эти виды сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Северное побережье Аляски, где динамика и размерное соотношение популяций белого гуся и черной казарки отражают положение дел не только в Западной Арктике, но и во всем мире [2, 7, 26, 27], имеет большое значение. Здесь ареной интенсивных исследований стали типичные для арктического побережья США и Канады места гнездования этих видов гусей и казарок в дельте р. Колвилл (650 км²), находящейся на побережье моря Бофорта в подзоне гипоарктических тундр [2, 28]. Можно выделить до девяти типов растительных ассоциаций, приуроченных к трем типам ландшафта (табл. 1): приморские марши с доминированием галофитов, материковые заозеренные тундры и береговые тундры [2, 15, 16].

Кормовые пробы представлены экскрементами гусей ($n = 21$) и казарок ($n = 15$), собранными В.В. Баранюком в мае–июле 2012 г. в местах их

концентрации без непосредственного контакта. Ресурсные наименования (растения) в кормовых пробах идентифицированы по методу М. Owen [29] с использованием эталонных микрофотографий [30]. При характеристике растительности пастбищ использованы опубликованные данные R. Taylor [16], D. Derksen et al. [15] и J. Hupp et al. [2]. Растения в сети данных по типам ассоциаций и кормовым пробам объединены в основном на уровне родов (табл. 2). UPGMA-классификация проб и типов ассоциаций, в том числе в тестировании их ландшафтного распределения, выполнена на основе соотношения ресурсов по частоте встречаемости. Избирательность ресурсов определена по индексу Джэйкобса D [31]:

$$D = (c_i - a_i)/(c_i + a_i - 2c_i a_i),$$

где c_i – доля i ресурса в пробах, a_i – доля i ресурса на пастбище каждого типа местообитаний. Ресурсные наименования распределены по трем категориям, соответствующим интервалам значений D $[-1; 1]$ по В.С. Ивлеву [32]: $D \in [0.33; 1]$ – элективные (предпочитаемые), $D \in (-0.33; 0.33)$ – нейтральные (оппортунистические), $D \in [-1; -0.33]$ – дискриминируемые (избегаемые).

Ранжирование гусей и казарок по избирательности выполнено по (1) количественной доле элективных ресурсов в диете (% числа фрагментов эпидермиса), (2) доле элективных ресурсов в составе диеты (% числа ресурсов) и (3) отношению первого показателя ко второму. Последний интерпретирован как индекс *избирательного усилия*, позволяющий соотносить затраты рассматриваемых видов на кормодобывание. Вид с большей количественной долей элективных ресурсов и/или меньшей их долей в составе диеты и, таким образом, с большим избирательным усилием ранжирован как более избирательный. Дифференциация гусей и казарок по составу трофического спектра оценена с использованием индекса Шимкевича-Симпсона [33], по избирательности – с использованием коэффициента корреляции Спирмена между значениями D ресурсов. Все расчеты выполнены в Statistica 13 [34].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кормовые растения и классификация пастбищ.

На переувлажненных и затопленных участках доминируют виды родов *Carex*, *Eriophorum*, *Arctophila* и *Hippuris*, на периодически затопляемых морем понижениях – *C. subspathacea*, к которой на поднятиях добавляются виды родов *Dupontia*, *Poa*, *Puccinellia*, *Salix* и разнотравье [2]. Ассоциации объединяются в три UPGMA-группы (типы местообитаний) близкого уровня максимальных внутрикластерных дистанций (рис. 1), которые в основном соответствуют их ландшафтной приуроченности по данным R. Taylor [16] и D. Derk-

Таблица 2. Вклад избирательности ресурсных наименований гусей и казарок в дельте r . Колвилл (Аляска) в дифференциацию их проб

Ресурсы	Стандартизированные коэффициенты для первых канонических переменных	
	$F1$	$F2$
<i>Alopecurus</i>	–0.03236	0.39573
<i>Arctagrostis</i>	0.26501	0.42612
Bryophyta	0.31463	0.46878
<i>Calamagrostis</i>	0.52678	0.00691
<i>Carex/Eriophorum</i>	–1.31355	–0.66722
<i>Deschampsia</i>	–1.50848	5.29162
<i>Dupontia/Arctophila</i>	–0.39562	–0.45843
<i>Equisetum</i>	1.42610	0.33209
<i>Festuca</i>	1.31374	–0.47208
<i>Poa</i>	0.36494	0.06735
Poaceae*	2.75391	0.27526
<i>Puccinellia</i>	–0.21995	–0.28301
<i>Salix</i>	0.29144	0.71501
<i>Stellaria</i>	0.61020	–2.03368
Разнотравье*	0.80293	0.73664

* Неопределенные до рода виды злаковых и разнотравья.

sen et al. [15]. Две группы – это марши и береговые тундры по R. Taylor [16], исключая ассоциации с доминированием видов рода *Dupontia*, которые по количественному соотношению ресурсов ближе к приозерным ассоциациям по D. Derksen et al. [15] (см. рис. 1). Береговые местообитания отличаются разнообразием злаков, доля которых везде велика, но на маршах они представлены в основном родом *Puccinellia*. Приозерные местообитания отличаются особенно большой долей мхов, маршевые – осок, а береговые – разнотравья (двудольные) (см. рис. 1).

Трофические спектры гусей и казарок. В пробах гусей определены виды родов *Alopecurus*, *Arctagrostis*, *Arctophila*, *Calamagrostis*, *Carex*, *Deschampsia*, *Dupontia*, *Equisetum*, *Eriophorum*, *Festuca*, *Luzula*, *Poa*, *Puccinellia*, *Salix*, *Stellaria* и фрагменты, относящиеся к сем. Poaceae, Bryophyta и разнотравью. Из них у казарок не найдены только виды рода *Arctagrostis*. Индекс Шимкевича-Симпсона, характеризующий сходство гусей и казарок по составу ресурсов в совокупности межвидовых пар проб, равен 53%, что немного меньше внутривидовых значений (62% у казарок и 60% у гусей). У обоих видов количественно доминируют злаки, а оставшиеся более 41% у гусей это в основном кустарнички, у казарок – по 21% кустарничков и мхов (см. рис. 1). Эти различия нельзя связать с неопределенными фрагментами злаков и разно-

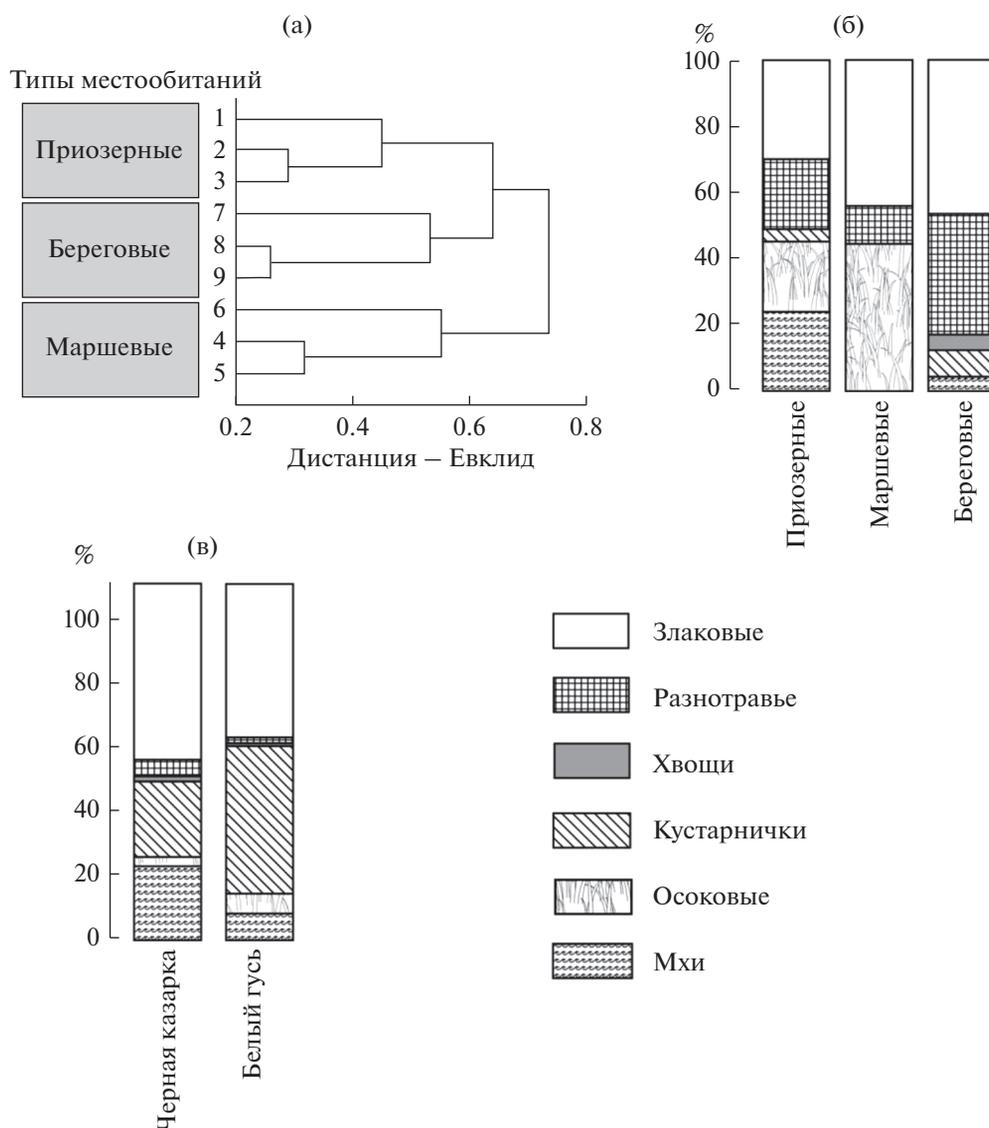


Рис. 1. Количественное соотношение кормовых растений: а – в UPGMA-классификации пастбищ (1–9 см. табл. 1) по данным R. Taylor [16] и D. Derksen с соавт. [15]; б – в трех основных типах местообитаний; в – в питании белого гуся и черной казарки дельты р. Колвилл (Аляска).

травья, доля которых составляет единичные проценты. По суммарной количественной доле злаков и кустарничков мало различий.

Распределение ресурсов по избирательности. К элективным ресурсам наиболее часто относятся ивы, осоки, мхи и разнотравье. Отмеченные на пастбищах представители *Androsace*, *Artemisia*, *Caltha*, *Cassiope*, *Koenigia*, *Myosotis*, *Papaver*, *Pedicularis*, *Ranunculus*, *Saxifraga*, *Potentilla*, *Juncus* и *Polygonum* [15, 16] во всех пробах отнесены только к нейтральным или дискриминируемым ресурсам каждого из трех типов местообитаний. Только последние три отмечены в питании этих видов на арктическом побережье России, где в пробах казарок найден также *Arctagrostis* [23, 35].

Классификация проб и различия видов по избирательности. В UPGMA-классификацию проб по избирательности включенных в них ресурсов определяющий вклад вносят различия типов местообитаний, который намного больше, чем у видовой принадлежности проб. Поэтому избирательность гусей и казарок следует оценивать для каждого типа местообитаний отдельно (рис. 2). Наибольший вклад в распределение проб в пространстве первых канонических переменных (F_1 и F_2) по избирательности у *Salix*, *Carex/Eriophorum*, *Equisetum*, нескольких злаков и разнотравья (табл. 2). Очевидна и роль межвидовых различий по избирательности ресурсов, не имеющих существенных различий по количественной доле на пастбищах. В трофическом спектре гусей и каза-

рок во всех типах местообитаний общее число элективных ресурсов почти одинаково — 12–13 и 13–14 соответственно. Однако их доля в составе проб гусей в среднем на 26–34% больше, чем у казарок, в основном за счет нейтральных ресурсов, особенно на маршах (рис. 3). Совокупные межвидовые различия по количественной доле элективных ресурсов, составляющей 84–91%, очень небольшие. Представляют интерес межвидовые различия между количественной долей элективных ресурсов и их долей в составе диет. Последние обуславливают аналогичные различия по избирательному усилию, которое у гусей на 22–36% меньше, чем у казарок (см. рис. 3). Межвидовая корреляция проб по избирательности ресурсных списков всегда позитивна при $p < 0.05$ в 92% случаев для приозерных местообитаний, в 82% — для маршевых и в 97% — для береговых.

ОБСУЖДЕНИЕ

Трофические спектры белого гуся и черной казарки на исследованной территории почти не различаются по составу ресурсов даже на индивидуальном уровне, а с данными по о-ву Врангеля [23] совпадают. Близкие суммарные доли злаков и кустарничков — 85% у гусей и 71% у казарок, исключают возможность и количественной дифференциации ниш как последней основы стабильного сосуществования. Это увеличивает потенциал асимметричной конкуренции, однако наиболее простая характеристика асимметрии — по ширине ресурсных ниш [36], исключена их полным перекрытием у сравниваемых видов. Также можно было считать преимуществом преобладание у гусей суммарной доли злаков и кустарничков и существенно меньшую долю мхов (см. рис. 1). Мхи — не лучшие корма арктических травоядных [35, 37], и их употребление казарками указывает на больший недостаток ресурсов, чем у гусей. Однако межвидовые различия по количественной доле элективных ресурсов, т.е. по качеству питания, в итоге незначительны (см. рис. 3). При условиях жестких трофических ограничений это позволяет заключить, что определяющее значение в конкуренции данных видов имеет неравенство затрат на освоение ресурсов.

Концепция энергетических стратегий, связывающая эффективность затрат травоядных в первую очередь с увеличением размера тела [38–40], позволяет на основании морфофизиологических ограничений предполагать наименее затратное кормодобывание у гусей. Их физическая сила и пропорции клюва также существенно расширяют возможности использовать грубые корма [35, 41], в том числе в качестве элективных ресурсов. Различия в средней массе тела — 2.6 кг у гусей и 1.54 кг у казарок [5, 35], позволяют оценить относительную приспособленность первых к менее

избирательному и, таким образом, менее затратному питанию.

Почти все свое время оба сравниваемых вида проводят в поисках корма [1, 35], и даже визуальное сопоставление количественной доли элективных ресурсов с их долей в составе диеты (см. рис. 3) показывает, чего эти поиски стоят каждому из них. Злаки, которых много и в трофических спектрах, и на пастбищах всех типов (см. рис. 1), можно было считать оппортунистическим компонентом. Однако высшие кормовые качества *Puccinellia* среди маршевых и *Arctophila* с *Dupontia* среди приозерных злаков свидетельствуют об обратном [2, 35], а количественное сопоставление других ресурсов в пробах и на пастбищах ясно указывает на большую избирательность обоих видов. На маршах, в том числе с доминированием *C. subspathacea*, которые гуси и казарки используют с интенсивностью грэйзинг-газона [4, 42], характеризующиеся избирательным усилием затраты (см. рис. 3) минимальны, в береговых местообитаниях — максимальны. Во всех типах местообитаний затраты гусей существенно меньше, чем у казарок.

Различия в затратах на кормодобывание соответствуют различиям в динамике численности местной популяции белого гуся, выросшей за четверть века с около 0.5 тыс. до более чем 30 тыс. [26, 27], и черной казарки, численность которой увеличивалась за это время в три раза медленнее, не достигнув и 6 тыс. [2]. Аналогичные различия в размерах и динамике западно-арктических и мировых популяций этих видов [1, 5, 7] позволяют связать трансформацию включающих их сообществ в Арктике с асимметричной трофической конкуренцией. Здесь важно подчеркнуть, что речь может идти о расселении белого гуся в Евразии за пределы о-ва Врангеля [1], а о сопутствующем вымирании или даже сокращении мировой популяции черной казарки пока не может. Однако где остановится рост численности гусей в равных с казарками условиях и после одинаково тяжелой депрессии в XX в. [5], мы не знаем, а демографическое и конкурентное неравенство этих видов не оставляет шансов для предлагаемого S. Hubbell [43] нейтрального сценария взаимодействия.

В детализации неравного раздела ресурсов важно также учитывать, что и до, и во время насыщения гуси вынуждены питаться интенсивнее, так как их яйцевые фолликулы формируются не за счет накоплений жира и протеинов, как у казарок, а за счет питания в местах гнездования после прилета [9]. Гнездовые участки обоих видов ассоциированы с береговыми тундрами, где раньше сходит снег [1, 9, 44] и больше растений, к питанию которыми гуси более приспособлены, чем казарки (см. рис. 1). Таким образом, сначала на-

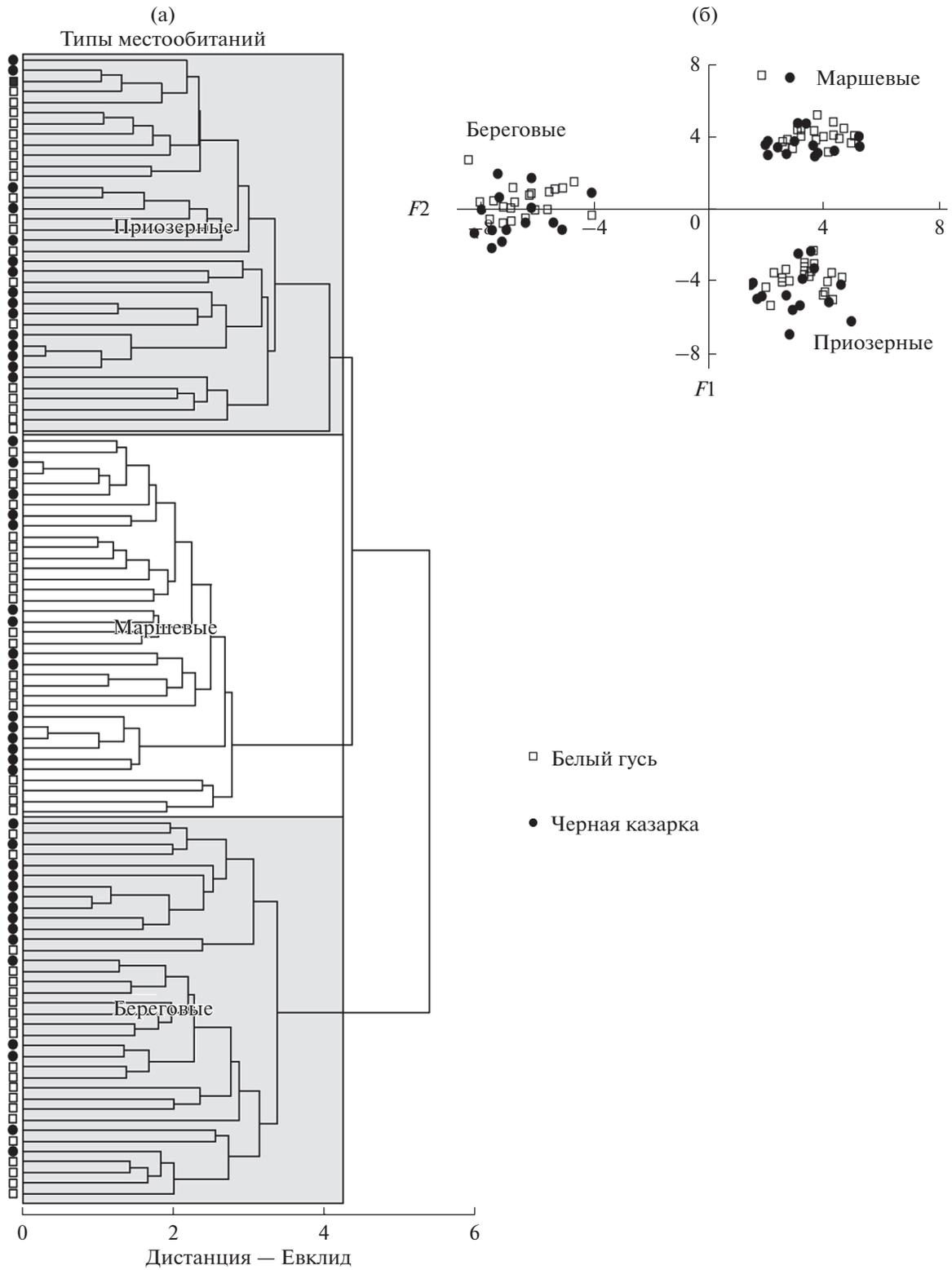


Рис. 2. UPGMA-классификация (а) кормовых проб белого гуся и черной казарки дельты р. Колвилл (Аляска) по избирательности и их рассеяние (б) в пространстве первых канонических переменных (F_1 и F_2).

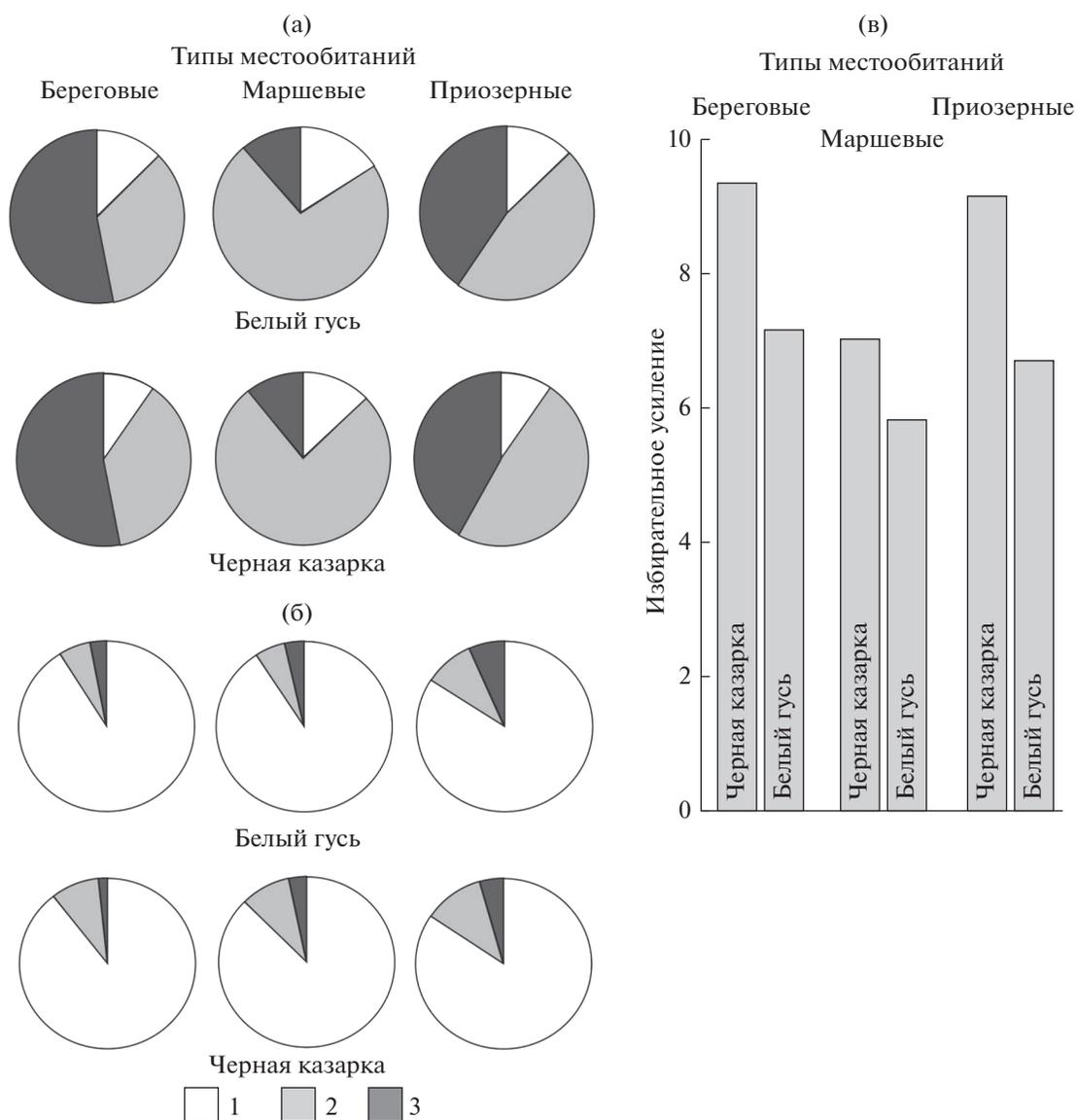


Рис. 3. Соотношение белого гуся и черной казарки дельты р. Колвилл (Аляска) по доле ресурсных категорий в составе диет (а), их количественной доле (б) и избирательному усилению (в); 1–3 – ресурсы: 1 – элективные, 2 – нейтральные, 3 – дискриминируемые.

сизживающие гуси – основные потребители растительности береговых местообитаний, питание которой у обоих видов наиболее затратно (см. рис. 3), затем, когда выводки обоих видов уходят на марши, где кормятся до полного оперения [2, 4, 42], снятие ограничений насизживания способствует увеличению кормовых потребностей, которому наиболее соответствуют марши с *S. subspathacea*. И в это время, когда рассчитывать на какую-либо пространственную дифференциацию кормящихся в непосредственной близости гусей и казарок тоже нет оснований [2], питание гусей с более широким спектром элективных ресурсов остается менее затратным. В итоге и на маршах, и в прилегающей тундре затраты на кор-

модобывание у гусей меньше, их ресурсная доля больше, а казарки вынуждены использовать еще и приозерные местообитания, где их затраты на кормодобывание тоже больше. Иначе ни большую долю мхов в питании (см. рис. 1), ни отбытие потерявших птенцов казарок на время линьки за пределы изученной территории, когда такие гуси во множестве остаются [2, 10, 45], объяснить нельзя.

В реконструкции механизма трансформации сообществ, включающих эти виды, критическое значение имеют условия жестких ограничений, существенно усиливаемых конкуренцией. Увеличение затрат в связи с необходимостью в качественном питании при ресурсном ограничении

возможно только за счет снижения количества потребляемой казарками фитомассы, перераспределяемой таким образом в пользу гусей. Это снижает в итоге успех размножения и годовой прирост популяции казарок в большей степени, чем у гусей, и обеспечивает описанные выше различия в популяционных трендах. Увеличение популяции гусей в свою очередь снижает количество фитомассы, доступной казаркам, которые вынуждены дополнительно увеличивать затраты на кормодобывание, и так до тех пор, пока отставание роста популяции казарок не сменится сокращением их численности. Усиление трофических ограничений сопутствует, вероятно, снижению безопасности выводков, которое также негативно может отражаться на приросте популяций.

Как более избирательный конкурент за трофические ресурсы черная казарка должна быть ранжирована как *r*-стратег относительно белого гуся. Долгое отсутствие восстановления популяции казарок после депрессии на фоне быстрого и стабильного роста популяции гусей позволяет определить трансформацию включающую эти виды сообществ на основе асимметричной конкуренции как сукцессию, которая является надежным признаком несущественности любого внешнего влияния [18, 19]. Действительно, влияние дифференцированного истребления гусей и казарок человеком можно исключить ввиду всестороннего контроля природопользования в западном секторе Арктики [5, 7], а влияние глобального потепления может, скорее, дополнять, чем противодействовать, влияние ресурсного неравенства, улучшая условия фолликулообразования у гусей и, вероятно, ухудшая у казарок [9], хотя такое объяснение еще нуждается в дополнительных данных. Также влияние других, обычных в Арктике травоядных вряд ли можно считать существенным: северный олень *Rangifer tarandus* из-за гнуса уходит в период размножения гусей и казарок за пределы исследованной территории; белолобый гусь *A. albifrons* тяготеет к внутренним водоемам и тундре [2, 46]; лемминги (*Arvicolinae*), которые в годы пиков тоже осваивают большое количество фитомассы [47], на маршах могут быть исключены [2], а в тундре, скорее, сами испытывают негативное влияние гусей [14, 23]. В этих условиях сложно допустить, что росту популяции белого гуся в обозримом будущем сможет помешать только какой-то еще более выраженный *K*-стратег среди травоядных.

Сукцессионный детерминизм [48] предполагает только две основные возможности восстановления западно-арктической популяции черной казарки после депрессии XX в.: 1 – катастрофическое освобождение ресурсной ниши, после которого ее в первую очередь занимают *r*-стратеги; 2 – снижение смертности черной казарки вне

сезона размножения. Примером первого является интенсивное истребление всех гусей и казарок до середины XX в. [5], цивилизованной заменой которого может стать дифференцированное ограничение популяции белого гуся в США и Канаде. Второе можно пока представить только в виде усилий по сохранению зимовочных местообитаний черной казарки и/или в виде ее адаптации к зимнему питанию сельскохозяйственными растениями, отмеченной пока только в Нидерландах [49].

Самостоятельный интерес представляет вопрос о значении морфофизиологических характеристик казарок в целом, сопутствующих их более избирательному питанию, чем у гусей [5]. Все дело в том, что последний аудит популяций *Anserinae* в Арктике приравнивает суммарную численность всех пяти видов казарок к 13.7 млн и делит их на 27 популяций, треть из которых сокращается [7], в то время как все шесть популяций только трех видов филогруппы *Chen*, включающей белого гуся, растут и составляют в сумме уже 17.2 млн [7]. Можно ли в связи с этим считать казарок, в целом представленных большим числом мелких популяций, в отсутствие каких-то существенных нарушений среды обитания потенциально редкими и/или уязвимыми видами по сравнению с гусями, представленными малым числом относительно крупных популяций?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из представленных выше результатов вытекает главный вывод – в равных условиях у белого гуся энергетические затраты на кормодобывание существенно меньше, чем у черной казарки, при отсутствии качественных и малых количественных различиях между их трофическими спектрами. Различия между популяционными трендами этих видов на исследованной территории так же, как в Западной Арктике и на мировом уровне, объясняются асимметричной трофической конкуренцией между ними при незначительном влиянии других обычных в Арктике фитофагов.

Соотношение *r/K*-стратегий освоения трофических ресурсов у белого гуся и черной казарки определяет трансформацию включающих эти виды сообществ как сукцессию, позволяя отнести эту трансформацию в настоящее время к когерентной фазе развития сообществ. Явное суммарное доминирование в Арктике всех популяций трех видов *Anser*, морфофизиологические характеристики которых соответствуют меньшей избирательности, над всеми популяциями всех пяти видов *Branta* дает основание предполагать аналогичное положение дел у *Anserinae* в целом. Таким образом, все или почти все виды *Branta* можно считать потенциально редкими или уязвимыми в стабильных условиях. Это может свидетельствовать о преимущественно естественном характере

сегодняшних изменений в сообществах арктических фитофагов, а не об их экзогенной катастрофе, в том числе под влиянием глобальных климатических или антропогенных изменений.

В процессе работы животные не подвергались физическим контактам с исследователями. Были приложены специальные усилия, чтобы уменьшить беспокойство животных во время сбора образцов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сыроечковский Е.В. Пути адаптации гусеобразных трибы Anserini к обитанию в Арктике. М.: КМК, 2013. 297 с.
2. Hupp J.W., Ward D.H., Hogrefe K.R. et al. Growth of black brant and lesser snow goose goslings in northern Alaska // *J. Wildlife Manage.* 2017. V. 81. P. 846–857. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21246>
3. Lake B.C., Schmutz J.A., Lindberg M.S. et al. Body mass of pre fledging emperor geese *Chen canagica*: large-scale effects of interspecific densities and food availability // *Ibis*. 2008. V. 150. P. 527–540. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00814.x>
4. Person B.T., Herzog M.P., Ruess R.W. et al. Feedback dynamics of grazing lawns: coupling vegetation change with animal growth // *Oecologia*. 2003. V. 135. P. 583–592. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1197-4>
5. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // *Журн. общ. биол.* 2016. Т. 77. № 1. С. 16–37. <https://doi.org/10.1134/S2079086416050078>
6. Thompson J.N. The evolution of species interactions // *Science*. 1999. V. 284. P. 2116–2118. <https://doi.org/10.1126/science.284.5423.2116>
7. CAFF International Secretariat: A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose population. 2018. Akureyri, Iceland. 32 p.
8. Ims R.A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // *BioScience*. 2005. V. 55. P. 311–322. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0311:TICITE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0311:TICITE]2.0.CO;2)
9. Hupp J.W., Ward D.H., Soto D.X. et al. Spring temperature, migration chronology, and nutrient allocation to eggs in three species of arctic-nesting geese: Implications for resilience to climate warming // *Glob. Change Biol.* 2018. V. 24. № 11. P. 5056–5071. <https://doi.org/10.1111/gcb.14418>
10. Flint P.L., Mallek E.J., King R.J. et al. Changes in abundance and spatial distribution of geese molting near Teshekpuk Lake, Alaska: interspecific competition or ecological change? // *Polar Biol.* 2008. V. 31. P. 549–556. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0386-8>
11. Freckleton R.P., Watkinson A.R. Asymmetric competition between plant species // *Func. Ecol.* 2001. V. 15. P. 615–623. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00558.x>
12. Sedinger J.S. Adaptations to and consequences of an herbivorous diet in grouse and waterfowl // *Condor*. 1997. V. 99. P. 314–326. <https://doi.org/10.2307/1369937>
13. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Сравнительный анализ питания дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*), белолобого гуся (*Anser albifrons*) и черной казарки (*Branta bernicla*) на о-вах Белый и Шокальского (ЯНАО) // *Зоол. журн.* 2020. Т. 99. Вып. 9. С. 1036–1046. <https://doi.org/10.31857/S0044513420090147>
14. Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Груздев А.П. Перекрывание трофических спектров жвачных, гусей и леммингов на о-ве Врангеля в летний период // *Экология*. 2017. № 6. С. 440–446. [Sheremetyev I.S., Rozenfeld S.B., Gruzdev A.P. Dietary overlap among ruminants, geese, and lemmings of Wrangel Island in summer // *Russ. J. Ecol.* 2017. V. 48. P. 532–538.] <https://doi.org/10.1134/S1067413617060091>
15. Derksen D., Eldridge W.D., Weller M.W. Habitat ecology of Pacific black brant and other geese moulting near Teshekpuk Lake, Alaska // *Wildfowl*. 1982. V. 33. P. 39–57.
16. Taylor R.J. Shoreline vegetation of the Arctic Alaska coast // *Arctic*. 1981. V. 34. № 1. P. 37–42.
17. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
18. Раутман А.С., Жерихин В.В. Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // *Журн. общ. биол.* 1997. Т. 58. № 4. С. 20–47.
19. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.
20. Jano A.P., Jefferies R.L., Rockwell R.F. The detection of change by multitemporal analysis of LANDSAT data: the effects of goose grazing // *J. Ecol.* 1998. V. 86. P. 93–99.
21. Alisauskas R.T., Charlwood J.W., Kellett D.K. Vegetation correlates of the history and density of nesting by Ross's geese and lesser snow geese at Karrak Lake, Nunavut // *Arctic*. 2006. V. 59. P. 201–210. <https://doi.org/10.14430/arctic342>
22. Розенфельд С.Б., Сыроечковский Е.Е. Питание черной казарки в тундрах России в период размножения // *Казарка*. 1998. № 4. С. 96–120.
23. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С., Баранюк В.В. Малый белый гусь на о. Врангеля: трофические связи со жвачными и выбор репродуктивных местообитаний // *Зоол. журн.* 2017. Т. 96. Вып. 3. С. 1–11. <https://doi.org/10.1134/S1062359017090102>
24. Cooch E.G., Lank D.B., Rockwell R.F. et al. Long-term decline in body size in a snow goose population: evidence of environmental degradation? // *J. Anim. Ecol.* 1991. V. 60. P. 483–496. <https://doi.org/10.2307/5293>
25. Richman S.E., Leafloor J.O., Karasov W.H. et al. Ecological implications of reduced forage quality on growth and survival of sympatric geese // *J. Animal Ecol.* 2015.

- V. 84. P. 284–298.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12270>
26. *Johnson S.R., Herter D.R.* The birds of the Beaufort Sea. Anchorage, Alaska: BP Exploration, 1989. 372 p.
 27. *Burgess R.M., Ritchie R.J., Person B.T.* et al. Rapid growth of a nesting colony of lesser snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*) on the Ikpikpuk River Delta, North Slope, Alaska, USA // *Waterbirds*. 2017. V. 40. P. 11–23.
<https://doi.org/10.1675/063.040.0103>
 28. *Walker H.J.* Guidebook to permafrost and related features of the Colville River Delta, Alaska. Forth International Conference on Permafrost, Fairbanks, Alaska, USA, 1983. 33 p.
 29. *Owen M.* An assessment of fecal analyses technique in waterfowl feeding studies // *J. Wildlife Manage.* 1975. V. 39. P. 271–279.
 30. *Carriere S.* Photographic key for the microhistological identification of some Arctic vascular plants // *Arctic*. 2002. V. 55. № 3. P. 247–268.
<https://doi.org/10.14430/arctic709>
 31. *Jacobs J.* Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index // *Oecologia*. 1974. V. 14. P. 413–417.
 32. *Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
 33. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
 34. TIBCO Software Inc.: Statistica 13. 2017. <http://statistica.io>
 35. *Розенфельд С.Б.* Питание казарок и гусей в Российской Арктике. М.: КМК, 2009. 236 с.
 36. *Greenberg R.* Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds // *Stud. Avian Biol.* 1990. V. 13. P. 431–437.
 37. *Soininen E.M., Zinger L., Gielly L.* et al. Not only mosses: lemming winter diets as described by DNA metabarcoding // *Polar Biol.* 2017. V. 40. P. 2097–2103.
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2114-3>
 38. *Bergman C.M., Fryxell J.M., Gates C.C.* et al. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? // *J. Anim. Ecol.* 2001. V. 70. P. 289–300.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00496.x>
 39. *Gordon I.J., Prins H.H.T.* Introduction: grazers and browsers in a changing world // The ecology of browsing and grazing. V. 195. Berlin: Springer, 2008. P. 1–20.
 40. *Clauss M., Steuer P., Muller D.W.* et al. Herbivory and body size: Allometries of diet quality and gastrointestinal physiology, and implications for herbivore ecology and dinosaur gigantism // *PLOS ONE*. 2013. V. 8. P. e68714.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068714>
 41. *Кондратьев А.В.* Экология питания гусей в Арктике и на пути к ней // *Казарка*. 2002. № 8. С. 79–101.
 42. *Ruess R.W., Uliassi D.D., Mulder C.P.H.* et al. Growth responses of *Carex ramenskii* to defoliation, salinity, and nitrogen availability: implications for goose-ecosystem dynamics in western Alaska // *Ecoscience*. 1997. V. 4. P. 170–178.
<https://doi.org/10.1080/11956860.1997.11682392>
 43. *Hubbell S.P.* Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Func. Ecol.* 2005. V. 19. P. 166–172.
<https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>
 44. *Ward D.H., Helmericks J., Hupp J.W.* et al. Multi-decadal trends in spring arrival of avian migrants to the central Arctic coast of Alaska: Effects of environmental and ecological factors // *J. Avian Biol.* 2016. V. 47. P. 197–207.
<https://doi.org/10.1111/jav.00774>
 45. *Bollinger K.S., Derksen D.V.* Demographic characteristics of molting black brant near Teshekpuk Lake, Alaska // *J. Field Ornithol.* 1996. V. 67. P. 141–158.
 46. *Walsh N.E., Fancy S.G., McCabe T.R.* et al. Habitat used by the Porcupine Caribou Herd during predicted insect harassment // *J. Wildlife Manage.* 1992. V. 56. P. 465–473.
 47. *Кирющенко С.П.* О трофических взаимоотношениях леммингов и растительности в тундровых экосистемах // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Восточной Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 96–108.
 48. *Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
 49. *Koffijberg K., van Winden E., Clausen P.* The Netherlands as a winter refuge for light-bellied brent geese from 1991–2011 // *Wildfowl*. 2013. V. 3. P. 40–57.

УДК 574.3:599.32/.38:502.175:[504.5:669.2/.8](470.54)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПЕРИОД СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА. II. БЕТА-РАЗНООБРАЗИЕ

© 2021 г. С. В. Мухачева^а, *, А. Н. Созонтов^а

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

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

Поступила в редакцию 02.04.2021 г.

После доработки 31.05.2021 г.

Принята к публикации 10.06.2021 г.

Проанализирована многолетняя динамика β -разнообразия сообществ мелких млекопитающих (ММ) в зоне действия крупного медеплавильного завода в периоды высоких (1990–1997 гг.), сниженных (1998–2009 гг.) и почти прекратившихся (2010–2020 гг.) выбросов. Показано, что по мере приближения к заводу β -разнообразие сообществ увеличивается, при этом ключевую роль (до 25%) в формировании их структуры играет уровень загрязнения территории. На протяжении всех 30 лет наблюдений фоновые сообщества были менее изменчивы по сравнению с буферными и импактными: чем выше нестабильность среды, тем более вариабельны сообщества. Структурные перестройки импактных и буферных сообществ ММ в период сокращения выбросов привели к расхождению сообществ фоновых и загрязненных участков, усилившемуся во времени.

Ключевые слова: грызуны, бурозубки, сходство сообществ, разнообразие, динамика, промышленное загрязнение, естественное восстановление

DOI: 10.31857/S0367059721060081

Для оценки разнообразия биотических сообществ традиционно используют показатели инвентаризационного (α , γ) и дифференцирующего (β) разнообразия [1–4]: первые отражают видовое богатство сообществ в масштабе локальных участков (α) или регионов (γ), вторые характеризуют сходство сообществ в пространстве или во времени.

Антропогенные воздействия могут приводить к разнонаправленным перестройкам структуры сообществ, которые определяются множеством факторов: характером и интенсивностью воздействий [5, 6], пространственным масштабом [7–9], качеством местообитаний [6, 10, 11], спецификой изучаемых объектов [10, 12–14]. Результатом таких трансформаций могут быть гомогенизация либо дивергенция биотических сообществ. Наиболее изученными в этом аспекте группами являются отдельные таксоны сосудистых растений, беспозвоночных и птиц. Работы, где в качестве модельных объектов используются мелкие млекопитающие (ММ), немногочисленны. В условиях промышленного загрязнения [15] и агроландшафтах [14] β -разнообразие сообществ ММ возрастало. В местообитаниях, трансформированных рубками, сходство сообществ ММ могло увеличиваться [9], уменьшаться [11] либо не изменяться [16].

Стабильностью состава характеризовались также некоторые сообщества ММ, населяющие агроландшафты с разной интенсивностью эксплуатации [12, 13, 17].

Исследования β -разнообразия представляют не только теоретический интерес, но и актуальны при выборе наиболее эффективных стратегий повышения устойчивости природных и модифицированных человеком экосистем [5, 10]. В локальном масштабе сходство сообществ – это результат динамического равновесия процессов гомогенизации и дивергенции. Первые обусловлены исчезновением из сообществ отдельных видов вследствие прямого (избирательная элиминация) или опосредованного (утрата пригодных местообитаний) воздействия [18–21], вторые – нарушениями обмена видами между локальными сообществами из-за фрагментации местообитаний [13, 22–24]. Экологические процессы, ведущие к сближению сообществ, не обязательно включают вымирание или инвазию отдельных видов [25]. Обычно они проявляются в смене доминантов: увеличении доли широко распространенных и экологически пластичных видов (“winners”) при снижении участия редких и специализированных (“losers”) [18, 26, 27].

Настоящая статья – вторая часть работы, посвященной изучению многолетней динамики сообществ ММ на загрязненных территориях в период высоких, сниженных и почти прекратившихся выбросов крупного медеплавильного завода. В первой части [28] были представлены данные по динамике инвентаризационного разнообразия (α и γ), видового состава и обилия сообществ. Установлено, что за 30 лет наблюдений (1990–2019 гг.) характер реакции сообществ ММ на загрязнение принципиально не изменился: в каждый из трех периодов регистрировали значимое снижение α -разнообразия и суммарного обилия при приближении к заводу, однако значения γ -разнообразия в градиенте загрязнения не менялись. Поэтому представляет интерес проанализировать динамику β -разнообразия. Нам не известны исследования, в которых на основе многолетних ежегодных учетов оценивали β -разнообразие сообществ ММ, населяющих территории с разным уровнем загрязнения, причем до и после сокращения выбросов.

Цель данной работы – проанализировать многолетние изменения β -разнообразия сообществ ММ фоновых и загрязненных территорий. Тестировали следующие гипотезы: 1) в период высоких выбросов β -разнообразие выше на загрязненных территориях; 2) сокращение выбросов приводит к увеличению сходства сообществ фоновых и загрязненных территорий; 3) импактные сообщества более изменчивы во времени, чем фоновые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала

Описание района исследований, ключевых участков и методика сбора материала подробно изложены в первой части работы [28]. Работы выполнены на 7 ключевых участках, которые были сгруппированы в три зоны загрязнения: импактную (сильное загрязнение; 1, 1.5 и 2 км от завода), буферную (умеренное загрязнение; 4 и 6 км) и фоновую (загрязнение на уровне регионального фона; 20 и 30 км). Исследования охватывали 30 лет, которые пришлись на периоды высоких (1990–1997 гг., период I), сниженных (1998–2009 гг., II) и почти прекратившихся (2010–2020 гг., III) выбросов. Животных отлавливали ежегодно (май, июль, сентябрь), одновременно на всех ключевых участках. Деревянные ловушки-плашки устанавливали на стационарных маркированных линиях (25 шт. через 5–7 м на 3–5 сут с ежедневной однократной проверкой), на каждом участке в течение тура располагали от 2 до 4 линий. Отработано более 100 тыс. ловушко-суток, отловлено почти 6000 особей.

В качестве учетной единицы рассматривали ключевой участок. Для оценки обилия отдельных

видов (число особей/100 ловушко-суток) использовали общее число животных данного вида, добытых на ключевом участке в течение года (за все учетные туры), нормированное на величину выборочного усилия (число ловушек \times число суток отлова). В отдельные годы, приходящиеся на фазу депрессии численности, на некоторых ключевых участках импактной зоны регистрировали “нулевые” выборки ($n = 7$), не содержавшие ни одной особи при стандартном выборочном усилии. Для однозначной трактовки представленных результатов расчеты, в которых использовали данные по обилию отдельных видов, называли абсолютным обилием, а варианты с учетом долевого участия видов – относительным.

Анализ данных

Для оценки β -разнообразия ММ использовали индекс Уиттекера (β_w) и расстояние Брея-Кертиса (I_{BC}). Первый рассчитывали как отношение общего числа видов (γ) к среднему числу видов в пробе ($\bar{\alpha}$) и интерпретировали как меру изменчивости видового состава. При анализе динамики β -разнообразия в масштабе всего градиента загрязнения в качестве α -разнообразия принимали число видов, зарегистрированное на каждом ключевом участке в пределах года, γ – общее число видов на всех ключевых участках за учетный год. При анализе β -разнообразия во времени в пределах отдельного ключевого участка в качестве α -разнообразия использовали число видов за год, а γ -разнообразия – общее число видов за период.

Расстояние Брея-Кертиса учитывает различия и в видовом составе, и в соотношении обилия видов: оно меняется от 0 (сравниваемые сообщества идентичны) до 1 (сообщества абсолютно различаются). Сходство двух “нулевых” выборок принимали равным 0. В пределах отдельного ключевого участка β -разнообразие во времени рассчитывали как среднее расстояние между пробами с данного ключевого участка в течение учетного периода, в масштабе всего градиента загрязнения – как среднее расстояние между пробами со всех ключевых участков за учетный год.

Поскольку число выявленных видов тесно связано с объемом материала, а индекс Уиттекера может оказаться чувствительным к размеру выборки, мы рассчитали другие индексы β -разнообразия, учитывающие только видовой состав: β_{-1} – по Routledge, β_{-2} – по Harrison, β_{-3} – по Williams, и среднее расстояние Чекановского-Съёренсена [29]. Результаты, полученные при использовании этих метрик, в нашем случае привели к сходным выводам и в статью они не включены.

Динамику сходства сообществ разных зон анализировали методом главных координат (РСоА)

на основе расстояния Брея-Кертиса [30], степень воздействия на нее факторов среды оценивали с помощью алгоритма PERMANOVA (9999 пермутаций) [31]. Для этого исходные данные были объединены в трехлетние интервалы, соответствующие циклическим изменениям обилия доминирующих видов (*Myodes glareolus* и *M. rutilus*, 70–80% от общей численности в каждой зоне), что позволило снизить влияние межгодовых флуктуаций на структуру сообществ разных зон. Цикл 1999–2001 гг. был исключен из расчетов из-за неполноты данных. Статистическую значимость трендов динамики β -разнообразия оценивали с помощью общих линейных моделей (LM), используя год в качестве независимой переменной.

Наличие 3-х летних циклов численности ММ позволяет представить значения сходства между сообществами в виде временных рядов. В использованной нами аддитивной модели каждое значение исходного признака – это сумма трех компонентов: тренда, периодической составляющей и случайного шума [30, 32]. Декомпозиция временного ряда позволила проанализировать все три компонента отдельно и сопоставить их между собой. Пропущенные значения реконструированы алгоритмом фильтрации Калмана [33] из пакета zoo [34].

В статистических тестах значимыми считали различия при $p < 0.05$. Бутстрепные доверительные интервалы для β_W и I_{BC} получены на основе 9999 итераций. Расчеты и визуализация выполнены в среде программирования R v.4.0.3 [35] при помощи пакетов ape [36], vegan [37] и ggplot2 [38]. Исходные данные и код размещены по адресу: github.com/ANSozontov/betadiv_2020.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Многолетняя динамика сходства сообществ

В течение всех 30 лет наблюдений максимально различались сообщества фоновой и импактной зон, буферной занимали промежуточное положение (рис. 1). Изменчивость фоновых сообществ во времени выше при абсолютном, чем при относительном, обилии. Для импактного сообщества, характеризовавшегося стабильно низкими значениями абсолютного обилия, напротив, более высокую изменчивость демонстрировала ординация по долевого участию. Сообщество буферной зоны занимало промежуточное положение как по топологии в пространстве главных координат, так и по величине изменчивости: при учете абсолютного обилия оно “тяготело” к фоновой зоне, относительного обилия – к импактной.

Вклады пространственного (зона загрязнения) и временного (период исследования) факторов в варьирование структуры сообществ ММ различались: зоной загрязнения определялось 24% из-

Таблица 1. Результаты PERMANOVA на основе долей видов

Источник изменчивости	df	F. Model	R^2	p -value
Зона	2	14.1	0.24	0.0001
Период	2	5.1	0.09	0.0005
Зона \times период	4	2.6	0.09	0.0062
Остатки	69		0.58	

Примечание: df – число степеней свободы, F. Model – значение F-статистики, R^2 – коэффициент детерминации, p -value – достигнутый уровень значимости.

менчивости, периодом – 9%, взаимодействие факторов (9%) также было значимым (табл. 1). Суммарная доля объясняемой дисперсии составила 42%.

Динамика β -разнообразия в масштабе всего градиента загрязнения

Значения показателей β -разнообразия, рассчитанные для всего градиента загрязнения на основе ежегодных регистраций, варьировали: β_W – от 1.20 до 3.50, I_{BC} – от 0.35 до 0.92 (рис. 2). Четко выраженные временные тренды отсутствовали ($b = 0.003$ – 0.004 , $p = 0.2$ – 0.7). Максимальные значения приходились, как правило, на фазу депрессии (1996, 2005, 2009, 2012, 2018 гг.), а минимальные – пика (1995, 2004, 2014, 2017 гг.).

β -разнообразие во времени в масштабе ключевых участков

В период высоких выбросов по мере приближения к заводу регистрировали незначительное увеличение индекса β_W ($b = -0.35$, $p = 0.057$), после сокращения выбросов (в периоды I и II) направленные изменения отсутствовали ($b = 0.21$ и -0.08 , $p = 0.431$ и 0.655) (рис. 3а). Для I_{BC} на протяжении всех трех периодов отмечались сходные изменения: по мере приближения к заводу величина индекса возрастала: для I периода $b = -0.15$, $p = 0.115$; для II и III периодов $b = -0.10$ – -0.22 , $p = 0.001$ – 0.005 (рис. 3б). В фоновой зоне β -разнообразии сообществ на протяжении 30 лет наблюдений поддерживалось на одном уровне: значения β_W менялись в диапазоне от 1.83 до 2.06, I_{BC} – от 0.52 до 0.67. На буферной территории перестройки были более выражены: значения β_W варьировали от 1.72 до 2.10, I_{BC} – от 0.51 до 0.68. На импактных территориях β -разнообразие достигало максимальных значений: β_W менялось от 1.00 до 2.52, I_{BC} – от 0.62 до 1.00.

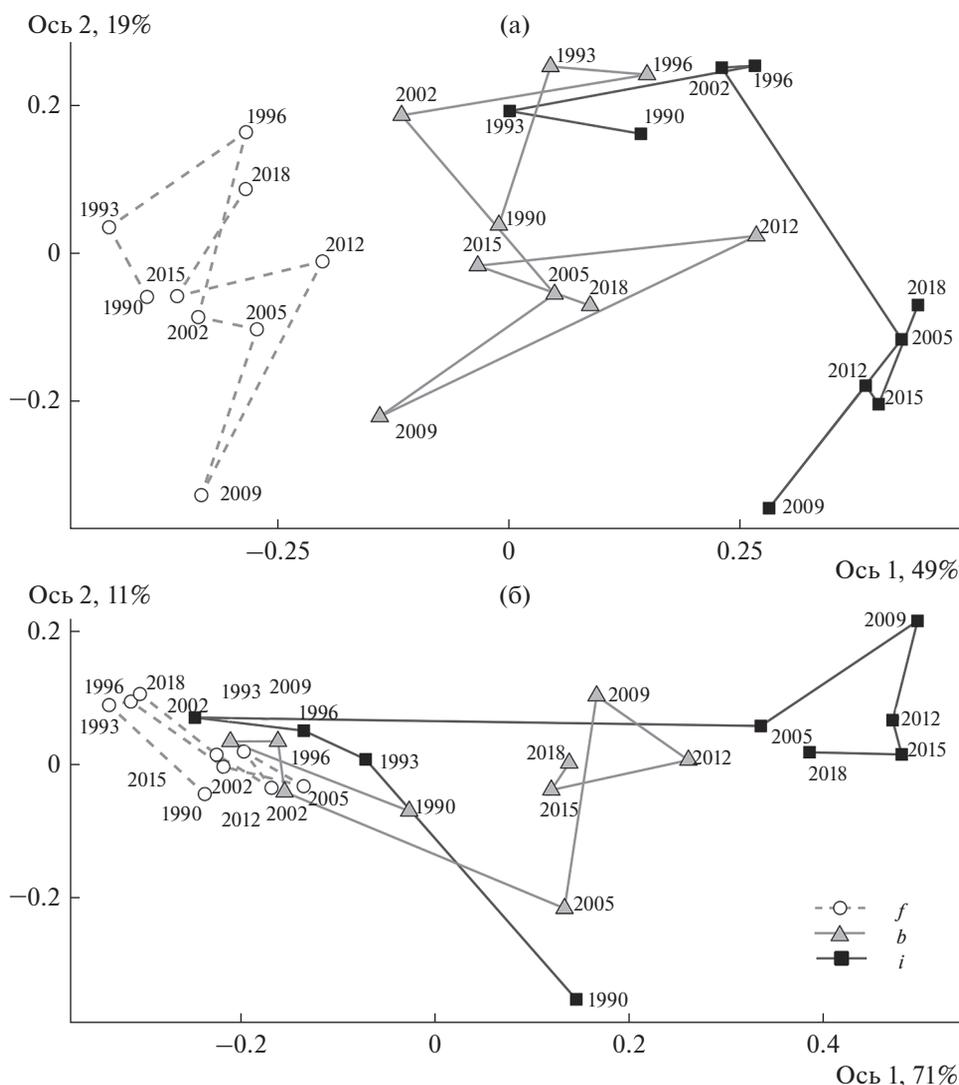


Рис. 1. Ординация во времени сообществ ММ разных зон загрязнения на основе абсолютного обилия видов (а) и их долевого участия (б). Зоны: *f* – фоновая, *b* – буферная, *i* – импактная. Данные объединены в 3-летние интервалы, указан начальный год каждого цикла.

Динамика компонентов сходства сообществ

На рис. 4 представлено разложение временно-го ряда расстояния Брея-Кертиса (1) на отдельные компоненты: линию тренда (2), циклические 3-летние изменения (3) и остатки (4). Для всех сравниваемых пар отмечали усиливающееся во времени расхождение сообществ (табл. 2). Максимально выраженные изменения регистрировали для расстояния между фоновой и импактной зонами. Начальный этап сокращения выбросов совпал с резким снижением сходства этих сообществ с последующей стабилизацией значений на более высоком уровне, сохраняющемся до сих пор. Сходство сообществ буферной и импактной зон в течение всех 30 лет наблюдений характеризовалось значительными межгодовыми флуктуациями, тогда как сообщества фоновой и буфер-

ной зон демонстрировали максимальное сходство. Во всех сравниваемых парах подавляющая часть дисперсии сходства объяснялась вкладом тренда (89–99%) и случайных факторов (около 5%). Вклад “циклической” компоненты был незначительным и в большинстве случаев не превышал 4%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как загрязнение влияет на β-разнообразие сообществ ММ?

Единого мнения по этому вопросу не существует: с одной стороны, характер и направление изменений β-разнообразия определяются действием множества факторов, с другой, количественные данные о β-разнообразии локальных

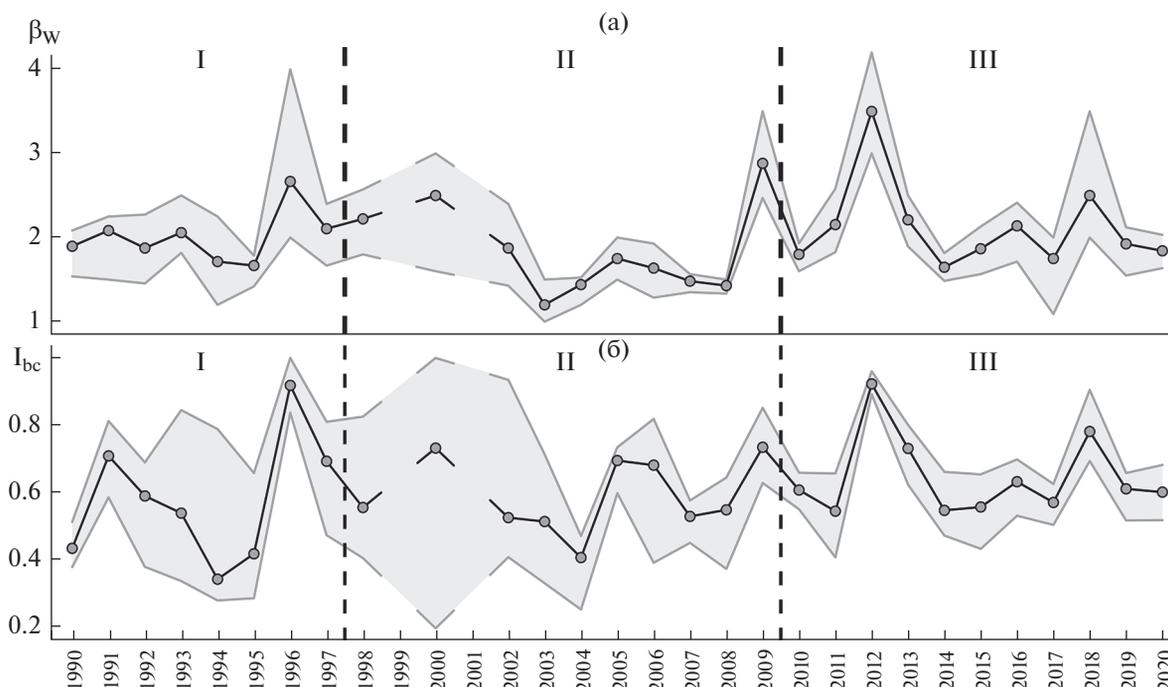


Рис. 2. Многолетняя динамика β_W (а) и I_{BC} (б) сообществ ММ в масштабе всего градиента загрязнения. Вертикальные пунктирные линии отделяют периоды высоких (I), сниженных (II) и почти прекратившихся (III) выбросов. Данные за 1999 и 2001 гг. отсутствуют. Серым цветом показан 95%-ный доверительный интервал.

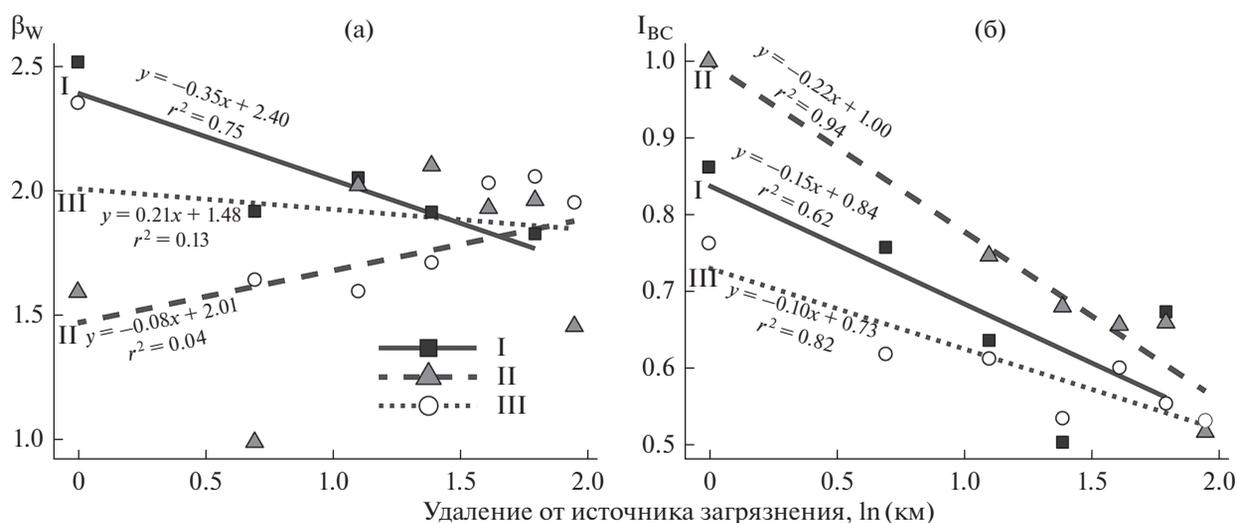
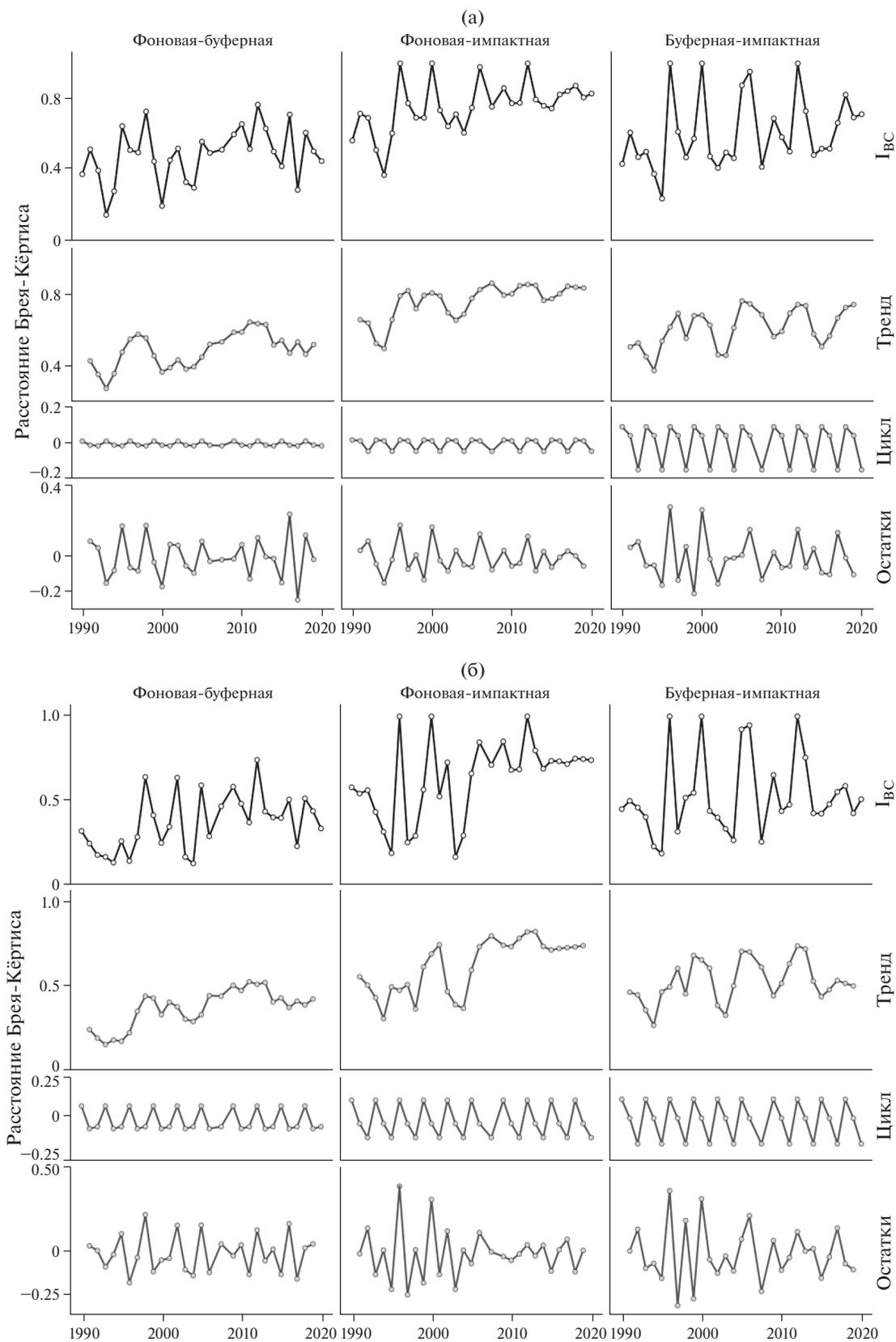


Рис. 3. Изменчивость β_W (а) и I_{BC} (б) во времени в масштабе ключевых участков. Периоды исследования: I – высоких, II – сниженных и III – почти прекратившихся выбросов. Маркерами обозначены значения параметров для каждого ключевого участка, линиями – линии регрессии.

сообществ наземных позвоночных в условиях промышленного загрязнения единичны. По аналогии с другими видами антропогенного воздействия можно ожидать и монотонное (увеличение/уменьшение), и нелинейное (U-образное/колоколообразное) изменение β -разнообразия в градиенте загрязнения. Преобладание в населении

видов-генералистов, элиминация редких и специализированных видов в сочетании со способностью большинства видов к эффективному расселению по территории будут приводить к гомогенизации сообществ, т.е. снижению β -разнообразия. Например, такие изменения наблюдали в сообществах ММ, населяющих участки тропических ле-



сов, трансформированные рубками [9], а также в сообществах пауков и мух-журчалок из агроценозов с разной степенью пестицидной нагрузки [10]. Напротив, нарушения метапопуляционной динамики отдельных видов в сочетании с высокой фрагментацией местообитаний создают предпосылки для формирования на отдельных участках уникального населения, следовательно, для увеличения β -разнообразия. Примером могут служить сообщества млекопитающих, занимающих территории с разной степенью хозяйственного освоения — агроландшафты [14], участки в окрестностях промышленных предприятий [15] либо подвергшиеся вырубке леса [11]. В некоторых случаях изменение β -разнообразия нелинейно: при сокращении количества пригодных местообитаний сообщества сначала становились менее похожими друг на друга, а затем их сходство увеличивалось [23]. Такой характер изменения β -разнообразия отмечали, например, в сообществах полужесткокрылых и растений [10]. Сообщества ММ часто оказываются более устойчивыми к нарушениям среды обитания в сравнении с другими таксономическими группами. Например, при интенсификации сельскохозяйственного производства в сообществах птиц и беспозвоночных отмечали исчезновение либо замену видов, тогда как видовой состав ММ в градиенте нагрузки оставался стабильным [12, 13].

Результаты наших исследований показали, что по мере приближения к заводу β -разнообразие сообществ постепенно увеличивалось (см. рис. 3). Наиболее выражены эти изменения были в первый период исследований, когда объемы промышленных выбросов СУМЗа многократно (валовые — в 50 раз, SO_2 — в 80 раз, Cu — в 3000 раз, Pb — в 9 раз) превышали современные [39], а нарушения среды обитания в окрестностях завода были максимальными [40]. Особенно чувствительна к уровню загрязнения изменчивость видовой состава, отражаемая индексом β_w : в импактном сообществе его значения были выше фоновых. Этот эффект был менее выражен в отношении изменчивости населения (I_{BC}) в I периоде, но сохранился во II и III периодах (см. рис. 3).

Наиболее специфичное население ММ формировалось на участках, граничащих с территорией техногенной пустоши (1–1.5 км). Сильно фрагментированные местообитания были мало пригодны для существования ММ в течение полного жизненного цикла. Вероятно, такие депопулированные участки периодически (в бесснежный период) заселялись единичными транзитными особями разных видов мышевидных грызунов и мелких насекомых, причем в каждом сохранившемся “осколке” ресурсов хватало для ограниченного набора видов/особей. Помимо типично лесных видов, здесь регистрировались синантро-

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа трендов динамики β -разнообразия сообществ

Сравниваемые зоны	b_1	t -value	p -value
С учетом обилия видов			
Фоновая — буферная	0.006	3.28	0.003
Фоновая — импактная	0.008	4.77	<0.0001
Буферная — импактная	0.006	2.81	0.009
С учетом долевого участия видов			
Фоновая — буферная	0.009	5.21	<0.0001
Фоновая — импактная	0.013	5.36	<0.0001
Буферная — импактная	0.004	1.54	0.135

Примечание: b_1 — коэффициент регрессии, t -value — значение t -критерия, p -value — достигнутый уровень значимости.

пы (*Mus musculus*) и виды, характерные для открытых пространств (*Apodemus agrarius*, *Microtus arvalis*), поэтому γ -разнообразие ММ могло быть значительным при крайне низких показателях α -разнообразия и видового обилия [28]. В результате в период высоких выбросов население ММ вблизи завода характеризовалось наибольшей вариабельностью. Сообщество ММ буферной зоны по своим характеристикам (β_w , I_{BC}) было максимально сходным с населением прилегающего к ней импактного участка (2 км), что объясняется как сопоставимыми условиями обитания животных [28], так и территориальной близостью, способствующей интенсивному обмену видами [41]. Сообщество фоновой зоны отличалось наличием в своем составе супердоминанта (*M. glareolus*), остальные виды были малочисленны и присутствовали в отловах нерегулярно, что обусловило минимальные изменения β -разнообразия фоновой сообщества в период высоких выбросов.

Таким образом, гипотеза об увеличении β -разнообразия сообществ при повышении техногенной нагрузки в период высоких выбросов получила в нашем исследовании существенную поддержку.

Как меняется β -разнообразие сообществ после снижения выбросов?

Логично ожидать, что сокращение промышленных выбросов инициирует процессы естественного восстановления лесных фитоценозов, которые в перспективе приведут к улучшению качества и количества местообитаний для разных видов ММ. Вероятным следствием такой трансформации среды будет увеличение сходства сообществ фоновой и загрязненных территорий. В первой части работы мы показали [28], что скорость подобных изменений неодинакова: в буферной зоне позитивные сдвиги в структуре сообществ ММ проявляются четче и охватывают

разные трофические группы по сравнению с импактными участками.

Вопреки ожиданиям, сходство сообществ загрязненных и фоновой зон после сокращения выбросов не увеличилось. Напротив, во всех проанализированных парах зарегистрировано значимое расхождение сообществ (см. рис. 4, табл. 2). Поскольку показатели индексов β_W и I_{BC} , характеризующих сообщество фоновой зоны, в течение всего 30-летнего периода наблюдений варьировали незначительно, можно предположить, что снижение сходства с сообществами буферной и импактной зон обусловлено структурными перестройками, происходящими на загрязненных территориях.

Исчезновение редких видов, смена доминантов и изменения в доле участия отдельных видов могут приводить к гомогенизации сообществ. Все перечисленные варианты отмечали в импактном сообществе в последние два десятилетия [28]. Снижение техногенной нагрузки (вследствие сокращения выбросов) сопровождалось сменой доминантов: *M. glareolus* заместился *M. rutilus*, а *Sorex araneus* — *Sx. caecutiens*. Причем перестройки были очень резкими и затронули как доле участие (обоих видов), так и численность (только *Sx. caecutiens*) этих видов. Более того, видовые обилия грызунов (за исключением *M. rutilus*) к концу наблюдений даже снизились. Вероятной причиной подобных изменений может быть постепенное улучшение кормовой базы мелких насекомых [42] при отсутствии позитивных сдвигов в составе и обилии рациона фитофагов [43]. Кардинальные перестройки, которые пришлось на 2002–2007 гг., оказались настолько сильными, что население импактной зоны до и после снижения выбросов представлено двумя изолированными кластерами (см. рис. 1а). Эти изменения привели к обособлению сообщества импактной зоны, усиливающемуся во времени. Интересно, что после резкого скачка, совпавшего с началом сокращения выбросов (см. рис. 4), несходство фонового и импактного сообществ стабилизировалось на новом, более высоком, уровне.

Структурные перестройки в буферном сообществе выражались в увеличении числа доминирующих видов (с 2 до 4), которое сопровождалось эквивалентным ростом их доле участия (за исключением *M. glareolus*) и обилия. Причем позитивные тренды отмечались в разных трофических группах — зоофагов, фитофагов, семеноядов [28]. Мы полагаем, что наблюдаемые изменения являются следствием постепенного восстановления среды обитания, в частности обилия и разнообразия кормовых ресурсов. Следствием этого стало усиление несходства буферного сообщества с остальными (см. рис. 4).

Таким образом, гипотеза об увеличении сходства сообществ фоновых и загрязненных территорий после сокращения выбросов не подтвердилась. Напротив, наши результаты свидетельствуют о дивергенции фоновых, буферных и импактных сообществ.

Какие сообщества более изменчивы: фоновые или импактные?

Полученные результаты убедительно свидетельствуют о том, что фоновые сообщества менее изменчивы во времени по сравнению с буферными и импактными, что выражается в минимальных структурных перестройках фонового сообщества (см. рис. 1) и низкой варибельности индексов β_W и I_{BC} на протяжении 30 лет наблюдений. В сообществах буферной и, особенно, импактной зон подобные изменения имели большую амплитуду и более выраженные тренды, вплоть до изменения доминантного комплекса. Если в фоновой зоне диапазон изменений индекса β_W составлял 10%, в буферной — 20%, то в импактной — 250%. Причем размах колебаний β_W импактного сообщества перекрывал буферные и фоновые значения. Сходная картина отмечалась и для индекса I_{BC} : 30% — в фоновой и буферной зонах, до 60% — в импактной. Основной причиной значительных различий в варибельности сравниваемых сообществ, на наш взгляд, могут быть условия существования животных в зонах с разным уровнем загрязнения: чем выше нестабильность среды, тем более варибельны сообщества. Таким образом, наша гипотеза о меньшей изменчивости во времени фоновых сообществ подтвердилось полностью.

Результаты исследования позволяют также сделать вывод о ключевой роли исходного уровня загрязнения в формировании структуры сравниваемых сообществ ММ (см. табл. 1): даже спустя два десятилетия от начала сокращения выбросов этот фактор продолжает определять около 1/4 изменчивости. Вклад временной компоненты (период исследования) и взаимодействие факторов существенно ниже (9%).

На состав и численность ММ в окрестностях завода уровень загрязнения воздействует опосредованно — через качество местообитаний, разнообразие и доступность ресурсов. Наши результаты хорошо согласуются с литературными данными [44–46]. Мы полагаем, что прямое воздействие загрязнения, проявляющееся в избирательной элиминации особей, применительно к мышевидным грызунам и мелким насекомоядным незначительно вследствие их экологической пластичности и высокой подвижности. Основным механизмом реагирования, позволяющим животным минимизировать негативное влияние

хронического загрязнения, является неравномерное размещение особей отдельных видов на наиболее пригодных для обитания микроучастках [15, 47] в сочетании с высокой миграционной подвижностью животных [41] и селективным отбором ими наименее загрязненных кормовых объектов [48–50].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нам не известны длительные исследования сообществ ММ в градиенте промышленного загрязнения, в которых на основе ежегодных регистраций проводили бы сравнения динамики видовой структуры до, во время и после сокращения выбросов. Гипотеза об увеличении β -разнообразия сообществ ММ в градиенте загрязнения при увеличении техногенной нагрузки в период высоких выбросов подтвердилась полностью: по мере приближения к заводу оно закономерно возрастало. При этом минимальным сходством характеризовались фоновые и импактные сообщества, а буферное занимало промежуточное положение: по видовому составу оно “тяготело” к импактному, а при учете видовых обилий — к фоновому. Ключевую роль в формировании структуры сравниваемых сообществ играл уровень загрязнения территории: вклад фактора составлял до 25%. Техногенное загрязнение значительно повышало изменчивость состава видов, в меньшей степени — соотношение их обилий. Вариабельность сообществ увеличивалась с ростом нестабильности среды обитания (по мере приближения к заводу).

Предположение о сближении сравниваемых сообществ ММ после многократного сокращения выбросов не подтвердилось. Во всех парах наблюдалось расхождение сообществ, усиливающееся во времени. В дальнейшем улучшение качества местообитаний на загрязненных участках, в первую очередь кормовых и защитных свойств, в сочетании с увеличением их экологической емкости и постепенным снижением фрагментированности создаст предпосылки для увеличения α -разнообразия сообществ, а также обилия отдельных видов. Эти факторы должны оказать существенное влияние на сходство сравниваемых сообществ. Вероятно, 20 лет — это недостаточный срок для выраженного восстановления сообществ ММ на сильно загрязненных территориях.

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Авторы благодарят Ю.Л. Суморокова, Е.Ю. Суморокову, С.Ю. Суморокова, А.А. Герасимову за участие в полевых работах, Е.Л. Воробейчика и анонимных рецензентов — за конструктивные замечания к тексту рукописи. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают

соблюдение применимых этических норм в работе с животными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы М.: Прогресс, 1980. 327 с.
2. *Magurran A.E.* Measuring biological diversity. Oxford, UK.: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
3. *Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M.* et al. Navigating the multiple meanings of beta-diversity: a roadmap for the practicing ecologist // *Ecology Letters*. 2010. V. 14. P. 1–15. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
4. *Чернов Ю.И.* Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // *Успехи соврем. биол.* 1991. Т. 111. С. 499–507.
5. *Socolar J.B., Gilroy J.J., Kunin W.E.* et al. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2016. V. 31. № 1. P. 67–80.
6. *Tscharntke T., Tylianakis J.M., Rand T.A.* et al. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes — eight hypotheses // *Biol. Rev.* 2012. V. 87. P. 661–685.
7. *Cramer M.J., Willing M.R.* Habitat heterogeneity, species diversity and null models // *Oikos*. 2005. V. 108. P. 209–218.
8. *Pardini R., de Bueno A.A., Gardner T.A.* et al. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shift in biodiversity across fragment landscapes // *PLoS One*. 2010. V.5. №. 10. e13666. P. 1–10.
9. *Püttker T., de Bueno A.A., Prado P.I.* et al. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss // *Oikos*. 2015. V. 124. P. 206–215.
10. *Dormann C.F., Schweiger O., Augenstein I.A.* et al. Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities // *Global Ecol. Biogeogr.* 2007. V. 16. P. 774–787.
11. *Asfora P.H., Pontes A.R.M.* The small mammals of the highly impacted North-eastern Atlantic Forest of Brazil, Pernambuco Endemism Center // *Biota Neotrop.* 2009. V. 9. №. 1. P. 31–35.
12. *Burel F., Baudry J., Butet A.* et al. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes // *Acta Oecologica*. 1998. V. 19. P. 47–60.
13. *Burel F., Butet A., Delettre Y.R.* et al. Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification // *Landsc. Urban Plan.* 2004. V. 67. P. 195–204.
14. *Decarre J.* Diversity and structure of bird and mammal communities in the Semiarid Chaco Region: response to agricultural practices and landscape alterations // A thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy Division of Ecology and Evolution, Department of Life Sciences Imperial College London, 2015. 191 p.

15. Мухачева С.В., Давыдова Ю.А., Воробейчик Е.Л. Роль гетерогенности среды в сохранении разнообразия мелких млекопитающих в условиях сильно-го промышленного загрязнения // Докл. РАН. Сер. биологич. 2012. Т. 447. № 1. С. 106–109.
16. Krojerová-Prokešová J., Homolka M., Barančeková M. et al. Structure of small mammal communities on clearings in managed Central European forests // For. Ecol. Manage. 2016. V. 367. P. 41–51.
17. Jones S.K., Ripplinger J., Collins S.L. Species reordering, not changes in richness, drives long-term dynamics in grassland communities // Ecol. Lett. 2017. V. 20. P. 1556–1565.
18. McKinney M.L., Lockwood J.L. Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction // Trends Ecol. Evol. 1999. V. 14. P. 450–453.
19. Lavergne S., Thuiller W., Molina J. et al. Environmental and human factors influencing rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115-year study in the Mediterranean region // J. Biogeogr. 2005. V. 32. P. 799–811.
20. Tscharrnke T., Brandl R. Plant-insect interactions in fragmented landscapes // Ann. Rev. Entomol. 2004. V. 49. P. 405–430.
21. Vickery J.A., Bradbury R.B., Henderson I.G. et al. The role of agri-environment schemes and farm management practices in reversing the decline of farmland birds in England // Biol. Conserv. 2004. V. 119. P. 19–39.
22. Hanski I. Metapopulation dynamics // Nature. 1998. V. 396. P. 41–49.
23. Hutton S.A., Giller P.S. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities // J. Appl. Ecol. 2003. V. 40. P. 994–1007.
24. Schweiger O., Maelfait J.P., van Wingerden W. et al. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organisational levels and spatial scales // J. Appl. Ecol. 2005. V. 42. P. 1129–1139.
25. Olden J.D., Poff N.L. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization // The American Naturalist. 2003. V. 162. P. 442–460.
26. Olden J.D., Rooney T.P. On defining and quantifying biotic homogenization // Global Ecol. Biogeogr. 2006. V. 15. P. 113–120.
27. Henle K., Davies K.F., Kleyer M. et al. Predictors of species sensitivity to fragmentation // Biodiv. and Conserv. 2004. V. 13. P. 207–251.
28. Мухачева С.В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов металлургического завода. I. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66–76. <https://doi.org/10.1134/S1067413621010100>
29. Koleff P., Lennon J.J., Gaston K.J. Measuring beta diversity for presence-absence data // J. Anim. Ecol. 2003. V. 72. P. 367–382.
30. Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. 3-rd ed. Amsterdam, Oxford: Elsevier, 2012, 1006 p.
31. Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. 2001. V. 26. P. 32–46.
32. Маслицкий С.Э. Анализ временных рядов с помощью R. 2020. Электронная книга, адрес доступа: <https://ranalytics.github.io/tsawithr>
33. Durbin J., Koopman S.J. Time series analysis by state space methods. 2-th ed. Oxford University Press, 2012. 129 p.
34. Zeileis A., Grothendieck G. Zoo: S3 Infrastructure for regular and irregular time series // J. of Statistical Software. 2005. V.14. № 6. P. 1–27.
35. R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
36. Paradis E., Schliep K. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R // Bioinformatics. 2019. V. 35. P. 526–528.
37. Oksanen J., Blanchet M., Kindt R. et al. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. 2020.
38. Wickman H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2016. 211+viii p.
39. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия металлургического завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024.
40. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
41. Мухачева С.В., Толкачев О.В. Изучение миграционной подвижности мелких млекопитающих, населяющих техногенно трансформированные территории, методом группового мечения // Современные проблемы медицины и естественных наук. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2019. Вып. 8. С. 302–304.
42. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов металлургического завода // Экология. 2019. № 2. С. 133–148. <https://doi.org/10.1134/S1067413619020115>
43. Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? // Докл. РАН. 2014. Т. 458. № 6. С. 721–725.
44. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. I. Сообщества // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118. Вып. 5. С. 613–622.

45. Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г. Динамика популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) восточной периферии ареала // Сиб. эколог. журн. 2000. № 3. С. 373–382.
46. Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень: ТюмГУ, 2000. 220 с.
47. Мухачева С.В. Особенности пространственно-временного размещения населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 2007. № 3. С. 178–184. <https://doi.org/10.1134/S1067413607030034>
48. Зайченко О.А. Мелкие млекопитающие как индикатор антропогенных нагрузок. Природоохранные аспекты освоения ресурсов Минусинской котловины. Иркутск, Шушенское, 1990. С. 51–60.
49. Beernaert J., Scheirs J., Van Den Brande G. et al. Do wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) use food selection as a means to reduce heavy metal intake? // Environ. Pollut. 2008. V. 151. P. 599–607.
50. Ozaki S., Fritsch C., Valot B. et al. Does pollution influence small mammal diet in the field? A metabarcoding approach in a generalist consumer // Molecular Ecol. 2018. V. 27. P. 3700–3713.