

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2022

Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований <i>Е. Л. Воробейчик</i>	3
Современное состояние древостоев в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа, ближней к эпицентру Кыштымской аварии <i>В. Н. Позолотина, В. А. Лебедев, Е. В. Антонова, А. А. Григорьев, Ю. В. Шалаумова, О. В. Тарасов</i>	42
Формирование морозобойных повреждений колец у лиственницы: сравнительный анализ северной и южной лесотундр Сибири <i>М. А. Гурская</i>	55
Влияние цвета окружающего пространства на окраску молоди креветки <i>Macrobrachium rosenbergii</i> <i>Р. Р. Борисов, И. Н. Никонова, А. В. Паршин-Чудин, Н. П. Ковачева</i>	67
Подвижность сперматозоидов рыжей (<i>Clethrionomys glareolus</i>) и красной (<i>Cl. rutilus</i>) полевок в условиях промышленного загрязнения <i>Г. Ю. Смирнов</i>	74

УДК 574.474:[504.5:669.2/.8]

ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ. 1. ОБЗОР СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2022 г. Е. Л. Воробейчик*

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

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

Поступила в редакцию 16.08.2021 г.

После доработки 27.08.2021 г.

Принята к публикации 30.08.2021 г.

В последние десятилетия во многих странах происходит снижение атмосферных выбросов промышленных предприятий, что предоставляет возможность анализировать закономерности восстановления экосистем. В обзоре представлен аннотированный перечень исследований естественно-го, т.е. без какой-либо рекультивации, восстановления наземных экосистем возле промышленных предприятий, прекративших или существенно снизивших выбросы. Идентифицированы 73 исследования восстановления биоты (70 публикаций), выполненные возле 22 заводов (в основном металлургических); еще 18 работ касаются анализа на основе повторных регистраций динамики содержания поллютантов в растениях и животных, 14 – в почвах. Выявлены многочисленные пробелы в изученности естественного восстановления: неравномерность охвата исследованиями разных биомов и типов экосистем, фрагментарность (отсутствие) информации по многим таксонам, преобладание однокомпонентных работ в пределах конкретного района и относительно коротких рядов наблюдений с небольшим числом точек во времени. Эти пробелы делают пока невозможной генерализацию данных в глобальном масштабе. Генерализации препятствуют также недостатки в представлении результатов в публикациях (неполнота информации о динамике выбросов и датах сбора материала).

Ключевые слова: динамика, устойчивость, восстановительные сукцессии, почва, растительность, лишайники, беспозвоночные, птицы, мелкие млекопитающие, техногенные пустоши, атмосферное загрязнение, снижение выбросов, токсическая нагрузка, тяжелые металлы

DOI: 10.31857/S0367059722010115

Промышленное загрязнение среды может быть сильным экологическим фактором: нередко вблизи металлургических предприятий концентрации в почве потенциально токсичных металлов, металлоидов и других поллютантов превышают фоновые значения в десятки, сотни и тысячи раз [1, 2]. Высокие уровни загрязнения могут быть причиной исчезновения многих видов, что в свою очередь кардинально меняет исходный облик экосистем и ведет к нарушению экосистемных функций [3]. Мертвые леса и безжизненные “лунные ландшафты” вблизи предприятий – один из наиболее ярких примеров негативных последствий человеческой деятельности, вошедший в учебники экологии. Фактически на загрязненных территориях реализованы длительные натурные эксперименты, заложенные, помимо воли исследователей, в момент пуска предприятия. Регистрация их результатов интересна с точки зрения анализа реакции экосистем на сильные внешние воздействия и понимания механизмов их устойчивости [4].

В последние десятилетия во многих странах, прежде всего Европы и Северной Америки, происходит снижение промышленных выбросов по разным причинам: закрытие предприятий из-за их опасности или нерентабельности, переход на новые технологии, перенос производства в другие страны [5–7]. Однако независимо от причин прекращение поступления поллютантов в окружающую среду позволяет экологам анализировать закономерности естественного восстановления экосистем: Насколько обратимы вызванные загрязнением изменения? Возможен ли самопроизвольный возврат к исходному состоянию? Если возможен, то как быстро он произойдет? Какие виды первыми вернуться на загрязненные участки? Почему возвращение может запаздывать? Что тормозит, а что ускоряет реколонизацию? Появление модельных ситуаций – участков возле снизивших выбросы предприятий – позволяет искать ответы на эти вопросы не только путем умозрительных рассуждений или математического

моделирования, но и на основе анализа эмпирических данных. Обсуждаемая предметная область пока находится на начальных этапах становления, поэтому важно зафиксировать современный уровень знаний, выявить слабо проработанные вопросы, наметить перспективные направления исследований.

Прежде всего следует уточнить терминологию. В публикациях на английском языке используют два термина для обозначения возвращения экосистемы из нарушенного состояния в исходное: “recovery” – это процесс и/или результат самопроизвольного возврата, т.е. без какого-либо сознательного вмешательства извне, а “restoration” – это возврат, при котором человек “подталкивает” процесс с помощью определенных манипуляций, помогая двигаться ему в нужном направлении. К сожалению, на русском языке термин только один – “восстановление”, из-за чего может возникать неопределенность в трактовке. Поэтому, чтобы избежать путаницы, для обозначения самопроизвольного возврата экосистемы я считаю необходимым добавлять необязательные на английском языке уточнения – “естественное восстановление”, “спонтанное восстановление”, “самовосстановление”. Второй вариант, особенно при совместном употреблении с первым, также лучше уточнять – “активное восстановление”, “управляемое восстановление”, “регулируемое восстановление”. В данном обзоре, если для краткости уточнение опущено, подразумевается только естественное восстановление. Также для краткости под “прекращением выбросов” подразумевается и их “существенное сокращение”.

Работы по естественному восстановлению экосистем пока немногочисленны, особенно по сравнению с изучением противоположного процесса – вызванной загрязнением деградации экосистем. Также их количество существенно уступает обширным изысканиям в области анализа первичных сукцессий (в том числе при самозарастании отвалов из отходов металлургического и горного производства) и вторичных сукцессий, инициированных прекращением других сильных нарушающих воздействий – хронических (вспашка, пастбищные нагрузки, засоление и др.) или катастрофических (вырубки, пожары, разливы нефтепродуктов и др.). Особенно внушителен контраст с многочисленностью работ в рамках управляемого восстановления (разработка технологий рекультивации, оценка эффективности разных практик, анализ хода восстановительных сукцессий и др.), даже с учетом того, что с последствиями промышленного загрязнения связана только их небольшая часть. Это направление развивается намного более интенсивно: с 1981 г. существует международное Общество экологического восстановления (Society for Ecological Restoration, www.ser.org), издаются три специализированных журнала – “Ecological Res-

toration” (с 1981 г.), “Restoration Ecology” (с 1993 г.), “Ecological Management & Restoration” (с 2000 г.), опубликованы обобщающие сводки и учебники, например [8].

В 2020 г. Генеральная Ассамблея ООН объявила 2021–2030 гг. десятилетием Восстановления экосистем (The United Nations Decade on Ecosystem Restoration – <https://www.decadeonrestoration.org>). В числе шести главных барьеров, препятствующих достижению целей глобальной программы, наряду с финансовыми, политическими, социальными, экономическими и техническими причинами указана недостаточность научных знаний о закономерностях и лучших практиках управляемого восстановления. Однако это свидетельствует и об актуальности исследований естественного восстановления, поскольку управление данным процессом в той или иной степени должно базироваться на знаниях о закономерностях посттехногенной динамики экосистем, проходящей без вмешательства человека [9–11].

Предмет настоящего обзора ограничен достаточно узкими рамками: 1) только наземные экосистемы (исключая болота); 2) точечные источники атмосферных выбросов, т.е. такие, размеры которых несопоставимо малы по сравнению с загрязняемой ими территорией; 3) естественное восстановление, т.е. без какой-либо рекультивации или других экспериментальных манипуляций. В большинстве случаев обзор касается воздействия на биоту металлургических заводов, а среди них – предприятий цветной металлургии, т.е. атмосферных выбросов полиметаллической пыли, соединений серы, азота и фтора при первичной плавке меди, никеля, свинца, цинка и алюминия.

Цель настоящего обзора – охарактеризовать современное состояние исследований восстановительной динамики наземных экосистем после прекращения (снижения) выбросов промышленных предприятий, рассмотреть возможные драйверы восстановления, идентифицировать пробелы в знаниях, обсудить методологию анализа данных и перспективы дальнейших исследований. Обзор состоит из трех частей: в первой охарактеризовано современное состояние исследований, во второй будут рассмотрены особенности и драйверы восстановительных сукцессий, в третьей предполагается обсудить методологические вопросы и перспективы исследований.

ИССЛЕДОВАНИЯ РЕАКЦИИ БИОТЫ НА СНИЖЕНИЕ ВЫБРОСОВ

Критерии отбора публикаций

Критерии отбора публикаций были следующими: 1) соответствие предмету обзора (наземные экосистемы, точечные источники атмосферного загрязнения, отсутствие рекультивации или

экспериментальных манипуляций); 2) наличие развернутых описаний (как правило, журнальные статьи); 3) наличие количественных данных, а не только упоминаний, без должной расшифровки, что “уже заметны признаки восстановления” или, наоборот, “восстановление еще не завершено”.

Поиск публикаций был выполнен всеми доступными способами: 1) запросы в библиографических базах (Scopus, РИНЦ, Google Scholar) по ключевым словам в разных сочетаниях: “recovery”, “dynamics”, “ecosystem/soil/vegetation/insect/*fauna/*invertebrate/bird/mammal/lichen”, “pollution/contamination/emission/metal”, “smelter/factory”, “cessation/reduction/closedown/closure/shutdown” (аналогично – на русском языке), с последующим просмотром аннотаций и/или полных текстов и оценкой соответствия критериям отбора; 2) запросы в библиографических базах по географическим названиям районов расположения прекративших работу предприятий; 3) просмотр списков цитируемой литературы в найденных публикациях; 4) просмотр списков работ авторов найденных публикаций в библиографических базах; 5) опросы коллег. Полагаю, что в обзоре аккумулирована информация о большинстве выполненных к настоящему времени исследований, подпадающих под указанные критерии.

Не рассматривали естественное восстановление экосистем, вызванное снижением регионального загрязнения, т.е. такого, при котором невозможно четко отграничить действие какого-то одного точечного источника от других аналогичных источников или от трансграничного переноса поллютантов. Примером может служить анализ последствий снижения атмосферного загрязнения (в первую очередь сернистым ангидридом) для еловых лесов в районе Исполиновых гор (Карконоше) в Чехии в период с 1995 г. по 2006 г. [12], эпифитных лишайников в Лондоне с 1979 г. по 1999 г. [13], разнообразия лишайников и мхов в масштабе всей Великобритании с середины XX в. по начало XXI в. [14]. Это же ограничение исключило из рассмотрения многочисленные работы по динамике биоты в регионе Верхняя Силезия (Польша), где из-за существенного перекрытия зон воздействия многих предприятий затруднительно анализировать последствия снижения выбросов какого-то одного из них.

Схемы сбора данных

Схемы сбора данных в исследованиях восстановительной динамики можно разделить на две группы: 1) базирующиеся на повторных регистрациях состояния экосистем в одних и тех же точках пространства; 2) базирующиеся на однократном обследовании участков, расположенных на разном удалении от предприятия (т.е. в градиенте загрязнения) после прекращения его выбросов.

Первая схема позволяет напрямую получить оценки скоростей восстановления, а их точность, помимо всего прочего, определяется числом временных срезов. В рамках второй схемы возможны только косвенные и грубые оценки времени “завершения” восстановления, причем лишь при наличии информации (хотя бы на качественном уровне) о направленности изменения параметра в градиенте загрязнения до снижения выбросов. Например, если выполненное через 30 лет после закрытия завода обследование показало, что параметр не меняется при приближении к нему, а ранее (или возле аналогичных источников) снижался, то можно утверждать, что для “завершения” восстановления требуется не более 30 лет. Однако “не более” может быть и 30, и 20, и 10 лет. Если в этом примере и через 30 лет параметр уменьшается при приближении к заводу, то справедливо утверждение, что для восстановления требуется не менее 30 лет, но “не менее” также может быть любым числом после этой границы, например 50 или 100 лет. Несмотря на столь большую неопределенность, результаты выполненных в рамках второй схемы исследований могут быть использованы для оценки нижней границы продолжительности восстановления.

Теоретически возможна еще одна схема – по аналогии с традиционным подходом при изучении экологических сукцессий: построение хроноряда (chronosequence) из однотипных участков вблизи нескольких предприятий, в разное время прекративших выбросы, и интерпретация различий между участками как изменений во времени (space-for-time substitution). Однако мне не известны выполненные таким образом исследования; более того, сложности корректного построения хроноряда из нескольких источников выбросов вряд ли преодолимы из-за заведомо несопоставимых условий на удаленных территориях.

В табл. 1 приведен аннотированный перечень работ, базирующихся на первой схеме, в табл. 2 – на второй. В первом случае идентифицированы 52 исследования в районах 16 источников выбросов (54 публикации), во втором – 21 исследование в 11 районах (16 публикаций), поскольку 5 источников в таблицах совпадают, всего их 22. Все публикации, за исключением одной, можно было атрибутировать однозначно. Исключение касалось описания лишайников и мхов на техногенной пустоши в районе Мончегорска [34]: хотя было выполнено однократное обследование, но все предшествующие документировали отсутствие этих групп в целом для пустоши; поэтому эта работа была отнесена к первой схеме.

Исследования на основе повторных регистраций

Распределение обследованных источников выбросов очень неравномерно по любому из воз-

Таблица 1. Характеристика исследований естественного восстановления биоты наземных экосистем, выполненных на основе прямого сравнения разных периодов возле прекративших (существенно снизивших) выбросы предприятий

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
Три близко расположенных медно-никелевых комбината в г. Садбери, Канада. Действуют с 1888, 1913 и 1928 гг., максимальная эмиссия – в 1960-х гг., после 1972 г. – существенно снизилась (закрытие одного завода, реконструкция остальных)	Сравнение двух периодов – высоких (1967–1972 гг.) и сниженных (1984–1993 гг.) выбросов для территории техногенной пустоши	21	Древесные и травянистые растения	Появление и распространение видов (визуальное сравнение разновременных пар ландшафтных фотографий)	Во второй период на территории техногенной пустоши, ранее практически лишенной высшей растительности, появились и расширили область обитания злаки (полевица, щучка), хвощи, щавель, береза (количественные оценки отсутствуют)	[15]
	Сравнение двух периодов – высоких (1970 г.) и сниженных (1989 г.) выбросов для сильно загрязненной территории (техногенная пустошь и прилегающие участки)	17	Растительный покров	Площади участков, интерпретируемых как “пустошь” и “полупустошь” (на основе дешифрирования аэрофото-снимков)	Во второй период площадь “полупустошей” сократилась на 22% по сравнению с первым за счет продвижения ближе к заводам хвойных деревьев. Сокращение площади пустошей главным образом произошло за счет рекультивации территорий (высаживание саженцев и другие мероприятия)	[16]
	Сравнение трех периодов – высоких (1968 г., литературные данные) и сниженных (1978 г. и 1989–1990 гг.) выбросов в 5 зонах загрязнения (очень сильного, сильного, умеренного, слабого, фонового)	18	Эпифитные лишайники	Число видов, соотношение площадей с разным числом видов	Во второй период площадь “лишайниковой пустыни” сократилась в 5 раз по сравнению с первым, а в третий – “пустыня” исчезла. От первого периода к третьему снижались размеры зон с уменьшенным числом видов. В третий период в 5 км от завода встречены чувствительные к загрязнению виды (<i>Usnea hirta</i> и <i>Evernia mesomorpha</i>), отсутствовавшие там ранее	[17]
	Ежегодный мониторинг в 1970–2001 гг. (31 год) на метеостанции аэропорта (в 20 км от Садбери, соответствует участку умеренного загрязнения)	29	Растительный покров	Среднегодовая скорость ветра на высоте 10 м	Снижение скорости ветра на треть с 1973 г. по 1995 г., далее – стабилизация на уровне ближайших метеостанций. Интерпретировали как показатель восстановления древесной растительности (невозможно разделить вклады естественного восстановления и создания искусственных насаждений)	[18]
Два близко расположенных цинкоплавильных завода в г. Палмертон, США. Действовали с 1898 и 1913 гг., максимальная эмиссия – в 1970-х гг., закрыты в 1980 г.	Сравнение двух периодов – до (1972 г., литературные данные) и после (2006 г.) прекращения выбросов на 4 участках (исходно сильное загрязнение)	26	Эпифитные, эпилитные и эпигейные лишайники	Видовое разнообразие, обилие, видовой состав	Ко второму периоду обилие эпигейных и эпилитных лишайников увеличилось в 2.9 раза по сравнению с первым, эпифитных – в 2.3 раза, разнообразие (индекс Шеннона) – в 8.4 и 3.6 раза соответственно. В первый период было зарегистрировано 8 видов, во второй – 35, но чувствительные к загрязнению виды отсутствуют	[19]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
Медеплавильный завод в г. Рёншэр, Северная Швеция. Действует с 1930 г., максимальная эмиссия – в конце 1960-х гг., после 1984 г. – резко снизилась	Сравнение двух периодов – высоких (1983–1990 гг.) и сниженных (2000–2006 гг.) выбросов на 5 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	22	Мухоловка-пеструшка (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	Размер кладки, успешность размножения, масса слетков, параметры крови (гемоглобин, гематокрит и др.)	Во второй период на сильно загрязненном участке увеличилась успешность размножения	[20]
Завод по выплавке свинца в г. Жеряв, Словения. Действует с 1896 г., максимальная эмиссия – в 1970-х гг., после 1978 г. – существенно снизилась, после 1990 г. – почти прекратилась	Сравнение двух периодов – до (1981 г., литературные данные) и после (2001 г.) снижения выбросов на 9 участках (сильное загрязнение), луга на месте хвойных и буковых лесов	11 (23)	Травянистая растительность	Число видов, видовой состав	В первый период растения отсутствовали ближе 300 м от завода, во втором периоде заселили всю территорию пустоши. Ко второму периоду число видов увеличилось с 15–30 до 20–45	[21]
Медно-никелевый комбинат в г. Харъявалта, Финляндия. Действует с 1945 г., максимальная эмиссия – 1945–1947 гг., после 1991 г. – существенно снизилась, после 2003 г. – почти прекратилась	Сравнение двух периодов – до (1991–1993 гг.) и после (1994–1997 гг.) снижения выбросов на 4–5 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), хвойный лес	(6)	Мухоловка-пеструшка и большая синица	Размер кладки, число слетков	На участке с сильным загрязнением во втором периоде у обоих видов увеличилось число слетков (но не достигло фонового уровня), размер кладки возрос только у одного вида	[22]
	Ежегодный мониторинг в 1991–2013 гг. (23 года) на 2 участках (сильное и фоновое загрязнение), хвойный лес. Материал для первых 7 лет частично совпадает с [22]	10 (22)	Мухоловка-пеструшка	Размер кладки, число слетков, дата начала размножения, плотность гнездования	Выраженный тренд увеличения размера кладки и числа слетков на участке сильного загрязнения (особенно в первые годы после снижения выбросов). Однако разница с фоновым участком сохраняется до конца наблюдений, что связали с замедленным восстановлением трофических цепей	[23]
	Сравнение двух периодов – до (1991–1992 гг.) и после (2007–2009 гг.) прекращения выбросов на 2 участках (сильное и фоновое загрязнение), хвойный лес	6 (18)	Мухоловка-пеструшка	Толщина скорлупы яиц	В первый период толщина скорлупы была статистически значимо тоньше на загрязненном участке по сравнению с фоновым; после прекращения выбросов различия между участками отсутствуют	[23]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
Медно-никелевый комбинат в г. Мончегорск, Кольский полуостров, Россия. Действует с 1937 г., максимальная эмиссия – в 1970–1980-х гг., после 1999 г. – существенно снизилась	Сравнение двух периодов – высоких (1981–1983 гг.) и сниженных (2005–2008 гг.) выбросов на 4 участках (сильное и умеренное загрязнение), контрольный участок обследован однократно (только второй период), еловый лес	(9)	Древесный и кустарниковый ярус	Состав, степень дефолиации, сомкнутость крон	На участках с сильным загрязнением продолжалось усыхание ели при выраженной экспансии лиственных деревьев (береза, ивы). На участках с умеренным загрязнением во втором периоде уменьшилась дефолиация (на 20%) и увеличилась сомкнутость крон ели	[24]
		(9)	Травяно-кустарниковый ярус	Видовое богатство, проективное покрытие, видовой состав	На загрязненных участках ко второму периоду увеличились число видов (на 17–57%) и проективное покрытие, изменилось соотношение обилия доминантов	[24]
		(9)	Мхи и лишайники	Видовое богатство, проективное покрытие, видовой состав	На участках с сильным загрязнением появились отсутствовавшие ранее лишайники (накипные и кустистые), пионерные виды мхов	[24]
		(9)	Почвенные водоросли	Видовое богатство, обилие	На участке с сильным загрязнением ко второму периоду в 2 раза увеличились число видов и обилие	[24]
	Мониторинг в 1982–2017 гг. (36 лет) на 5–7 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), сосновый лес	(17)	Сосна (<i>Pinus sylvestris</i>)	Виталитетная структура, продолжительность жизни хвои, дехромация хвои	На участке с умеренным загрязнением индекс жизненности (сумма весов на основе долей здоровых, ослабленных и усыхающих деревьев) к концу наблюдений приблизился к фоновому уровню, с сильным – увеличился, но остался в 2 раза ниже фонового уровня. После 2005 г. на участке сильного загрязнения зарегистрированы отсутствовавшие ранее здоровые деревья. На загрязненных участках к концу периода увеличилась продолжительность жизни хвои и уменьшилась степень ее дехромации (но не достигли фонового уровня)	[25–27]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
	Дендрохронологическая реконструкция для 1880–2006 гг. на 5 участках (сильное и умеренное загрязнение), еловый лес	(7)	Ель (<i>Picea obovata</i>), сосна	Радиальный прирост (индексы)	Разница индексов приростов ели между загрязненным и контрольным участками после 2000 г. стала положительной, тогда как в период высоких выбросов в течение 15–20 лет она была отрицательной. Эффект более выражен в верхних частях склонов по сравнению с нижними, что связали с более благоприятными почвенными условиями из-за аккумуляции органического вещества в нижних частях. Для сосны разница индексов остается отрицательной в течение всего периода наблюдений	[28, 29]
	Дендрохронологическая реконструкция для 1960–2014 гг. на 2 участках (сильное и фоновое загрязнение), сосновый лес	(15)	Сосна	Радиальный прирост (линейный и площадной, абсолютные величины)	Резкое увеличение площади радиального прироста на загрязненном участке после 2000 г., в последние три года даже превышающее фоновые значения. На участке с фоновым загрязнением временной тренд не выражен	[30]
	Повторные учеты на площадках с маркированными в 1992–1993 гг. особями в период относительно высоких (1996–1999 гг.) и сниженных (2005–2006 гг.) выбросов, 11 участков (сильное, умеренное, слабое и фоновое загрязнение), хвойный лес	(7)	Береза <i>Betula pubescens</i> ssp. <i>czerepanovii</i>	Смертность и возобновление	На участке с сильным загрязнением смертность в период сниженных выбросов осталась высокой, а возобновление отсутствует. Сделан прогноз полной гибели березы на сильно загрязненных участках из-за достижения сохранившимися (устойчивыми к загрязнению) особями предельного возраста жизни при отсутствии возобновления. На участках с умеренным загрязнением после снижения выбросов увеличилось возобновление, что связали с отсутствием конкуренции с хвойными деревьями	[31]
	Сравнение двух периодов – высоких (1978 и 1992 гг.) и сниженных (2000, 2002, 2005 гг.) выбросов на участке с сильным загрязнением (точной привязки нет)	(6)	Растительный покров	Вегетационный индекс (NDVI)	В 2002 и 2005 гг. вегетационный индекс увеличен в 2 раза по сравнению с минимальными значениями в 1978 г., что интерпретировали как начало восстановления экосистем (выводы не основаны на статистическом анализе)	[32]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
	Сравнение двух периодов – высоких (1989 и 1999 гг.) и сниженных (2009 г.) выбросов на 2 участках (сильное и умеренное загрязнение), сосновый лес	(10)	Черника (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	Морфометрические параметры (площадь листа, размеры кроны и др.), календарный возраст, соотношения онтогенетических состояний	Ко второму периоду усилились различия морфометрических параметров загрязненных и контрольных участков (уменьшение размеров), что связали с увеличением загрязнения почв. На загрязненных участках возрастной спектр от первого периода ко второму сдвинулся в сторону молодых особей, а плотность ценопопуляции уменьшилась в 2 раза (из-за массовой гибели кустов), тогда как на контрольном участке происходило естественное старение ценопопуляций, а плотность увеличилась в 1.3 раза	[33]
	Описания в 2017–2018 гг. на 7 участках с очень сильным и сильным загрязнением (1.7–10 км), сравнение с предыдущими годами (точной привязки нет, литературные данные)	(19)	Мхи, печеночники, лишайники (эпигейные)	Число видов, видовой состав, проективное покрытие	На участках с очень сильным загрязнением (до 3–5 км от завода) зарегистрированы единичные находки устойчивых к загрязнению видов мохообразных и лишайников, хотя ранее (предположительно) они там отсутствовали	[34]
	Ежегодный мониторинг в 1993–2014 гг. (22 года) на 13 участках в градиенте загрязнения (сильное, умеренное и слабое загрязнение), еловый лес	(15)	Листоеды-филлофаги (4 вида)	Обилие видов, качество кормового растения, смертность от паразитов и хищников	У двух видов после 2000 г. обилие резко снизилось, что связали с увеличением смертности от естественных врагов. У других двух видов динамика была ненаправленной. Изменения в обилии связали с совместным действием снижения выбросов и увеличения температуры воздуха на систему растение–фитофаг–хищник	[35]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
	Ежегодный мониторинг в 1991–2016 гг. (26 лет) на 29 участках в градиенте загрязнения (сильное, умеренное, слабое и фоновое загрязнение), еловый лес	(17)	Насекомые-филлофаги березы (25 видов/групп)	Обилие видов, трофическая активность (доля поврежденных листьев)	Временной тренд изменения трофической активности различен для сильно загрязненных (уменьшение от начала к концу наблюдений), умеренно загрязненных (увеличение) и фоновых (отсутствие изменений) участков; динамику связали с уменьшением выбросов. Анализ базируется на расчете линейных корреляций для всех лет наблюдений, поэтому нельзя отдельно выделить период после снижения выбросов	[36]
	Сравнение двух периодов – высоких (1991–1992 гг., литературные данные) и сниженных (2005–2006 гг.) выбросов на 4 участках (сильное, умеренное и слабое загрязнение), еловый лес	(7)	Крупные почвенные беспозвоночные	Групповой состав, численность, биомасса, трофическая структура	По всем параметрам признаки восстановления отсутствуют. Сохраняется угнетенное состояние сообществ, что связали с медленным восстановлением мощности и качества лесной подстилки, деградировавшей в результате эрозии	[37]
	Ежегодный мониторинг в 1936–2014 гг. (79 лет) на участке с умеренным загрязнением, еловый лес. Сопоставление разных периодов для участков с сильным загрязнением (точные даты отсутствуют)	(15)	Мелкие млекопитающие	Обилие видов	После 2002 г. на участке с умеренным загрязнением увеличилось обилие рыжей полевки, которая в период высоких выбросов встречалась там единично или отсутствовала. В 2001 и 2003 гг. на участке с сильным загрязнением (4 км от завода) единично отмечены бурузубки, ранее там отсутствовавшие. Выводы не основаны на статистическом анализе	[38]
Фабрика по добыче и обогащению руды в г. Лисвалль, Северная Швеция (пыль с PbS и ZnS). Действовала с 1943 г., максимальная эмиссия – в 1980-х гг., закрыта в 2001 г.	Сравнение двух периодов – высоких (1988–1990 гг.) и прекратившихся (2004–2006 гг.) выбросов на 2 участках (сильное и фоновое загрязнение)	5	Мухоловка-пеструшка	Размер кладки, успешность размножения, масса слетков, параметры крови (гемоглобин, гематокрит и др.)	В первый и второй периоды все параметры (кроме массы слетков) ниже на загрязненном участке по сравнению с фоновым, признаков восстановления нет	[39]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
Медно-никелевый комбинат в г. Никель, Кольский полуостров, Россия. Действовал с 1942 г., максимальная эмиссия — в 1970-х гг., после 2002 г. — существенно снизилась, закрыт в 2020 г.	Ежегодный мониторинг в 1994—2012 гг. (19 лет) на 2 участках (умеренное и фоновое загрязнение), в 1985—2003 гг. (19 лет) еще на одном участке с умеренным загрязнением	(10)	Мелкие млекопитающие	Обилие видов	На загрязненном участке к концу наблюдений численность красной полевки увеличилась сильнее, чем на фоновом; для красно-серой полевки тренд противоположный (выводы не основаны на статистическом анализе)	[40]
Медеплавильный завод в г. Ревда, Средний Урал, Россия. Действует с 1940 г., максимальная эмиссия — в 1980-х гг., после 2003 г. — существенно снизилась, после 2010 г. — почти прекратилась	Сравнение трех периодов — высоких (1989 г.), умеренно (1998 г.) и существенно (2008 г.) сниженных выбросов на 5 участках (фоновое, умеренное и сильное загрязнение), хвойный лес	(5)	Древесный ярус	Запас древесины, густота древостоя, доля сухостоя	Запас и густота менялись синхронно на всех участках, что связали с действием и последствием урагана, вызвавшего ветровал. На участке сильного загрязнения доля сухостоя по количеству стволов увеличилась к 2008 г. непропорционально сильно (до 80%) по сравнению с другими участками, что свидетельствует о продолжающейся гибели деревьев	[41, 42]
	Сравнение четырех периодов — высоких (1989 г.), умеренно (1999 г.), существенно (2007 г.) сниженных и почти прекратившихся (2013 г.) выбросов на 5 участках (фоновое, умеренное и сильное загрязнение), хвойный лес	3 (10)	Травяно-кустарниковый ярус	Видовое разнообразие, видовой состав, биомасса	На участках фонового и умеренного загрязнения разнообразие увеличилось синхронно, что связали с влиянием ветровала, вызвавшим осветление местообитаний. На участке сильного загрязнения разнообразие не изменилось, уменьшилась доля в биомассе хвоща лесного, увеличилась — полевки тонкой. Стабильность угнетенного состояния на участке сильного загрязнения объяснили сохраняющейся токсичностью почвы и мощным слоем неразложившейся лесной подстилки	[41, 42]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
	Сравнение двух периодов – высоких (1995–1998 гг.) и почти прекратившихся (2014–2016 гг.) выбросов для 5 зон загрязнения, выделенных на территории размером 40 × 50 км, хвойный и лиственный леса	6 (13)	Травяно-кустарничковый ярус	Видовое разнообразие 6 групп с разным способом распространения диаспор (в масштабе пробной площади и зоны загрязнения)	Видовое богатство в зоне высокого загрязнения осталось на крайне низком уровне, что интерпретировали как свидетельство стабильности деградированного состояния. Способность к восстановлению зависит от способа распространения диаспор: положительные сдвиги в видовом богатстве выявлены только у мирмекохоров (главным образом в зоне умеренного загрязнения) и типичных анемохоров (во всех зонах)	[43]
	Сравнение двух периодов – высоких (1990–1992 гг.) и почти прекратившихся (2014–2018 гг., ежегодный мониторинг, 5 лет) выбросов на 4 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), хвойный лес	8 (15)	Эпифитные лишайники	Видовой состав, структура сообществ, обилие	Во второй период произошло заселение существовавшей ранее территории “лишайниковой пустыни”. На участках с сильным и умеренным загрязнением увеличилось обилие и разнообразие (в 2014–2018 гг. ежегодно добавлялось по 1–2 вида), но пока отсутствуют чувствительные к загрязнению виды. Торможение восстановления объяснили сохраняющимся сухим микроклиматом загрязненных участков и повышенным содержанием металлов в коре	[44, 45]
	Мониторинг каждые 1–2 года (2005, 2006, 2008, 2011, 2012, 2014, 2015 гг.; 7 лет) на 2 участках (сильное и фоновое загрязнение), лиственный лес	5 (12)	Насекомые-филлофаги березы	Трофическая активность (доля поврежденных листьев)	На загрязненном участке выражен тренд увеличения трофической активности филлофагов к концу наблюдений, что привело к сглаживанию различий между загрязненным и фоновым участками после прекращения выбросов (однако существенная разница между участками пока сохраняется)	[46]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
	Сравнение двух периодов — относительно высоких (2006–2008 гг.) и почти прекратившихся (2015–2017 гг.) выбросов на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), суходольный луг	8 (15)	Моллюски в травостое	Видовой состав, обилие	В первый и второй периоды моллюски отсутствовали на сильно загрязненном участке. На участках с фоновым и умеренным загрязнением во втором периоде обилие и разнообразие было в 2–3 раза ниже по сравнению с первым, что объяснили неблагоприятными погодными условиями (засуха в 2016 г.). На загрязненном участке во второй период появился один вид, отсутствовавший там ранее	[47]
	Сравнение трех периодов — высоких (1990–1991 гг.), сниженных (2004 г.) и почти прекратившихся (2014–2016 гг.) выбросов на 4 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), хвойный лес	6 (13)	Крупные почвенные беспозвоночные	Групповой состав, численность, трофическая структура	На участках с умеренным загрязнением увеличилось обилие чувствительных к загрязнению групп (дождевые черви, энхитриды, моллюски), область их распространения приблизилась к заводу на 2 км. На участках с сильным загрязнением восстановление отсутствует (разница с фоновым уровнем не меняется)	[48, 49]
	Описания в 2019 г. на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), сравнение с описаниями 2015–2016 гг. по работам [50, 51], хвойный и лиственный леса	9 (16)	Органогенные горизонты почв	Формы гумуса	На загрязненных участках обнаружены отсутствовавшие здесь ранее нетипичные формы гумуса, свидетельствующие об активной колонизации лесной подстилки дождевыми червями и другими крупными беспозвоночными. На участках с умеренным загрязнением такие формы составляют 75%, с сильным — 40% от всех описаний	[52]
	Ежегодный мониторинг в 1989–2020 гг. (20 лет до и 10 лет после 2010 г.) на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), хвойный и лиственный леса	10 (17)	Птицы-дуплогнезники	Обилие, видовой состав, соотношение видов, заселенность искусственных гнездовых	На участке с сильным загрязнением после 2010 г. увеличилась общая плотность населения (особенно в лиственном лесу), произошла смена доминантов. Изменения связали с восстановлением растительного покрова, благоприятным для мухоловки-пеструшки (доминант после 2012 г.), но не обыкновенной горихвостки, которая доминировала ранее	[53]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
	Ежегодный мониторинг в 1989–2020 гг. (20 лет до и 10 лет после 2010 г.) на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), хвойный и лиственный леса	10 (17)	Мухоловка-пеструшка	Размер кладки, число слетков, успешность размножения, дата начала размножения	На участке с сильным загрязнением после 2010 г. четко выражен тренд увеличения размера кладки, числа слетков и успешности размножения, который нельзя объяснить только смещением начала размножения на более ранние сроки (из-за потепления климата). К концу наблюдений только успешность выкармливания на загрязненных участках уже не отличается от фонового уровня (остальные показатели еще отстают)	[54]
	Ежегодный мониторинг в 1990–2020 гг. (19 лет до и 10 лет после 2010 г.) на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), хвойный лес	10 (17)	Мелкие млекопитающие	Видовой состав, соотношение видов, альфа-, бета- и гамма-разнообразия, обилие	На участке с сильным загрязнением общее обилие не менялось, с умеренным – увеличилось в 2 раза к концу наблюдений. На фоновом участке обилие возросло на 30%, что связали с естественной сукцессией растительности. На участках с умеренным и сильным загрязнением к концу наблюдений увеличилось обилие бурозубок, с сильным – произошла смена доминантов (красная полевка сменила рыжую полевку). К концу наблюдений усилились различия в структуре сообществ загрязненных и фоновых участков	[55, 56]
	Сравнение двух периодов – высоких (1995–1998 гг.) и почти прекратившихся (2013 г.) выбросов на основе карт встречаемости в районе воздействия завода (участок 40 × 50 км), хвойный и лиственный леса	3 (10)	Европейский крот (<i>Talpa europaea</i>)	Положение границы распространения относительно завода	На участках с легким механическим составом почвы граница распространения крота приблизилась к заводу на 10–15 км, с тяжелым – положение границы почти не изменилось	[57]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
Медеплавильный завод в г. Карабаш, Южный Урал, Россия. Действует с 1910 г., максимальная эмиссия – в 1960–1970-х гг., в 1990–1997 гг. – отсутствовала, после 1998 г. – возобновлена, после 2006 г. – существенно снизилась, после 2016 г. – почти прекратилась	Сравнение двух периодов – высоких (1983 г.) и прекратившихся (1996 и 1997 гг.) выбросов на участке очень сильного загрязнения (техногенная пустошь)	7	Травянистые растения	Видовое разнообразие, видовой состав	В первый период встречались лишь отдельные экземпляры нескольких устойчивых видов. Во второй период число видов травянистых растений увеличилось в 8 раз (до 20–30), причем в 1997 г. в 2 раза по сравнению с 1996 г. Изменения затронули только нижние части склонов, на вершинах растительность осталась в прежнем угнетенном состоянии. Последнее связали с неблагоприятным микроклиматом (более раннее таяние снега) и эрозией почв	[58]
			Почвенные водоросли	Видовое разнообразие, видовой состав	Во второй период в 2 раза увеличилось число видов (с 8 до 16), появились отсутствовавшие ранее виды, характерные для лесных биотопов	[58]
	Ежегодный мониторинг в 2000–2008 гг. (9 лет) на участке с сильным загрязнением (точная привязка отсутствует)	(2)	Растительный покров	Вегетационный индекс (NDVI)	В 2007–2008 гг. вегетационный индекс несколько увеличен (на 10–15%) по сравнению с минимальными значениями в 2004–2005 гг., что интерпретировали как начало восстановления экосистем (выводы не основаны на статистическом анализе)	[59]
Алюминиевый завод в г. Жьярнад-Хроном, Словакия. Действует с 1953 г., после 1963 г. (?) выбросы снизились	Сравнение двух периодов – высоких (1962–1963 гг.) и сниженных (1984 г.) выбросов в 4 зонах загрязнения, разные биотопы (лиственный лес, лесополосы и др.)	(21 ?)	Гнездовое население птиц	Видовой состав, обилие	В первый и второй периоды обилие и разнообразие снижается при приближении к заводу, во второй период в лесных биотопах обилие и разнообразие выше по сравнению с первым (выводы не основаны на статистическом анализе)	[60]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
Криолитовый завод в г. Полевской, Средний Урал, Россия. Действовал с 1907 г., максимальная эмиссия в 1950–1960-х гг., после 1974 г. – существенно снизилась, закрыт в 2013 г.	Сравнение двух периодов – высоких (1960-е гг., литературные данные) и сниженных (1986–1995 гг.) выбросов на участке сильного загрязнения, сосновый и березовый леса	(21)	Древесные растения	Граница распространения	В первый период древесная растительность отсутствовала ближе 11–13 км от завода, на расстоянии 1.5 км были отмечены только отдельные угнетенные экземпляры березы, осины и ивы (высотой 20–30 см). Ко второму периоду граница распространения приблизилась ближе к заводу: в радиусе 1 км от завода присутствуют группы берез 10-летнего возраста, на более удаленных – 20–30-летнего (высота до 10 м)	[61]
			Травяно-кустарниковый ярус	Число видов	В первый период на участке до 5 км от завода число видов составляло 15–24, во второй – увеличилось до 19–49 (из-за неполноты информации детальное сравнение невозможно)	[61]
Алюминиевый завод в г. Канда-лакша, Кольский полуостров, Россия. Действует с 1951 г., максимальная эмиссия (HF, пыль) – 1970–1980-е гг., после 2005 г. – существенно снизилась	Сравнение двух периодов – до (2001 г.) и после (2011 г.) снижения выбросов на 5 участках (сильное, умеренное, слабое и фоновое загрязнение)	(6)	Микробоценоз подстилки	Численность и биомасса бактерий, актиномицетов, грибов	Тренды изменения биомассы при приближении к заводу были одинаковыми в первый и второй периоды: уменьшение – у грибов, увеличение – у актиномицетов, отсутствие изменений – у бактерий (обусловлены более высоким рН (на 2 ед.) вблизи завода). Во второй период по сравнению с первым биомасса бактерий увеличилась на всех участках, а грибов и актиномицетов – уменьшилась	[62]
Завод минеральных удобрений в г. Йонава, Литва. Действует с 1965 г., максимальная эмиссия (соединения серы и азота, аммиак, пыль) – в 1970-х гг., после 1989 г. – существенно снизилась	Мониторинг каждые 3–5 лет в 1982–2002 гг. (6 лет) на 4 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), сосновый лес	(13)	Сосна	Дефолиация кроны	На загрязненных участках дефолиация крон начала снижаться после 1990 г., к концу наблюдений достигла фонового уровня. Восстановление крон было возможным даже при их почти полной (90%) дефолиации. Восстановление крон доминирующих особей было более выраженным, чем подчиненных; происходило медленнее в древостоях с большей густотой	[63–65]

Таблица 1. Продолжение

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
	Дендрохронологическая реконструкция для 1932–2010 гг. на 4 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), сосновый лес	(21)	Сосна	Радиальный прирост	Радиальный прирост начал увеличиваться после 1991–1992 гг., к концу наблюдений достиг фонового уровня и даже превысил его	[63–65]
Завод фосфорных удобрений возле г. Йена, Германия. Действовал с 1960 г., максимальная эмиссия – в 1970-х гг. (апатит, сода, Cd), закрыт в 1990 г.	Ежегодный мониторинг в 1990–2002 гг. (13 лет) на участке сильного загрязнения, в 1990–1999 гг. (10 лет) – на участке умеренного и слабого загрязнения, известняковый луг	12	Травянистая растительность	Число видов и функциональных групп, индексы разнообразия (число эффективных видов, выравненность)	На участке сильного загрязнения одновидовое сообщество из галофитного <i>Puccinellia distans</i> трансформировалось в многовидовое: с 1990 г. по 1999 г. число видов травянистых растений увеличивалось линейно (от 1 до 50), затем стабилизировалось (в 2000–2002 гг.); после 1997 г. появились древесные, затем число их видов увеличивалось. На участке слабого загрязнения число видов стабильно высокое, умеренного – увеличивается аналогично участку сильного загрязнения, но насыщение наступило раньше (в 1997 г.)	[66, 67]
	Ежегодный мониторинг в 1990–1996 гг. (5–6 лет) на 3 участках (сильное, умеренное и слабое загрязнение), известняковый луг	6	Насекомые и паукообразные травояды	Видовое разнообразие и обилие функциональных групп	На всех участках для всех функциональных групп временные тренды изменения разнообразия не выражены. На участке сильного загрязнения к концу наблюдений снижается обилие сосущих фитофагов (цикадки) и грызущих зоофагов (жесткокрылые)	[66]
	Сравнение трех периодов – высоких выбросов (1980 и 1981 гг.), через год (1991 г.) и через 6 лет (1996 г.) после их прекращения на 3 участках (сильное, умеренное и слабое загрязнение), известняковый луг	6	Жуужелицы-герпетобионты	Число видов, обилие, распределение размера (объема) особей в сообществе	К концу наблюдений на всех участках увеличилось число видов, наиболее сильно (с 20 до 45) – на участке с сильным загрязнением. На участке с сильным и умеренным загрязнением уменьшился средний размер особи в сообществе, со слабым – не изменился. Повторный анализ материала показал, что этот вывод справедлив только для видов со смешанным питанием, а для хищных и фитофагов тренд противоположный – увеличение среднего размера [68]	[68, 69]

Таблица 1. Окончание

Район, источник выбросов	Дизайн схемы сбора данных	Т, лет	Объект	Регистрируемые параметры	Результаты, касающиеся восстановления	Публикация
Цементный завод в г. Ситковска-Новины, Польша. Действует с 1962 г. (цементная пыль), после 1990–1991 г. эмиссия существенно снизилась	Сравнение трех периодов – через год (1992–1994 гг.), 11 лет (2000–2001 гг.) и 16 лет (2008–2009 гг.) после снижения выбросов на участке сильного загрязнения, три биотопа (лиственный и хвойный леса, луг)	(16)	Сообщества моллюсков	Число видов, видовой состав, численность	Четкие закономерности отсутствуют: от первого периода к третьему в лиственном лесу обилие уменьшилось, в хвойном – не изменилось, на лугу – увеличилось (выводы не основаны на статистическом анализе)	[70]

Примечание. Т – максимальная длительность исследования восстановления после полного или почти полного прекращения выбросов, в скобках – после существенного снижения выбросов. Районы сгруппированы по типу предприятия (заводы по выплавке металлов, алюминиевые, прочие), в пределах типа – по уменьшению времени после прекращения (снижения) выбросов. Характеристика источников выбросов взята из цитируемых публикаций, уточнена по [3] и открытым данным в интернете.

можных критериев. Так, по типу производства большей частью обследованы предприятия цветной металлургии – заводы, выплавляющие медь, никель, свинец, цинк (10 из 16) и алюминий (3), а другие типы представлены лишь по одному (заводы нефтехимии, минеральных удобрений и цементный). Почти все источники расположены в Европе (включая Урал) (14), только два – в Северной Америке. Также неравномерно распределение по биотам: примерно поровну представлены только две природные зоны – бореальных лесов (9) и лесов умеренного пояса (7); другими словами, тундры, степи, пустыни и тропические леса остались вне рамок рассмотрения. В большинстве случаев исследовано восстановление лесов, включая крайние стадии их дигрессии (46 исследований из 52), только 6 работ связано с лугами. Аналогичная неравномерность была отмечена ранее, когда анализировали изученность деградации биоты под воздействием выбросов от точечных источников [4]. В исследованиях восстановления она выражена еще сильнее, прежде всего из-за на порядок меньшего числа обследованных источников.

Особо следует обратить внимание на неравномерность изученности разных таксонов: с учетом в целом немногочисленных исследований естественного восстановления редко когда по какому-то конкретному объекту не хватает пальцев одной руки, чтобы пересчитать имеющиеся работы. Преобладание пробелов хорошо визуализирует матрица источник выбросов × объект × уровень организации (см. рис. 1). При ее формировании объекты биоты и параметры были сгруппированы в относительно крупные категории. Включены

также те объекты, которые когда-либо были предметом изучения деградации под действием загрязнения, даже если их не исследовали в отношении восстановления.

Формально абсолютно “белых пятен” только 4 из 21 сочетания объект × уровень организации: почвенные микроартроподы и другие группы мезофауны, насекомые-опылители, параметры организменного уровня мелких млекопитающих и травянистых растений. Однако по многим другим группам и параметрам работы единичны и не очень подробны, что делает реальную картину еще менее “радужной”. Лишь отрывочные сведения есть для почвенного микробценоза (в двух случаях из трех результаты касаются только почвенных водорослей [24, 58], нет данных по видовому составу микромицетов, скорости деструкции органического вещества, дыханию почвы), сообществ беспозвоночных-герпетобионтов (нет ни одного исследования в районах металлургических заводов) и параметров организменного уровня птиц (только одна работа по изменению толщины скорлупы яиц [23]). Фактически только четыре объекта можно считать исследованными чуть более подробно, чем остальные: травы и кустарнички (7 районов), деревья и кустарники (5), популяции птиц (4) и сообщества лишайников (4).

Крайне неравномерно распределение источников выбросов по числу исследованных возле них объектов: с сожалением приходится констатировать, что комплексные работы – это исключение, а не правило. Фактически они развернуты только на двух территориях – возле Мончегорска и Ревды (по 11 объектов из 21 сочетания). Скорее всего, эти два района еще долгое время останутся

Таблица 2. Характеристика исследований восстановления биоты наземных экосистем, выполненных на основе однократного обследования территорий возле прекративших (существенно снизивших) выбросы предприятий

Район, источник выбросов*	Год исследования	Т, лет	Число участков в градиенте загрязнения	Объект	Регистрируемые параметры	Характер изменения параметров при увеличении загрязнения (приближении к источнику выбросов)	Публикация
Открытые печи по выжиганию сульфидной руды возле г. О'Доннел, Садбери, Канада. Действовали с 1916 г. по 1929 г.	1994	65	9	Травянистый и мохово-лишайниковый ярусы	Число видов, видовой состав	Четкий градиент уменьшения числа видов растений (с 30 до 4–7 на 1 м ²) при приближении к месторасположения печей (весь градиент – 300 м), сам участок печей лишен травянистой растительности из-за экстремально высокого содержания Ni, Cu, Co (см. табл. 5)	[71]
	1995	66	8	Комплекс почвенных деструкторов	Разложение хвойного и листовного опада (убыль массы за полгода)	Скорость разложения ниже фонового значения только на наиболее загрязненном участке, максимальные значения – в средней части градиента	[71]
Комплекс медно-никелевых комбинатов в г. Садбери (1972 г.)	2001	29	6	Древесный и травяно-кустарничковый ярусы	Видовое разнообразие, структурная сложность сообщества	Четкий градиент уменьшения всех параметров разнообразия при приближении к заводу (число видов древесного яруса снижается с 12 до 1, травянистого – с 30 до 8)	[72]
	2012**	40	5	Эпифитные, эпиксильные, эпигейные лишайники	Разнообразие, видовой состав	Изменения нелинейны: число видов и индекс Шеннона одинаковы на ближайшем к заводу и фоновом участках, максимальные значения – при промежуточном уровне загрязнения. Однако на ближайшем к заводу участке отсутствуют многие чувствительные к загрязнению виды (<i>Usnea</i> spp., <i>Bryoria</i> spp., <i>Evernia mesomorpha</i> , <i>Hypogymnia physodes</i> и др.)	[73]
	2001	29	5	Почвенные микроорганизмы	Обилие (число колониеобразующих единиц) крупных таксонов	Обилие большинства групп при приближении к заводу уменьшается, однако почти все регрессионные зависимости статистически незначимы	[74]

Таблица 2. Продолжение

Район, источник выбросов*	Год исследования	Т, лет	Число участков в градиенте загрязнения	Объект	Регистрируемые параметры	Характер изменения параметров при увеличении загрязнения (приближении к источнику выбросов)	Публикация
	2006–2007	34–35	5	Насекомые-герпетобионты	Разнообразие (индекс Шеннона) на уровне надвидовых таксонов, обилие	Тренды изменений в градиенте увеличения загрязнения различны у разных групп: уменьшение (обилие хищников и детритофагов, разнообразие фитофагов), увеличение (обилие фитофагов, разнообразие хищников), максимальное значение при средних нагрузках (обилие паразитов, разнообразие детритофагов), отсутствие изменений (разнообразие паразитов). Большинство регрессионных зависимостей статистически незначимы	[75]
	2006–2008	34–36	5	Птицы и млекопитающие	Интенсивность зоохории (доля потребленных семян голубики и желудей)	Четкий градиент уменьшения зоохории за счет крупных и мелких млекопитающих (от 70–80% до 0) при приближении к заводу, низкие значения зоохории за счет птиц на всех участках	[76]
Цинкоплавильный завод в г. Мортань-дю-Норд, север Франции. Действовал с 1901 г. по 1962 г.	1999	37	14	Почвенная макрофауна	Обилие, групповой состав, число морфовидов	На загрязненных участках по сравнению с незагрязненными общее обилие на лугах уменьшено в 3 раза, в посадках тополя – в 2.4 раза, в обоих случаях за счет дождевых червей (снижение в 86 и 6 раз соответственно). Разнообразие вышена на загрязненных участках по сравнению с незагрязненными	[77]
	1999	37	6	Дождевые черви	Обилие, видовой состав	При приближении к заводу резко уменьшено обилие (от 270–390 до 2 экз./м ²) и разнообразие (от 6–8 до 1 вида) из-за сохранения экстремально высокого содержания в почве Zn, Pb, Cd (см. табл. 5)	[78]
Завод по выплавке свинца и цинка в г. Трейл, Канада. Действовал с 1896 г., максимальная эмиссия – в 1920-х гг., после 1941 г. – резко снизилась	1971	30	20	Древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый ярусы	Видовой состав, число видов, биомасса, полнота древостоя, возраст деревьев	При приближении к заводу четко выражено уменьшение числа видов деревьев, кустарников и трав, полноты хвойных (но не лиственных) деревьев	[79]

Таблица 2. Продолжение

Район, источник выбросов*	Год исследования	Т, лет	Число участков в градиенте загрязнения	Объект	Регистрируемые параметры	Характер изменения параметров при увеличении загрязнения (приближении к источнику выбросов)	Публикация
Цинкоплавильные заводы в г. Палмертон (1980 г.)	2006	26	13	Древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый ярусы	Видовой состав, число видов, проективное покрытие, плотность проростков	При приближении к заводу четко выражено уменьшение обилия древесного, кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов. Число видов сильно варьирует, поэтому зависимости от расстояния до завода статистически незначимы. Возобновление древостоя отсутствует вблизи заводов	[80]
Медеплавильный завод в г. Гузум (Швеция). Действовал с 1661 г. по 1991 г.	2009	16	6	Дождевой червь <i>Dendrobaena octaedra</i>	Обилие	При приближении к заводу обилие уменьшается с 20–30 до 2 экз./м ²	[81]
Завод по выплавке свинца в г. Санто Амарио, Бразилия. Действовал с 1960 г. по 1993 г.	2008	15	14	Растительные сообщества	Проективное покрытие, видовой состав	При приближении к заводу проективное покрытие уменьшается с 80–100 до 20–30%, меняется видовой состав	[82]
				Беспозвоночные-герпетобионты	Обилие, групповой состав, число морфовидов	Из-за высокой вариабельности обилия и разнообразия большинства групп четкие тренды отсутствуют. Возле завода по сравнению с удаленными участками уменьшено обилие паукообразных, увеличено — перепончатокрылых	[82]
				Почвенная фауна	Трофическая активность (bait-lamina test)	При приближении к заводу активность уменьшается с ~50% до ~5–10% (но на некоторых участках возле завода значения выше — до 20–30%)	[82]
				Почвенный микробоценоз	Дыхание почвы, микробная масса, ферментативная активность	При приближении к заводу уменьшаются все параметры: дыхание — в 1.7–4 раза, микробная масса — в 2.5–4 раза, активность дегидрогеназы и кислой фосфатазы — в 3.5–10 раз	[82]
				Комплекс почвенных деструкторов	Скорость разложения растительного материала	При приближении к заводу константа скорости уменьшается в 10 раз (с 0.27–0.45 до 0.03–0.05)	[82]

Таблица 2. Окончание

Район, источник выбросов*	Год исследования	T, лет	Число участков в градиенте загрязнения	Объект	Регистрируемые параметры	Характер изменения параметров при увеличении загрязнения (приближении к источнику выбросов)	Публикация
Завод по выплавке свинца (ранее цинка) возле г. Нуаель-Годо, север Франции. Действовал с 1893 г. по 2003 г.	2011	8	3	Европейская мышь (<i>Apodemus sylvaticus</i>)	Частота гистопатологий печени и почки	Частота тяжелых гистопатологий выше на загрязненном участке (особенно для печени)	[83]
Завод фосфорных удобрений возле г. Йена (1990 г.)	1997	7	12	Почвенный микробоценоз	Микробная масса, дыхание почвы, активность дегидрогеназы	Микробная масса ниже на загрязненных участках, а дыхание и активность дегидрогеназы выше. Отсутствие выраженного влияния загрязнения связали с низкой доступностью Cd и F в почвах на известняках	[84]
Медно-никелевый комбинат в г. Харьявалта (2003 г.)	2010	7	10	Мелкие млекопитающие	Видовое разнообразие, видовой состав, обилие	Вблизи завода обилие снижено в 5 раз по сравнению с участками с фоновым и умеренным загрязнением, разнообразие не меняется в градиенте загрязнения	[85]
Медеплавильный завод в г. Ревда (2010 г.)	2014–2016	6	110	Моховой покров	Видовое разнообразие, встречаемость видов, обилие	Для участка радиусом 10 км от завода четко выражено уменьшение разнообразия при приближении к заводу (вплоть до формирования одновидового сообщества)	[86]

Примечание. T – число лет после полного или почти полного прекращения выбросов; районы расположены в порядке уменьшения T; * – для совпадающих источников выбросов их характеристика приведена в табл. 1 (в этом случае в скобках приведен год полного или почти полного прекращения выбросов); ** – при описании методики не указан год проведения исследования.

в лидерах по комплексности исследований: учитывая высокую активность ныне действующих исследовательских команд, можно прогнозировать, что продолжение многолетнего мониторинга не только добавит новые точки во времени, но и расширит спектр анализируемых объектов.

Чаще всего вблизи одного конкретного источника исследовали восстановление какого-то одного объекта, пусть даже и относительно подробно (10 районов из 16). Например, вблизи медно-никелевого комбината в г. Харьявалта изучено восстановление только популяции мухоловки-пеструшки [22, 23], хотя для периода высоких выбросов этого завода было зафиксировано состояние многих других объектов (см. [3]), что потенциально можно было бы использовать как точку отсчета для анализа их восстановления.

Впрочем, другим территориям, где ранее выполнялись масштабные проекты по изучению деградации экосистем, “повезло” еще меньше. Не будет большим преувеличением сказать, что в основе современных представлений о негативном влиянии промышленного загрязнения на биоту лежат публикации 1970–1980-х гг., связанные с четырьмя заводами: в Садбери, Палмертоне, Гузуме и Эйвонмауте. Однако только в районе Садбери было относительно подробно исследовано восстановление экосистем (большей частью в ходе управляемого восстановления). Для района Палмертона выполнено единственное исследование естественного восстановления на основе повторных регистраций состояния биоты [19], а для районов Гузума и Эйвонмаута такие работы мне не известны.

Объекты и уровни организации

Типы предприятий	Район	Деревья и кустарники			Травы и кустарнички			Лишайники и мхи	Почвенная микрофлора	Почвенная мезофауна	Почвенная макрофауна	Беспозвоночные-герпетобионты	Беспозвоночные-хортобионты	Беспозвоночные-дендробийонты	Насекомые-опылители	Птицы			Мелкие млекопитающие				
		L1	L2	L3	L1	L2	L3	L3	L3	L3	L3	L3	L3	L2	L3	L3	L1	L2	L3	L1	L2	L3	
		Cu, Ni, Pb, Zn	г. Садбери			■			■	■													
г. Палмертон								■															
г. Рёншэр																		■					
г. Жеряв								■															
г. Харьявалта																	■	■					
г. Мончегорск	■		■	■		■	■	■	■		■			■	■							■	
г. Никель																						■	
г. Лисвалль																						■	
г. Ревда	■			■			■	■			■		■		■				■	■	■	■	■
г. Карабаш				■			■		■														
Al	г. Жяр-над-Хроном																					■	
	г. Полевской			■			■																
	г. Кандалакша								■														
Прочие	г. Йонава	■																					
	г. Йена										■	■											
	г. Ситковска-Новины										■	■											

Рис. 1. Характеристика изученности естественного восстановления на основе повторных регистраций разных объектов в районах промышленных предприятий (названия и порядок заводов соответствуют табл. 1). Уровни организации: L1 – организменный, L2 – популяционный, L3 – ценотический. Светло-зеленая заливка – отрывочные данные в отношении восстановления, темно-зеленая – подробное изучение.

В половине случаев анализ естественного восстановления базируется на сравнении двух временных срезов – до и после прекращения выбросов (27 из 52 исследований, см. табл. 1), работы на основе трех–четырёх срезов менее распространены (7). Ежегодный мониторинг (продолжительностью от 6 до 30 лет) выполнен только в 11 исследованиях. Следует подчеркнуть, что именно регулярная регистрация в течение длительного времени наиболее предпочтительна, поскольку позволяет получить наименее смещенные характеристики трендов восстановления. В какой-то степени восполнить дефицит длинных рядов наблюдений позволяют дендрохронологические реконструкции (их три [28, 30, 65] – от 54 до 126 лет), однако полученные на их основе результаты не всегда легко интерпретировать из-за многих мешающих факторов.

В большинстве работ анализируется восстановление в пределах первых 10 лет (21 исследование) или 11–20 лет (22) после прекращения выбросов, лишь 9 работ охватывают более длительный период (20–30 лет). Такая небольшая продолжительность дает возможность анализировать лишь начальные стадии восстановления.

Впрочем, этот недостаток можно считать временным, поскольку при продолжении работы ныне действующих исследовательских команд с течением времени он будет преодолен.

Таким же временным хотелось бы считать недостаток, связанный с некорректным дизайном схем сбора данных и отсутствием (или неадекватностью) статистического анализа в публикациях. Эта проблема ранее уже была предметом специального рассмотрения [4, 87]. Не вдаваясь в детали, подчеркнем важность оперирования в статистическом анализе истинными (пробные площади), а не мнимыми (пробы внутри пробной площади) повторностями. Для исследований восстановительной динамики это требование не менее, если не более, важно, чем в случае изучения закономерностей деградации биоты под действием загрязнения.

Современное состояние знаний о закономерностях естественного восстановления будет охарактеризовано во второй части обзора. Здесь же необходимо отметить три важных момента. Во-первых, очевидно большое разнообразие реакций биоты на прекращение выбросов: часто выводы

разных авторов (даже для одного района) о скоростях восстановления не только не совпадают, но и противоположны. Хотя большинство авторов склоняется к мнению, что естественное восстановление – это длительный процесс (например, [19, 31, 33, 37, 41, 43, 45, 48, 55]), есть и сторонники противоположной точки зрения (например, [22–24, 32, 58, 59]). Различие выводов может быть следствием специфики конкретных ситуаций, оперирования разными параметрами или шкалами времени. В любом случае важной задачей следует считать выявление причин этих различий и использование количественных оценок скоростей восстановления. Во-вторых, закономерности и скорости восстановления различаются между участками с сильным (техногенные пустоши) и умеренным загрязнением [24, 31, 36, 41–43, 47, 56], следовательно, при дальнейшей генерализации информации эти варианты необходимо разграничивать. В-третьих, очевидна значительная роль других экологических факторов, помимо снижения выбросов, в частности климатических изменений [35, 36, 46, 53, 54, 65] и локальных нарушений, например ветровалов [41, 42]. Как минимум, это требует осторожности при интерпретации результатов в отношении драйверов динамики.

Исследования на основе однократного обследования

Рассмотрение исследований в рамках второй схемы несколько расширило географический охват по сравнению с первой: один из обследованных источников расположен в Южном полушарии, в зоне тропических лесов [82]. В остальном неравномерность изученности источников выбросов и объектов биоты сохранилась.

Территории возле прекративших деятельность предприятий далеко не всегда рассматривают в рамках проблематики естественного восстановления, а чаще используют для других целей. В частности, ими могут быть: 1) разработка методов рекультивации почв (например, через 7 лет после закрытия завода по выплавке свинца в Нуаэль-Годо оценили эффективность мелиорантов [88]); 2) анализ механизмов адаптации организмов к повышенному содержанию металлов (например, через 16 лет после закрытия медеплавильного завода в Гузуме исследовали генетические адаптации дождевых червей к повышенному содержанию меди [81, 89]); 3) “добыча” токсичных субстратов для лабораторных токсикологических экспериментов (например, через 44 года после закрытия комбината в Садбери исследовали влияние загрязненного металла корма на питание гусениц непарного шелкопряда [90]). Хотя все эти работы не имеют прямого отношения к проблеме естественного восстановления, они могут быть косвенным свидетельством признания длительности последствий загрязнения возле дав-

но закрытых заводов. Впрочем, даже если цели работы связаны с изучением воздействия выбросов предприятий на биоту, не всегда градиент прошлого загрязнения рассматривается в контексте анализа восстановления, например [77, 78].

Разброс длительности периода, прошедшего от момента прекращения выбросов до регистрации состояния биоты, для 11 включенных в анализ районов составляет 6–66 лет (см. табл. 2), что расширяет временной диапазон по сравнению со схемой повторных регистраций (см. табл. 1). В большинстве исследований (в 17 из 21) авторы обнаруживали четкий тренд изменения всех рассмотренных биотических параметров при приближении к уже несуществующим источникам выбросов, причем это касается территорий с длительностью восстановления не только 6–16 лет, но и 26–40 лет. Следовательно, 40 лет пока можно принять в качестве оценки величины периода, в большинстве случаев заведомо недостаточного для завершения естественного восстановления. Для наибольшей длительности восстановления, исследованной на настоящий момент (66 лет), также показано снижение параметров возле источника прошлого загрязнения [71]. Однако этот случай вряд ли имеет смысл напрямую сравнивать с выбросами собственно металлургических заводов, поскольку он касается уж совсем варварской технологии предварительного выжигания руды на открытом воздухе на уровне почвы, которая больше нигде не применялась.

В четырех исследованиях был сделан вывод об отсутствии выраженного изменения параметров в градиенте прошлого загрязнения. В одном была показана стабильность видового богатства эпифитных лишайников в районе Садбери [73], однако переход к рассмотрению структуры сообществ делает очевидной существенную разницу между ближайшим к заводу и фоновым участками (на первом отсутствуют многие чувствительные к загрязнению виды). В трех других были использованы параметры, для которых неочевидна “обязательность” снижения даже в районах воздействия современных заводов – обилие некоторых групп почвенной макрофауны [75, 82] и дыхание почвы [84].

ИССЛЕДОВАНИЯ ДИНАМИКИ НАКОПЛЕНИЯ ПОЛЛЮТАНТОВ БИОТОЙ

Концентрации металлов в тканях организмов зависят не только от их содержания в среде обитания, но и от многих других факторов, специфичных для конкретного элемента, таксона и территории. Уровни накопления интерпретируют двояко: как индикатор загрязнения среды и как оценку непосредственной токсической нагрузки на организм или на звенья трофической цепи. В контексте проблемы естественного восстановле-

ния первый аспект не столь важен, поскольку может рассматриваться лишь как объективное подтверждение официальных данных по динамике выбросов, второй же необходим для понимания механизмов происходящих процессов.

В табл. 3 аккумулирована информация об исследованиях динамики концентраций металлов в растениях и животных возле прекративших выбросы предприятий. Как и в случае анализа реакции биоты, не включены работы, касающиеся динамики регионального загрязнения. Примером может служить сравнение концентраций металлов в тканях мухоловки-пеструшки и рыжей полевки в период высокого (1981–1982 гг.) и сниженного (1996–1997 гг.) загрязнения для всего региона Скания (Южная Швеция) [105]. Кроме того, из-за значительной неопределенности в интерпретации не были рассмотрены данные одномоментных измерений вблизи давно закрытых предприятий.

На территориях возле металлургических предприятий основной вклад в загрязнение металлами наземных частей сосудистых растений вносит осаждение на их поверхности полиметаллической пыли [106]. Для мхов и лишайников аэральный путь поступления единственный. Поэтому не вызывает удивления отмеченный практически во всех работах факт резкого и быстрого снижения после прекращения выбросов содержания металлов в сосудистых растениях [46, 94, 95, 97, 101, 102] и тем более во мхах [96]. Показателен следующий пример: завод по выплавке свинца в Нуаель-Годо прекратил выбросы в марте 2003 г., а уже в июле этого года содержание свинца в соломе пшеницы, культивируемой в радиусе 2–3 км от него, снизилось до 3.8 мг/кг, тогда как в 1997–2001 гг. составляло 41.2 мг/кг; аналогичным образом снизилось содержание свинца в зерне – до 0.2 с 1.3 мг/кг [101].

Для животных ситуация иная: чаще отмечали отсутствие изменений концентраций металлов или их медленное снижение в тканях (экскрементах) птиц [20, 39, 99, 100] и мелких млекопитающих [92]. Авторы объясняли это инерционностью трофических цепей (включавших детритофагов) из-за сохранения большого пула металлов в почвах. Как будет показано ниже, эта точка зрения подкреплена эмпирическими данными.

Практически во всех исследованиях динамики концентраций металлов в растениях после снижения выбросов не ставилась задача разделить аэральный и корневой пути поступления, а в анализ включали образцы без предварительной отмывки от пыли. Возможно, концентрации в отмытых образцах наземных частей растений или в корнях снижались бы столь же медленно, как и в тканях животных. К сожалению, нет данных по динамике концентраций металлов в тканях поч-

венных животных: для них, вероятно, также была бы выявлена стабильность уровней накопления после прекращения выбросов.

ИССЛЕДОВАНИЯ ДИНАМИКИ СОДЕРЖАНИЯ ПОЛЛЮТАНТОВ В ПОЧВАХ

Исследования на основе повторных регистраций

Как ни странно, работ по анализу динамики концентраций металлов и других поллютантов в почвах на основе прямого сопоставления нескольких временных срезов значительно меньше по сравнению с исследованиями изменений параметров биоты (см. табл. 1) или накопления металлов в организмах (см. табл. 3), хотя последнее более трудоемко. Всего было идентифицировано 13 исследований возле 9 источников выбросов (табл. 4). Часто анализ динамики биотических параметров не сопровождается регистрацией изменений концентраций металлов в почве, а в публикациях приводятся данные только за какой-то один период, причем лишь для обоснования выбора участков или зонирования района работ, например в [35]. Впрочем, обсуждаемая ниже стабильность содержания металлов в течение длительного времени делает такой подход обоснованным.

Примечателен разброс мнений о трендах изменения содержания металлов: они могут не совпадать даже для одного района. Например, разные исследовательские команды пришли к противоположным выводам о динамике концентраций металлов в районе Мончегорска: одни документировали их снижение [24, 28, 32], другие – отсутствие изменений или даже, наоборот, их увеличение [95, 108]. Причины противоречий могут заключаться в следующем. Во-первых, в большой пространственной мозаичности (в масштабе сотен метров–нескольких километров) тех характеристик ландшафтов, которые детерминируют поведение металлов в почвах. Ключевой фактор – различия в орографии местности, определяющие неравномерность выпадения металлов и их последующее перераспределение внутри ландшафта [96]. Из-за этого динамика содержания металлов может быть разнонаправленной даже на близко расположенных участках, что важно, если их исследуют разные команды. Во-вторых, в большой мозаичности накопления металлов в масштабе десятков–сотен метров, из-за чего точки отбора в разное время могут быть приурочены к участкам высоких или низких концентраций даже в рамках исследований одной команды. В-третьих, в различиях методик отбора образцов, из-за чего в разные периоды почвенные горизонты могут быть не полностью идентичны либо может различаться глубина отбора в пределах одного горизонта. Учитывая, что при атмосферном загрязнении

Таблица 3. Характеристика исследований динамики содержания поллютантов в объектах биоты, выполненных на основе повторных регистраций возле прекративших (существенно снизивших) выбросы предприятий

Район, источник выбросов*	Дизайн схемы сбора данных	Объект	Элемент	Характер динамики содержания	Публикация
Медеплавильный завод в г. Ревда (2010 г.)	Сравнение двух периодов — до (2008 г.) и после (2011, 2012 и 2014 гг.) снижения выбросов на двух участках (сильное и фоновое загрязнение)	Береза <i>Betula pubescens</i> и <i>B. pendula</i> (листья)	Cu, Pb, Cd, Zn	На фоновом участке концентрации между годами менялись незначительно. На сильно загрязненном участке к 2014 г. концентрации Pb снизились в 40 раз, остальных элементов — в 1.6–3 раза	[46]
	Однократное измерение в 2012 г. на трех участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Листья 10 видов травянистых растений, отмытые и необработанные образцы	Cu, Pb, Cd, Zn	Для всех участков отсутствует разница между отмытыми и необработанными образцами, что интерпретировано как отсутствие поверхностного загрязнения листьев техногенной пылью	[91]
	Сравнение двух периодов — относительно высоких (2004 г., литературные данные) и почти прекратившихся (2015 г.) выбросов на 5 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Кора пихты	Cu, H	На загрязненных участках во втором периоде концентрации Cu снизились в 4–6 раз по сравнению с первым периодом, на фоновом — в 2 раза. Во втором периоде четко выражен градиент увеличения концентраций Cu и снижения pH при приближении к заводу	[45]
	Ежегодный мониторинг в 1990–2015 гг. (20 лет до и 5 лет после 2010 г.) на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Рыжая полевка (содержимое желудка, печень)	Cu, Pb, Cd, Zn	На фоновом участке к концу периода концентрации Pb снизились в 1.7–2.5 раза. На сильно загрязненном участке к концу периода концентрации Cd увеличились в 2 раза. Тренды для остальных элементов (и всех элементов на участке с умеренным загрязнением) не выражены	[92, 93]
Медно-никелевый комбинат в г. Мончегорск (1999 г.)	Сравнение трех периодов — высоких (1991–1993 гг.), умеренных (2000 г.) и сниженных (2007 г.) выбросов на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Ель и пихта (хвоя разных возрастов)	Ca, Mg, K, Fe, Mn, Cu, Ni, Zn, S, P	На сильно загрязненном участке к концу периода снизились концентрации Fe (в 2–4 раза), Cu (ель — в 6–10 раз, сосна — в 2.4 раза) и Ni (ель — в 2–4 раза, сосна — в 1.7 раза), S (на 25–40%)	[94]
	Мониторинг каждые 3–7 лет в 1981–2014 гг. (8 лет) на 3 участках (сильное, умеренное, фоновое загрязнение)	Хвоя сосны, листья 5 видов кустарничков	Cu, Ni	На участке сильного загрязнения к концу наблюдений концентрации Cu снизились в 2–11 раз, Ni — в 3–16 раз. Межвидовые различия наблюдаются как в период высоких, так и сниженных выбросов (связали с особенностями строения листовых пластинок)	[95]
	Сравнение двух периодов — высоких (1991 г.) и сниженных (2011 г.) выбросов на 17 участках (сильное и умеренное загрязнение)	Мхи <i>Hylocomium splendens</i> и <i>Pleurozium schreberi</i>	Cu, Ni	Ко второму периоду концентрации существенно снизились: в 3–7 раз — на участке умеренного загрязнения, до 20 раз — сильного. Отмечена сильная пространственная неравномерность снижения концентраций, что связали с влиянием розы ветров, орографии и неучтенных факторов	[96]

Таблица 3. Продолжение

Район, источник выбросов*	Дизайн схемы сбора данных	Объект	Элемент	Характер динамики содержания	Публикация
	Сравнение двух периодов – до (2002 г.) и после (2011 г.) снижения выбросов на 7 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Ель (хвоя текущего и третьего года, кора)	Cu, Ni, S	На загрязненных участках ко второму периоду концентрации S в хвое не изменились, в коре – уменьшились в 2–3 раза; для концентраций металлов тренд иной: сильное уменьшение в хвое (Ni – в 1.2–2.0 раза, Cu – в 1.9–4.2 раза), слабое – в коре (в 1.4 раза)	[97]
Медно-никелевый комбинат в г. Харьявалта (2003 г.)	Сравнение двух периодов – высоких (1991 г.) и сниженных (2009 гг.) выбросов на 18 участках (от 0 до 12 км от завода)	Слетки мухоловки-пеструшки и большой синицы (печень)	Cu, Ni, Cd, Pb, As, Se	На всех удалениях от завода концентрации всех элементов снизились у обоих видов. Вблизи завода (от 0 до 2 км) концентрации Ni, Cd, Pb и As снизились в 5–20 раз и достигли фонового уровня	[98]
	Сравнение двух периодов – высоких (1991 г.) и частично сниженных (1996 г.) выбросов на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Слетки мухоловки-пеструшки и большой синицы (кость)	Pb	Ко второму периоду у обоих видов концентрации снизились в 10 раз	[22]
	Сравнение трех периодов – высоких (1992–1994 гг.), умеренно (2002 г.) и существенно (2008 гг.) сниженных выбросов на 2 участках (сильное и фоновое загрязнение)	Слетки мухоловки-пеструшки и большой синицы (экскременты)	Cu, Ni, Cd, Pb	На загрязненном участке концентрации резко снизились в 1993 г. по сравнению с 1992 г., но далее были относительно стабильны. Во все годы концентрации на загрязненном участке были выше, чем на фоновом, что связали с сохраняющимся пулом металлов в почве	[99]
Фабрика по добыче и обогащению руды в г. Лисвалль (2001 г.)	Сравнение двух периодов – до (1988–1990 гг.) и после (2004–2006 гг.) закрытия на 2 участках (сильное и фоновое загрязнение)	Мох <i>Pleurozium schreberi</i> , муравьи <i>Formica</i> spp., слетки мухоловки-пеструшки (печень, кровь, экскременты)	Pb, Zn	На загрязненном участке во всех субстратах концентрации снизились на 25–50% (не всегда статистически значимо), в первый и второй периоды существенно превышают фоновые значения	[39]
Медеплавильный завод в г. Рёншэр (1984 г.)	Сравнение двух периодов – через 0–6 лет (1984–1990 гг.) и через 16–22 года (2000–2006 гг.) после прекращения выбросов на 5 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Листья березы, муравьи <i>Formica</i> sp., слетки мухоловки-пеструшки (печень, экскременты)	Pb	На всех участках во всех субстратах концентрации снизились: вблизи завода – на 9–40%, при умеренном загрязнении – на 25–60%. На загрязненных участках в первый и второй периоды концентрации существенно превышают фоновые значения	[100]

Таблица 3. Окончание

Район, источник выбросов*	Дизайн схемы сбора данных	Объект	Элемент	Характер динамики содержания	Публикация
	Сравнение двух периодов – более высоких (1983–1990 гг.) и сниженных (2000–2006 гг.) выбросов на 5 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	Муравьи <i>Formica</i> sp., слетки мухоловки-пеструшки (печень, кровь, экскременты)	Cu, Zn, Cd, As	Концентрации во второй период либо не изменились по сравнению с первым, либо были выше, что связывают с сохраняющимся высоким загрязнением почв. На загрязненных участках в первый и второй периоды концентрации превышают фоновые значения	[20]
Завод по выплавке свинца в г. Нуаэль-Годо (2003 г.)	Сравнение двух периодов – до (1997–2001 гг.) и через 4 месяца (июль 2003 г.) после закрытия завода (март 2003 г.) на 40 участках (сильное и умеренное загрязнение, 0,8–5,6 км от завода)	Пшеница (зерно и солома)	Pb, Cd	Ко второму периоду в соломе концентрации Pb уменьшились с 41,2 до 3,8 мг/кг, в зерне – с 1,3 до 0,2 мг/кг (почти достигли фонового уровня). Концентрации Cd в соломе уменьшились с 2,2 до 1,4 мг/кг, в зерне – не изменились (0,4 мг/кг, что в 4 раза превышает фоновый уровень)	[101]
Медеплавильный завод в дер. Сулительма (Норвегия). Действовал с 1887 г., закрыт в 1987 г.	Сравнение трех периодов – до (1982 г.), через 5 лет (1992 г.) и 13 лет (2000 г.) после закрытия на 7 участках в градиенте загрязнения	Черника (листья и ягоды)	Cu, Pb	До закрытия завода концентрации Cu в ягодах увеличивались в 3 раза при приближении к заводу, после закрытия этот тренд почти отсутствует, что связали с прекращением поступления пыли	[102]
Алюминиевый завод в г. Холихед, Северный Уэльс, Великобритания. Действовал с 1971 г., закрыт в 2009 г.	Мониторинг каждые 1–4 недели со дня закрытия до 14-й недели после закрытия, дополнительно на 36-й неделе (12 точек) на 4 участках (сильное загрязнение, не далее 1 км от завода)	Злаки, лишайник <i>Ramalina siliquosa</i> , листья платана, хвоя <i>Pinus contorta</i> и <i>Picea sitchensis</i>	F	Уменьшение концентраций у всех объектов: у злаков фоновый уровень был достигнут к 7-й неделе, у остальных – к 36-й неделе	[103]
Алюминиевый завод в г. Кандалакша (2005 г.).	Сравнение двух периодов – до (2001 г.) и после снижения выбросов (2011 г.) на 5 участках (сильное, умеренное и слабое загрязнение)	Вороника (<i>Empetrum hermaphroditum</i>)	F	На участке вблизи завода ко второму периоду концентрация снизилась в 1,4 раза, на остальных участках – не изменилась	[104]

* Для совпадающих источников выбросов их характеристика приведена в табл. 1 и 2 (в скобках приведен год прекращения (существенного снижения) выбросов); если не оговорено иное, то не было предварительной отмычки образцов растений и лишайников перед анализом.

концентрации металлов обычно экспоненциально убывают с глубиной [1], разница даже в несколько сантиметров может существенно сказываться на результатах. В-четвертых, в систематических различиях между методами химического анализа, если в разные периоды они не совпадали.

Указанные причины заставляют осторожно относиться к компиляции разновременных данных из нескольких публикаций, особенно если их авторы не принадлежат к одной команде. Приведу несколько примеров, заставивших воздержаться от

рассмотрения выводов о динамике металлов, если они базировались на таких компиляциях.

Максимальные концентрации цинка и кадмия в лесной подстилке вблизи цинкоплавильных заводов в Палмертоне по данным нескольких исследований составляли: в 1970 г. – 135000 и 1750 [114], в 1987 г. – 24000 и 1192 [115], в 2006 г. – 5500 и 202 мг/кг [80]. На первый взгляд, вывод очевиден: маловероятно, чтобы столь разительная динамика не отражала бы “истинное” уменьшение концентраций. К сожалению, точные координаты мест отбора проб приведены только в послед-

Таблица 4. Характеристика исследований динамики содержания поллютантов в почве, выполненных на основе повторных регистраций возле прекративших (существенно снизивших) выбросы предприятий

Район, источник выбросов*	Дизайн схемы сбора данных	Горизонт (глубина, см)	Элемент	Форма элемента**	Характер динамики	Публикация
Медеплавильный завод в г. Ревда (2010 г.)	Сравнение трех периодов – высоких (1989 г.), сниженных (1999 г.) и почти прекратившихся (2012 г.) выбросов на 5 участках (фоновое, умеренное и сильное загрязнение), ельники-пихтарники	О, А (0–5)	Cu, Pb, Cd, Zn, H	А	Концентрация Cu в лесной подстилке снизилась в 1.5–3 раза на всех участках, в гумусовом горизонте – только вблизи завода. Концентрации Pb, Cd, Zn не изменились или увеличились, что объяснили снижением их подвижности из-за возврата рН к доиндустриальному уровню	[107]
Медно-никелевый комбинат в г. Мончегорск (1999 г.)	Сравнение двух периодов – высоких (1983 г.) и сниженных (2005 и 2008 гг.) выбросов на 5 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение), ельники	О	Cu, Ni	Т	Данные о концентрациях свернуты в относительный индекс (коэффициент суммарного загрязнения по Сауту). На участках с сильным загрязнением индекс во втором периоде по сравнению с первым снизился в 2.3–5.7 раза, с умеренным – увеличился в 2.1–2.3 раза (выводы не подкреплены статистическим анализом)	[24, 28]
	Сравнение двух периодов – высоких (1980-е гг.) и сниженных (2007 г.) выбросов на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение; точная привязка отсутствует)	О	Cu, Ni	?	На участках с сильным загрязнением во втором периоде по сравнению с первым концентрации Cu снизились в 1.4 раза, Ni – в 1.7 раза, а участках с умеренным загрязнением – в 1.3 (Cu) и 2.6 (Ni) раза (выводы не подкреплены статистическим анализом)	[32]
	Мониторинг каждые 2–3 года, 1981–2014 гг., 11 временных срезов, на 3 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	О	Cu, Ni	А	К концу периода концентрации увеличились на всех участках, особенно на участках умеренного и сильного загрязнения, что связали с продолжающимся поступлением полиметаллической пыли и низкой подвижностью металлов. Концентрации Cu увеличились сильнее (в 6.8 раза), чем Ni (в 2.2 раза)	[95, 108]
	Мониторинг в 2001–2011 гг. (9 лет) на участке сильного загрязнения	О	Cu, Ni, Zn	Т	Тренд изменения отсутствовал или к концу наблюдений концентрации увеличились. Содержание зависело от интенсивности осадков: в год с минимальными осадками концентрации были выше, с максимальными – ниже	[109]

Таблица 4. Продолжение

Район, источник выбросов*	Дизайн схемы сбора данных	Горизонт (глубина, см)	Элемент	Форма элемента**	Характер динамики	Публикация
	Мониторинг в 1993–2012 гг. (20 лет) на 3 участках (сильное, умеренное, фоновое загрязнение), два микробиотопа (под кронами и между кронами)	О	Cu, Ni	W	Оценено содержание металлов в почвенных водах с помощью лизиметров. На участках сильного загрязнения к концу наблюдений вынос уменьшился, что связали с уменьшением поступления металлов. На участке умеренного загрязнения тренд был нелинейный, что связали с неодинаковым количеством осадков в разные периоды	[110]
Комплекс медно-никелевых комбинатов в г. Садбери (1972 г.)	Сравнение двух периодов — до (1972 г., литературные данные) и после закрытия комбината (1992 г.) на 8 участках (сильное, умеренное и фоновое загрязнение)	A (0–5)	Cu, Ni, Al, H	W	На сильно и умеренно загрязненных участках ко второму периоду рН увеличился на 0.3–0.5 ед. (до 3.9–4.0), но не достиг фоновое уровня (4.4). На сильно загрязненном участке концентрации металлов резко снизились: Ni — в 37 раз, Cu — в 11 раз, Al — в 9 раз, что связали с продолжающейся почвенной эрозией и уменьшением содержания органического вещества	[111]
		A (0–1, 1–5, 5–10)	Ni	T	На сильно загрязненном участке ко второму периоду концентрации снизились во всех слоях, особенно в слое 0–1 см (в 3–20 раз — с 1200–3300 до 100–500 мг/кг). В слое 5–10 см концентрации уменьшились с 600–1000 до 25–100 мг/кг	[112]
Медеплавильный завод в г. Глогов, юго-западная Польша. Действует с 1959 г., после 1985 г. эмиссия существенно снизилась, после 2000 г. — почти прекратилась	Мониторинг (1972–2006 гг.), отбор каждые два года (18 лет) на двух загрязненных участках (посадки тополя и сельскохозяйственные земли)	A (0–20)	Cu	T	На сельскохозяйственных землях постепенное снижение концентраций. В посадках тополя после снижения произошло вторичное повышение концентраций до исходных уровней, что объяснили выносом меди корнями деревьев из более глубоких слоев почвы	[113]

Таблица 4. Окончание

Район, источник выбросов*	Дизайн схемы сбора данных	Горизонт (глубина, см)	Элемент	Форма элемента**	Характер динамики	Публикация
Завод по выплавке свинца в г. Нуаэль-Годо (2003 г.)	Сравнение двух периодов – до (1997–2001 гг.) и через 4 месяца (июль 2003 г.) после закрытия завода (март 2003 г.) на 40 участках (сильное и умеренное загрязнение, 0,8–5,6 км от завода)	А (0–25)	Cd, Pb	Т	Средние концентрации и характер их зависимости от расстояния до завода не изменились	[101]
Завод фосфорных удобрений возле г. Йена (1990 г.)	Сравнение четырех лет: до (1990 г.), через год (1991 г.), 6 и 7 лет (1996 и 1997 гг.) после закрытия завода на 3 участках (сильное, умеренное и слабое загрязнение), известняковые луга	А (0–10)	Cd, F, P, H	Т	На участке сильного загрязнения к концу периода рН снизился с 9 до 7,3–7,7, умеренного – с 8,3 до 7,5, слабого – с 7,7 до 7,3	[66, 84]
Алюминиевый завод в г. Кандалакша (2005 г.)	Сравнение двух периодов – до (2001 г.) и после снижения выбросов (2011 г.) на 5 участках (сильное, умеренное, слабое и фоновое загрязнение)	О	F, Al	Т	В первый и второй периоды концентрации экспоненциально увеличивались с уменьшением расстояния до завода. Ко второму периоду по сравнению с первым содержание F уменьшилось в 2 раза на всех участках	[62]
Алюминиевый завод в г. Холихед (2009 г.)	Мониторинг каждый месяц после закрытия (5 временных срезов) на 4 участках с сильным загрязнением (не далее 1 км от завода)	А (0–2)	F	Т	Снижение концентраций к 36-й неделе после закрытия: на одном участке – с 1017 до 230 мг/кг, на остальных – с 200–300 до 70–120 мг/кг. Время снижения содержания наполовину от исходного уровня на участке с максимальным содержанием составило 261 день, на остальных – 46–87 дней	[103]
Цементный завод в г. Ситковска-Новины (1991 г.)	Сравнение двух периодов – через год (1992 г.) и 18 лет (2009 г.) после снижения выбросов на участке сильного загрязнения, три биотопа (лиственный и хвойный лес, луг)	О, А (0–3)	H, Ca	Т	Ко второму периоду рН уменьшился на 0,2–0,5 ед. (но остался в нейтральной области), концентрации CaCO ₃ уменьшились на 10–20%	[70]

* Для совпадающих источников выбросов их характеристика приведена в табл. 1–3 (в скобках приведен год прекращения выбросов).

** Формы элементов: Т – валовое или псевдо-валовое содержание, А – кислоторастворимая, W – водорастворимая.

ней цитируемой статье, однако по комплексу признаков можно установить, что в этих трех работах “территория вблизи” трактуется несколько по-разному и точки отбора с максимальными концентрациями разделяют 1–3 км, причем ближайшая к заводам точка “постепенно удаляется” от них от первой публикации к третьей. С учетом того, что обычно концентрации металлов в почвах экспоненциально убывают с расстоянием от источника выбросов [116], именно разница в пространстве, а не во времени может объяснить снижение концентраций. Сравнение концентраций для более-менее однозначно совпадающего (но не с максимальными концентрациями металлов) участка показывает, что какого-либо четко выраженного снижения нет: в 1987 г. концентрации цинка и кадмия составляли 4200 и 200 мг/кг [115], а в 2006 г. – 4800 и 103 мг/кг [80].

Еще один пример касается комбината возле г. Никель. В работе [117] сравнили собственные данные за 2012 г. с материалами за 1996 г. других авторов [118]. Вывод, базирующийся на этом сравнении, сформулирован однозначно: “Мы можем констатировать, что загрязнение почвы ... не уменьшилось за последнее десятилетие, но и не возросло” ([117], с. 628). В обоих цитируемых работах содержание металлов экспоненциально убывало с расстоянием до комбината, однако в [118] концентрации никеля и меди в ближайшей окрестности (до 5 км) составляли 1500–2000 и 1500–2600 мг/кг, а в [117] – 1000–5500 и 1000–4000 мг/кг (причем в последнем случае большинство значений по обоим элементам было выше 2000 мг/кг). Другими словами, следует сделать противоположный вывод: концентрации металлов увеличиваются за разделяющий эти два исследования период.

Несмотря на немногочисленность исследований динамики содержания металлов, обсуждение общих закономерностей этого процесса возможно, поскольку работы возле источников выбросов можно рассматривать как дополнение к многочисленным натурным и лабораторным экспериментам, а также моделированию поведения металлов в почвах. Подробнее этот вопрос будет обсужден во второй части обзора при рассмотрении драйверов восстановления экосистем. Здесь же сформулирую доминирующую точку зрения: при наличии геохимических барьеров почвы очень прочно удерживают металлы, а их быстрый вынос происходит тогда, когда емкость барьера снижается или он разрушается.

При атмосферном выпадении металлов важнейший барьер – органический (лесная подстилка и органоминеральные горизонты), обуславливающий характерный вид их вертикального распределения внутри почвенного профиля: накопление преимущественно в верхних слоях органогенных горизонтов и экспоненциальное убывание с глу-

биной. Некоторые случаи быстрого уменьшения концентраций металлов после прекращения их атмосферного поступления могут быть связаны с разрушением органического геохимического барьера. В частности, такое объяснение справедливо для района Садбери, где и после снижения выбросов продолжалась сильная эрозия почв, сопровождавшаяся выносом почвенного органического вещества [111, 112], и, возможно, также для района Мончегорска [24, 29, 32]. Если геохимические барьеры (не только органический) эффективны, миграция металлов очень медленная, соответственно содержание в почвах стабильно, что и было продемонстрировано в большинстве исследований [95, 101, 107–109, 113].

Историческое загрязнение почв

Одно из проявлений низкой подвижности металлов в почвах – высокие уровни остаточного загрязнения вблизи предприятий, давно прекративших выбросы. Причем это касается не только заводов, закрытых десятилетия назад, но и плавильных Средневековья или времен Римской империи. В табл. 5 обобщена информация по 16 территориям вблизи таких “заводов-призраков”, которые ранжированы по длительности времени, прошедшего после прекращения их деятельности, – от 1800 до 7 лет.

В ряде случаев содержание металлов вблизи давно закрытых предприятий не уступает концентрациям вблизи современных: в обоих случаях уровни загрязнения могут превышать фоновые значения на несколько порядков. Иногда участки древнего загрязнения расположены в заповедниках, например во Франции [120, 121], причем по внешнему виду они мало отличаются от остальной территории, и без дополнительной археологической и геохимической информации их невозможно идентифицировать. Показательно, что в таких местах свинец и кадмий могут накапливаться в тканях мелких млекопитающих [120], что свидетельствует о доступности древнего почвенного пула токсичных металлов для современной биоты.

Из-за очевидных различий в технологиях характер загрязнения почвы вблизи средневековых и античных плавильных не эквивалентен поступлению металлов с атмосферными выбросами современных предприятий. Прежде всего это связано со значительным количеством артефактов (шлаков и руды), которые перемешивались с почвой; другими словами, речь может идти о древних техносолях. Кроме того, сравнение с современными предприятиями затрудняет отсутствие информации об объемах выбросов в далеком прошлом. Тем не менее эти материалы ярко иллюстрируют феномен чрезвычайно прочного удержания почвами металлов. Они же позволяют получить эм-

Таблица 5. Примеры остаточного загрязнения почвы вблизи прекративших деятельность предприятий цветной металлургии

Географическое положение, источник загрязнения (годы деятельности)	Т, лет	pH	Эле- мент	Максимальная концентрация вблизи источника загрязнения, мг/кг	Публи- кация
Графство Клуид, северо-восток Уэльса, устье реки Ди, Великобритания. Древнеримские мастерские по выплавке свинца (100–150 гг.)	~1840	6.2–7.3*	Pb Zn	1250–3000 (на глубине 1–2 м – 200000) 550 (на глубине 1–2 м – 5000)	[119]
Природный парк Морван, центральная Франция. Древнеримские мастерские по выплавке железа (130–426 гг.)	~1590	?	Pb Zn	4520 835	[120]
Гранитный массив Лозер, Севенны, юг Франции. Средневековые мастерские по переработке руды и выплавке свинца (XI–XIV вв.)	~800	?	Pb	14470–16950 (в смеси почвы и шлаков – 150000)	[121]
Графство Дербишир, Великобритания. Средневековые мастерские по выплавке свинца (1300–1550 гг.)	~440	5.3–6.4*	Pb Zn	60000–100000 (почва содержит шлак) 800–1200	[119]
г. Отвидаберг, Швеция. Завод по выплавке меди (1790–1900 гг.)	95	3.8*	Cu Zn	210 230	[122]
Горный массив Марсельвер, провинция Марсель, Франция. Завод по выплавке свинца и серебра (1851–1925 гг.)	87	7.5–8.9	Pb Zn	66600–83100 21100–24600	[123]
Рудови Яновицкие горы, юго-запад Польши. Завод по выплавке меди (добыча руды и выплавка меди с XIV в., завод закрыт в 1925 г.)	85	4.5–4.9	Cu Zn	1484–4011 350–1503	[124]
г. О’Доннел, Садбери, Канада. Открытые печи по выжиганию руды (1915–1929 гг.)	66	3.8–4.4	Cu Ni	1730–10050 2070–8855	[71]
г. Коллинсвилл, Иллинойс, США. Завод по выплавке свинца (1904–1938 гг.)	66	?	Pb	12740	[125]
г. Ольтон, Иллинойс, США. Завод по выплавке свинца (1902–1959 гг.)	45	?	Pb	4150–17200	[125]
г. Мортань-дю-Норд, север Франции. Завод по выплавке цинка (1901–1962 гг.)	37	6.1	Zn Pb Cd	17960–35100 4720–8270 79–190	[77, 78]
г. Палмертон, Пенсильвания, США. Два близко расположенных завода по выплавке цинка (1898 и 1913–1980 гг.)	26	4.3–4.7	Zn Pb Cd	3300–3860 875–1710 87–144	[80]
г. Браубах, земля Рейнланд-Пфальц, Германия. Завод по выплавке свинца (1890-е–начало 1990 гг.)	~25	3.6*	Pb	7500–7900	[126]
г. Прескотт, Великобритания. Завод по очистке меди, производству бронзы, сплавов меди и кадмия (1906–1991 гг.)	15	4.4	Cu Cd	2180 6.4 (на глубине 30 см – 71)	[127]
г. Санто Амаро, Бразилия. Завод по выплавке свинца (1960–1993 гг.)	15	6.7–7.2*	Zn Pb Cu Cd	42200–95940 26070–37460 590–3200 60–770	[82]
г. Нуаэль-Годо, север Франции. Завод по выплавке свинца (1893–2003 гг.)	7	5.6–8.0	Zn Pb Cd	2000–7500 3000–9000 100–250	[128]

Примечание. Т – количество лет после прекращения выбросов. Включены данные только по органоминеральным горизонтам (без лесной подстилки), приведено валовое содержание металлов; * – pH солевой вытяжки, в остальных случаях – водной вытяжки.

пирические оценки скоростей миграции разных элементов вниз по почвенному профилю и выноса за его пределы [119, 122]. Скорость миграции сильно зависит от свойств почв: в частности, за сопоставимый промежуток времени концентрации убывают намного быстрее при высокой кислотности [122], чем в почвах на известняках с нейтральной или щелочной реакцией [123]. Подробнее этот вопрос также будет рассмотрен во второй части обзора.

СЛОЖНОСТИ ПРИ ГЕНЕРАЛИЗАЦИИ ДАННЫХ

Главные препятствия на пути к обобщению данных для выявления общих закономерностей восстановления биоты очевидны и были упомянуты выше: 1) неравномерность охвата разных объектов биоты, фрагментарность данных по ряду таксонов; 2) отсутствие информации по многим биотам и типам экосистем; 3) немногочисленность комплексных исследований в пределах одного района; 4) анализ только непродолжительного периода восстановления. Эти недостатки в целом проистекают из-за немногочисленности исследований естественного восстановления. Они обуславливают то, что выполнение полноценного мета-анализа, тем более на глобальном уровне, — дело будущего, поскольку для него пока слишком мало материала.

Помимо объективных препятствий, существуют и субъективные, связанные с недостатками представления информации в публикациях: 1) погрешности при документации количественных результатов и методов их получения; 2) неполнота информации об истории воздействия предприятий на окружающую среду; 3) неточность (отсутствие) информации о времени выполнения исследований. Эти субъективные недостатки могут быть не менее критичными для генерализации данных, чем объективные, поскольку иногда становятся непреодолимым препятствием при попытках извлечь необходимую информацию из публикаций. Первый из них касается любых областей экологии и на него неоднократно обращали внимание [129], два других специфичны для рассматриваемого направления. Ранее был предложен подробный протокол документации результатов исследований наземных экосистем возле точечных источников выбросов [87], которому я рекомендую следовать и при изложении результатов, связанных с естественным восстановлением. Дополнительно необходимо обратить внимание на важность информации о времени прекращения (снижения) выбросов и проведения исследований.

Периодизация динамики токсической нагрузки на экосистемы представляет отдельную задачу, часто не имеющую простого решения. Этот вопрос будет рассмотрен в третьей части обзора.

Реальные ситуации чаще всего далеки от идеального случая, когда выбросы предприятия прекращаются одномоментно, как при закрытии печной заслонки. Обычно они снижаются постепенно или ступенчато, из-за чего не всегда можно однозначно указать момент, от которого следует исчислять длительность периода восстановления. Поэтому желательно иметь хоть сколько-нибудь подробную информацию об истории воздействия предприятия на окружающую среду. К сожалению, часто эти сведения отсутствуют в публикациях, и их приходится собирать “по крупицам” из других источников. В любом случае неприемлема ситуация, когда искомая дата указана не точнее замечания, что снижение произошло “в начале текущего столетия”. В ряде случаев я не смог включить в обзор работы, например [130], из-за невозможности хотя бы приблизительно реконструировать историю выбросов.

Удивительно, но далеко не во всех публикациях четко указаны даты сбора материала (иногда не указаны вообще). Приведу красноречивый пример. В работе [73] пришли к выводу, что загрязнение воздуха в Садбери перестало быть главным лимитирующим фактором для обитания лишайников, как было ранее. Его формулировка начинается со слов “Сейчас мы знаем, что...” (с. 9330). К сожалению, осталось загадкой, когда именно “сейчас” имели в виду авторы, поскольку год сбора материала не указан ни при описании методики работы, ни при изложении результатов, ни при их обсуждении. Пробные площади были заложены в 2001 г., цитируемая статья подана в журнал в 2014 г. Следовательно, возможный разброс времени, для которого справедлив вывод авторов, превышает десятилетие — от 29 до 42 лет после закрытия завода в 1972 г. Единственное место в статье, где указана продолжительность восстановления (40 лет) — это ее название. Остается надеяться, что авторы не склонны к округлению величин до ближайшей “красивой” цифры.

Противоположным примером — абсолютной точности обращения со временем — может быть работа [103], в которой указан как конкретный день (!) закрытия алюминиевого завода в Холихеде, так и конкретные дни всех туров сбора материала. Точность указания времени до дня в большинстве случаев избыточна, месяца — вполне приемлема, но года — строго обязательна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего идентифицировано 73 исследования (70 публикаций), выполненные возле 22 предприятий, которые прямо или косвенно связаны с изучением естественного восстановления биоты наземных экосистем после прекращения (естественного снижения) промышленных выбросов, в основном металлургических заводов. Еще 18 ра-

бот касались динамики содержания поллютантов в растениях и животных, 14 – в почвах.

Были выявлены многочисленные пробелы в изученности естественного восстановления: неравномерность охвата исследованиями разных биомов и типов экосистем, фрагментарность (отсутствие) информации по многим таксонам, преобладание однокомпонентных исследований в пределах конкретного района и относительно коротких рядов наблюдений с небольшим числом точек во времени. Другими словами, современное состояние исследований таково, что возможно выявить закономерности лишь начальных этапов естественного восстановления, причем картина будет грубой (из-за низкой разрешающей способности анализа) и смещенной (из-за фрагментарности информации). Указанные пробелы – это пока непреодолимое препятствие на пути к генерализации данных, особенно в глобальном масштабе. Тем не менее такая генерализация необходима, поскольку даже имеющаяся неполная информация дает основания считать значительным разнообразие возможных траекторий восстановительной динамики.

Анализ восстановительной динамики экосистем после прекращения сильных нарушений – традиционное направление экологических исследований, имеющее давнюю историю и тесно связанное с проблемой устойчивости. Однако обсуждаемый случай прекращения промышленного загрязнения остается практически незамеченным в его рамках. Так, три мета-анализа последних лет [131–133], которые рассматривали динамику после прекращения самых разных воздействий (вывалы леса после ураганов, вырубка, распашка, разливы нефти, добыча полезных ископаемых, чрезмерный вылов, эвтрофикация и др.), не содержали ни одной работы по восстановлению биоты после прекращения промышленных выбросов, хотя базировались на обширных базах, включавших 166 [131], 240 [132] и 400 [133] независимых исследований. Такое игнорирование в силу указанных выше препятствий объяснимо, но вряд ли его следует оценивать положительно, поскольку оно может вести к искажениям общей картины и смещениям в количественных оценках эластичности экосистем.

Снижение выбросов промышленных предприятий – общемировой тренд, поэтому можно с уверенностью прогнозировать все большую частоту “подарков судьбы” экологам в виде закрытия или кардинальной реконструкции какого-нибудь завода. Учитывая это, любые исследования вблизи пока еще действующих предприятий работают на перспективу, фиксируя нарушенное состояние экосистем, которое в дальнейшем можно будет принять как точку отсчета при анализе их восстановительной динамики после неиз-

бежного сокращения выбросов. Вовлечение новых районов и продолжение работ возле уже исследуемых обеспечат дальнейший прогресс в этой области.

Обзор подготовлен при финансовой поддержке РФФИ (проект № 20-14-50025). Выражаю признательность Е.А. Бельской, Е.А. Бельскому, И.Е. Бергману, Д.В. Веселкину, Ю.А. Давыдовой, И.Н. Коркиной, И.Н. Михайловой, С.В. Мухачевой, Г.Ю. Смирнову, Т.В. Струковой и М.Р. Трубиной за обсуждение и комментарии к статье. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ettler V.* Soil contamination near non-ferrous metal smelters: A review // *Appl. Geochem.* 2016. V. 64. P. 56–74. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2015.09.020>
2. *Dudka S., Adriano D.C.* Environmental impacts of metal ore mining and processing: A review // *J. Environ. Quality.* 1997. V. 26. № 3. P. 590–602. <https://doi.org/10.2134/jeq1997.00472425002600030003x>
3. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht: Springer, 2009. 466 p.
4. *Воробейчик Е.Л., Козлов М.В.* Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // *Экология.* 2012. № 2. С. 83–91.
5. *Pacyna J.M., Pacyna E.G., Aas W.* Changes of emissions and atmospheric deposition of mercury, lead, and cadmium // *Atmos. Environ.* 2009. V. 43. № 1. P. 117–127. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.09.066>
6. *Pacyna E.G., Pacyna J.M., Fudala J.* et al. Current and future emissions of selected heavy metals to the atmosphere from anthropogenic sources in Europe // *Atmos. Environ.* 2007. V. 41. № 38. P. 8557–8566. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2007.07.040>
7. *Fioletov V.E., McLinden C.A., Krotkov N.* et al. A global catalogue of large SO₂ sources and emissions derived from the Ozone Monitoring Instrument // *Atmos. Chem. Phys.* 2016. V. 16. № 18. P. 11497–11519. <https://doi.org/10.5194/acp-16-11497-2016>
8. *Foundations of Restoration Ecology / Falk D.A., Palmer M.A., Zedler J.B.* Eds. Washington: Island Press, 2006. 364 p.
9. *Suding K.N.* Toward an era of restoration in ecology: Successes, failures, and opportunities ahead // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2011. V. 42. № 1. P. 465–487. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145115>
10. *Palmer M.A., Ambrose R.F., Poff N.L.* Ecological theory and community restoration ecology // *Restor. Ecol.* 1997. V. 5. № 4. P. 291–300. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.00543.x>
11. *Hobbs R.J., Norton D.A.* Towards a conceptual framework for restoration ecology // *Restor. Ecol.* 1996.

- V. 4. № 2. P. 93–110.
<https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1996.tb00112.x>
12. Vavrova E., Cudlin O., Vavricek D., Cudlin P. Ground vegetation dynamics in mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) forests recovering after air pollution stress impact // *Plant Ecol.* 2009. V. 205. № 2. P. 305–321.
<https://doi.org/10.1007/s11258-009-9619-y>
 13. Bates J.W., Bell J.N.B., Massara A.C. Loss of *Lecanora conizaeoides* and other fluctuations of epiphytes on oak in S.E. England over 21 years with declining SO₂ concentrations // *Atmos. Environ.* 2001. V. 35. № 14. P. 2557–2568.
 14. Pescott O.L., Simkin J.M., August T.A. et al. Air pollution and its effects on lichens, bryophytes, and lichen-feeding Lepidoptera: Review and evidence from biological records // *Biol. J. Linn. Soc.* 2015. V. 115. № 3. P. 611–635.
<https://doi.org/10.1111/bij.12541>
 15. Winterhalder K. Natural recovery of vascular plant communities on the industrial barrens of the Sudbury area // *Restoration and recovery of an industrial region* / Gunn J.M. Ed. New York, 1995. P. 93–102.
https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2520-1_7
 16. McCall J., Gunn J., Struik H. Photo interpretive study of recovery of damaged lands near the metal smelters of Sudbury, Canada // *Water, Air, Soil Pollut.* 1995. V. 85. № 2. P. 847–852.
 17. Beckett P. Lichens: Sensitive indicators of improving air quality // *Restoration and recovery of an industrial region* / Gunn J.M. Ed. New York, 1995. P. 81–91.
https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2520-1_6
 18. Tanentzap A.J., Taylor P.A., Yan N.D., Salmon J.R. On Sudbury-area wind speeds – A tale of forest regeneration // *J. Appl. Meteor. Climatol.* 2007. V. 46. № 10. P. 1645–1654.
<https://doi.org/10.1175/JAM2552.1>
 19. Howe N.M., Lendemer J.C. The recovery of a simplified lichen community near the Palmerton zinc smelter after 34 years // *Bibliotheca Lichenologica.* 2011. V. 106. P. 120–136.
 20. Berglund Å.M.M., Nyholm N.E.I. Slow improvements of metal exposure, health- and breeding conditions of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) after decreased industrial heavy metal emissions // *Sci. Total Environ.* 2011. V. 409. № 20. P. 4326–4334.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.07.004>
 21. Vidic T., Jogan N., Drobne D., Vithar B. Natural revegetation in the vicinity of the former lead smelter in Žerjav, Slovenia // *Environ. Sci. Technol.* 2006. V. 40. № 13. P. 4119–4125.
<https://doi.org/10.1021/es052339x>
 22. Eeva T., Lehikoinen E. Recovery of breeding success in wild birds // *Nature.* 2000. V. 403. № 6772. P. 851–852.
<https://doi.org/10.1038/35002672>
 23. Eeva T., Lehikoinen E. Long-term recovery of clutch size and egg shell quality of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a metal polluted area // *Environ. Pollut.* 2015. V. 201. P. 26–33.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.02.027>
 24. Черненкова Т.В., Кабиров Р.Р., Басова Е.В. Восстановительные сукцессии северотаежных ельников при снижении аэротехногенной нагрузки // *Лесоведение.* 2011. № 6. С. 49–66.
 25. Лянгузова И.В., Ярмишко В.Т., Евдокимов А.С., Беляева А.И. Состояние сосновых лесов Кольского полуострова на фоне снижения объемов атмосферных выбросов предприятием цветной металлургии // *Растит. ресурсы.* 2018. Т. 54. № 4. С. 516–531.
<https://doi.org/10.1134/S0033994618040039>
 26. Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Баккал И.Ю. Экологический мониторинг лесных экосистем Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения // *Регион. экология.* 2011. Т. 31. № 1-2. С. 21–29.
 27. Ярмишко В.Т., Игнатьева О.В. Сообщества *Pinus sylvestris* L. в техногенной среде на Европейском Севере России: Структура, особенности роста, состояние // *Сиб. лесн. журн.* 2021. № 3. С. 44–55.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210305>
 28. Черненкова Т.В., Бочкарев Ю.Н. Динамика еловых насаждений Кольского Севера в условиях воздействия природно-антропогенных факторов среды // *Журн. общ. биол.* 2013. Т. 74. № 4. С. 283–303.
 29. Черненкова Т.В., Бочкарев Ю.Н., Фридрих М., Бемтгер Т. Воздействие природно-антропогенных факторов на радиальный прирост деревьев Кольского Севера // *Лесоведение.* 2012. № 4. С. 3–15.
 30. Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В., Лянгузов А.Ю. Изменение годичного прироста стволов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при снижении аэротехногенного загрязнения // *Растит. ресурсы.* 2017. № 4. С. 527–542.
 31. Зверев В.Е. Смертность и возобновление березы извилистой в зоне воздействия медно-никелевого комбината в период значительного сокращения выбросов: результаты 15-летнего мониторинга // *Экология.* 2009. № 4. С. 271–277.
 32. Калабин Г.В., Евдокимова Г.А., Горный В.И. Оценка динамики растительного покрова нарушенных территорий в зоне влияния комбината “Североникель” в процессе снижения нагрузки на окружающую среду // *Горный журнал.* 2010. № 2. С. 74–77.
 33. Лянгузова И.В., Мазная Е.А. Динамические тренды популяций *Vaccinium myrtillus* L. в зоне воздействия медно-никелевого комбината: результаты 20-летнего мониторинга // *Экология.* 2012. № 4. С. 261–269.
 34. Урбанавичюс Г.П., Боровичев Е.А., Ершов В.В. Криптогамные организмы – пионеры восстановления северотаежных лесов при снижении воздушного промышленного загрязнения // *Лесоведение.* 2021. № 2. С. 195–207.
<https://doi.org/10.31857/S0024114821020108>
 35. Zvereva E.L., Hunter M.D., Zverev V., Kozlov M.V. Factors affecting population dynamics of leaf beetles in a subarctic region: The interplay between climate warming and pollution decline // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 566-567. P. 1277–1288.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.187>
 36. Kozlov M.V., Zverev V., Zvereva E.L. Combined effects of environmental disturbance and climate warming on

- insect herbivory in mountain birch in subarctic forests: Results of 26-year monitoring // *Sci. Total Environ.* 2017. V. 601–602. P. 802–811.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.230>
37. *Танасевич А.В., Рыбалов Л.Б., Камаев И.О.* Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // *Лесоведение.* 2009. № 6. С. 63–72.
 38. *Камаев Г.Д.* Воздействие выбросов медно-никелевого предприятия на состояние популяций и сообществ мелких млекопитающих Кольского полуострова // *Nature Conserv. Res. Заповедн. наука.* 2017. Т. 2. С. 19–27.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2017.033>
 39. *Berglund A.M.M., Ingvarsson P.K., Danielsson H., Nyholm N.E.I.* Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // *Environ. Pollut.* 2010. V. 158. № 5. P. 1368–1375.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.01.005>
 40. *Камаев Г.Д.* Мониторинг населения мелких млекопитающих северной тайги Фенноскандии // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2015. Т. 120. № 3. С. 3–13.
 41. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2014. № 6. С. 448–458.
<https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
 42. *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.
<https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
 43. *Трубина М.Р.* Уязвимость видов травяно-кустарничкового яруса к загрязнению выбросами медеплавильного завода: Роль различий в способе распространения диаспор // *Экология.* 2020. № 2. С. 90–100.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720020122>
 44. *Михайлова И.Н.* Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2017. № 4. С. 277–281.
<https://doi.org/10.7868/S0367059717030118>
 45. *Михайлова И.Н.* Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2020. № 1. С. 43–50.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720010072>
 46. *Бельская Е.А.* Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2018. № 1. С. 74–80.
<https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
 47. *Нестерков А.В., Гребенников М.Е.* Сообщества моллюсков лугового травостоя в условиях снижения выбросов медеплавильного производства // *Экология.* 2020. № 6. С. 471–480.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720060062>
 48. *Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е.* Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2019. № 2. С. 133–148.
<https://doi.org/10.1134/S0367059719020112>
 49. *Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Нестеркова Д.В., Гребенников М.Е.* Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2020. № 1. С. 85–95.
<https://doi.org/10.1134/S0002332920010178>
 50. *Korkina I.N., Vorobeichik E.L.* Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution // *Appl. Soil Ecol.* 2018. V. 123. P. 455–463.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.025>
 51. *Коркина И.Н., Воробейчик Е.Л.* Индекс форм гумуса – перспективный инструмент для экологического мониторинга // *Экология.* 2016. № 6. С. 434–440.
<https://doi.org/10.7868/S0367059716060081>
 52. *Korkina I.N., Vorobeichik E.L.* Non-typical degraded and regraded humus forms in metal-contaminated areas, or there and back again // *Geoderma.* 2021. V. 404. 115390.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115390>
 53. *Бельский Е.А., Ляхов А.Г.* Динамика населения птиц-дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода) // *Экология.* 2021. № 4. С. 278–288.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721040041>
 54. *Belskii E., Lyakhov A.* Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter // *Environ. Pollut.* 2022. (In press).
 55. *Мухачева С.В.* Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. I. Состав, обилие и разнообразие // *Экология.* 2021. № 1. С. 66–76.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
 56. *Мухачева С.В., Созонтов А.Н.* Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. II. Бета-разнообразие // *Экология.* 2021. № 6. С. 470–480.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721060081>
 57. *Воробейчик Е.Л., Нестеркова Д.В.* Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // *Экология.* 2015. № 4. С. 308–312.
<https://doi.org/10.7868/S0367059715040162>
 58. *Черненко Т.В., Кабилов Р.Р., Механикова Е.В.* и др. Демутация растительности после остановки медеплавильного комбината // *Лесоведение.* 2001. № 6. С. 31–37.
 59. *Калабин Г.В., Моисеенко Т.И.* Экодинамика техногенных провинций горнопромышленных производств: от деградации к восстановлению // *Докл. РАН.* 2011. Т. 437. № 3. С. 398–403.
 60. *Feriancova-Masarova Z., Kalivodova E., Ferianc O.* Hniezdné ornitocenózy biotopov okolia hlinikárne v Žiari nad Hronom po dvadsiatich rokoch // *Biologia (Bratislava).* 1985. V. 40. № 2. P. 199–209.

61. Трубина М.Р., Махнев А.К. Динамика напочвенного покрова лесных фитоценозов в условиях хронического загрязнения фтором // Экология. 1997. № 2. С. 90–95.
62. Евдокимова Г.А., Корнейкова М.В., Мозгова Н.П. Изменения свойств почв и почвенной биоты в зоне воздействия аэротехногенных выбросов Кандакшского алюминиевого завода // Почвоведение. 2013. № 10. С. 1274–1280. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13100031>
63. Juknys R., Vencloviene J., Stravinskiene V. et al. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growth and condition in a polluted environment: From decline to recovery // Environ. Pollut. 2003. V. 125. № 2. P. 205–212.
64. Juknys R., Stravinskiene V., Vencloviene J. Tree-ring analysis for the assessment of anthropogenic changes and trends // Environ. Monit. Assess. 2002. V. 77. № 1. P. 81–97. <https://doi.org/10.1023/a:1015718519559>
65. Juknys R., Augustaitis A., Vencloviene J. et al. Dynamic response of tree growth to changing environmental pollution // Europ. J. For. Res. 2014. V. 133. № 4. P. 713–724. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0712-3>
66. Perner J., Voigt W., Bährmann R. et al. Responses of arthropods to plant diversity: Changes after pollution cessation // Ecography. 2003. V. 26. № 6. P. 788–800. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2003.03549.x>
67. Wagner M., Heinrich W., Jetschke G. Seed bank assembly in an unmanaged ruderal grassland recovering from long-term exposure to industrial emissions // Acta Oecol. 2006. V. 30. № 3. P. 342–352. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.06.002>
68. Lövei G.L., Magura T. Body size changes in ground beetle assemblages – A reanalysis of Braun et al. (2004)'s data // Ecol. Entomol. 2006. V. 31. № 5. P. 411–414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00794.x>
69. Braun S.D., Jones T.H., Perner J. Shifting average body size during regeneration after pollution – A case study using ground beetle assemblages // Ecol. Entomol. 2004. V. 29. № 5. P. 543–554.
70. Barga-Wieclawska J.A., Swiercz A. A long-term influence of anthropogenic alkalization on molluscs biodiversity in an area affected by cement industry, Swietokrzyskie Mountains, South-Central Poland // Arch. Environ. Prot. 2015. V. 41. № 4. P. 49–61. <https://doi.org/10.1515/aep-2015-0039>
71. Hutchinson T.C., Symington M.S. Persistence of metal stress in a forested ecosystem near Sudbury, 66 years after closure of the O'Donnell roast bed // J. Geochem. Explor. 1997. V. 58. № 2–3. P. 323–330. [https://doi.org/10.1016/S0375-6742\(96\)00067-2](https://doi.org/10.1016/S0375-6742(96)00067-2)
72. Anand M., Tucker B.C., Desrochers R. Ecological monitoring of terrestrial ecosystem recovery from man-made perturbation: Assessing community complexity // Adv. Air Pollut. 2002. V. 11. P. 341–350.
73. Schram L.J., Wagner C., McMullin R.T., Anand M. Lichen communities along a pollution gradient 40 years after decommissioning of a Cu-Ni smelter // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. № 12. P. 9323–9331. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4088-4>
74. Anand M., Ma K.-M., Okonski A. et al. Characterising biocomplexity and soil microbial dynamics along a smelter-damaged landscape gradient // Sci. Total Environ. 2003. V. 311. № 1–3. P. 247–259. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(03\)00058-5](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(03)00058-5)
75. Babin-Fenske J., Anand M. Patterns of insect communities along a stress gradient following decommissioning of a Cu-Ni smelter // Environ. Pollut. 2011. V. 159. № 10. P. 3036–3043. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.04.011>
76. Chillo V., Anand M. Effects of past pollution on zoology in a recovering mixed temperate-boreal forest // Ecoscience. 2012. V. 19. № 3. P. 258–265. <https://doi.org/10.2980/19-3-3515>
77. Nahmani J., Rossi J.-P. Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals // Compt. Rend. Biol. 2003. V. 326. № 3. P. 295–303.
78. Nahmani J., Lavelle P., Lapied E., Van Oort F. Effects of heavy metal soil pollution on earthworm communities in the north of France // Pedobiologia. 2003. V. 47. № 5–6. P. 663–669. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00243>
79. Archibald O.W. Vegetation recovery following pollution control at Trail, British Columbia // Can. J. Bot. 1978. V. 56. № 14. P. 1625–1637. <https://doi.org/10.1139/b78-191>
80. Beyer W.N., Krafft C., Klassen S. et al. Relating injury to the forest ecosystem near Palmerton, PA, to zinc contamination from smelting // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2011. V. 61. № 3. P. 376–388. <https://doi.org/10.1007/s00244-010-9640-0>
81. Fisker K.V., Sorensen J.G., Damgaard C. et al. Genetic adaptation of earthworms to copper pollution: is adaptation associated with fitness costs in *Dendrobaena octaedra*? // Ecotoxicology. 2011. V. 20. № 3. P. 563–573. <https://doi.org/10.1007/s10646-011-0610-8>
82. Niemeyer J.C., Nogueira M.A., Carvalho G.M. et al. Functional and structural parameters to assess the ecological status of a metal contaminated area in the tropics // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2012. V. 86. P. 188–197. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2012.09.013>
83. Tête N., Durfort M., Rieffel D. et al. Histopathology related to cadmium and lead bioaccumulation in chronically exposed wood mice, *Apodemus sylvaticus*, around a former smelter // Sci. Total Environ. 2014. V. 481. № 1. P. 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.029>
84. Langer U., Günther T. Effects of alkaline dust deposits from phosphate fertilizer production on microbial biomass and enzyme activities in grassland soils // Environ. Pollut. 2001. V. 112. № 3. P. 321–327. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00148-2](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00148-2)
85. Мухачева С.В. Изменение структуры и численности населения мелких млекопитающих в зоне действия предприятия “Норильский никель” (Харьявалта, Финляндия) // Межд. журн. прикл. фонд. исслед. 2013. Т. 8. С. 145–148.
86. Трубина М.Р., Дьяченко А.П. Современное состояние мохового покрова лесов после сокращения выбросов Среднеуральского медеплавильного за-

- вода // Поволж. экол. журн. 2020. № 4. С. 477–491. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>
87. Козлов М.В., Воробейчик Е.Л. Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: представление результатов в публикациях // Экология. 2012. № 4. С. 243–251.
 88. Grumiaux F., Demuyneck S., Pernin C., Leprêtre A. Earthworm populations of highly metal-contaminated soils restored by fly ash-aided phytostabilisation // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2015. V. 113. P. 183–190. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.12.004>
 89. Fisker K.V., Holmstrup M., Sørensen J.G. Variation in metallothionein gene expression is associated with adaptation to copper in the earthworm *Dendrobaena octaedra* // Comp. Biochem. Physiol., Pt. C: Toxicol. Pharmacol. 2013. V. 157. № 2. P. 220–226. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2012.11.007>
 90. McTavish M.J., Smenderovac E., Gunn J., Murphy S.D. Insect defoliators in recovering industrial landscapes: Effects of landscape degradation and remediation near an abandoned metal smelter on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) feeding, frass production, and frass properties // Environ. Entomol. 2019. V. 48. № 5. P. 1187–1196. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz096>
 91. Нестерков А.В. Поверхностное загрязнение луговых растений после снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // Экология. 2019. № 4. С. 316–320. <https://doi.org/10.1134/S0367059719040127>
 92. Мухачева С.В. Многолетняя динамика концентрации тяжелых металлов в корме и организме рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в период снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 6. С. 461–471. <https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
 93. Бель В.С., Мухачева С.В. Геохимическая экология мелких млекопитающих в условиях промышленного загрязнения среды: есть ли эффект от снижения выбросов? // Геохимия. 2020. Т. 65. № 8. С. 823–832. <https://doi.org/10.31857/S0016752520070043>
 94. Сухарева Т.А., Лукина Н.В. Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове // Экология. 2014. № 2. С. 97–104. <https://doi.org/10.7868/S0367059714020085>
 95. Лянгузова И.В. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки // Экология. 2017. № 4. С. 250–260. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040114>
 96. Баркан В.Ш., Лянгузова И.В. Содержание тяжелых металлов в доминантных видах мхов как индикатор аэротехногенной нагрузки // Экология. 2018. № 2. С. 119–126. <https://doi.org/10.7868/S0367059718020051>
 97. Копчик Г.Н., Копчик С.В., Смирнова И.Е. и др. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктике // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77. № 2. С. 145–163.
 98. Berglund Å.M.M., Rainio M.J., Eeva T. Decreased metal accumulation in passerines as a result of reduced emissions // Environ. Toxicol. Chem. 2012. V. 31. № 6. P. 1317–1323. <https://doi.org/10.1002/etc.1814>
 99. Berglund Å.M.M., Rainio M.J., Eeva T. Temporal trends in metal pollution: Using bird excrement as indicator // PLoS One. 2015. V. 10. № 2. e0117071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117071>
 100. Berglund Å.M.M., Klaminder J., Nyholm N.E.I. Effects of reduced lead deposition on pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) nestlings: Tracing exposure routes using stable lead isotopes // Environ. Sci. Technol. 2009. V. 43. № 1. P. 208–213. <https://doi.org/10.1021/es801723q>
 101. Douay F., Roussel H., Pruvot C., Waterlot C. Impact of a smelter closedown on metal contents of wheat cultivated in the neighbourhood // Environ. Sci. Pollut. Res. 2008. V. 15. № 2. P. 162–169. <https://doi.org/10.1065/espr2006.12.366>
 102. Westerheim A., Steinnes E., Sjøbakk T. Metal uptake in plants along a pollution gradient from a metal smelter // J. Phys. IV. 2003. V. 107. P. 1369–1371. <https://doi.org/10.1051/jp4:20020556>
 103. Brougham K.M., Roberts S.R., Davison A.W., Port G.R. The impact of aluminium smelter shut-down on the concentration of fluoride in vegetation and soils // Environ. Pollut. 2013. V. 178. P. 89–96. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.03.007>
 104. Evdokimova G.A., Mozgova N.P. Comparative estimation of soil and plant pollution in the impact area of air emissions from an aluminium plant after technogenic load reduction // J. Environ. Sci. Health, Pt. A: Toxic/Hazard. Subst. Environ. Eng. 2015. V. 50. № 6. P. 547–552. <https://doi.org/10.1080/10934529.2015.994937>
 105. Nyholm N.E.I., Rühling Å. Effects of decreased atmospheric heavy metal deposition in South Sweden on terrestrial birds and small mammals in natural populations // Water, Air, Soil Pollut. Focus. 2001. V. 1. № 3. P. 439–448. <https://doi.org/10.1023/A:1017582305685>
 106. Kozlov M.V., Haukioja E., Bakhtiarov A.V. et al. Root versus canopy uptake of heavy metals by birch in an industrially polluted area: Contrasting behaviour of nickel and copper // Environ. Pollut. 2000. V. 107. № 3. P. 413–420. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00159-1](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00159-1)
 107. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
 108. Лянгузова И.В., Гольдвирт Д.К., Фадеева И.К. Пространственно-временная динамика загрязнения Al–Fe-гумусового подзола в зоне влияния комбината цветной металлургии // Почвоведение. 2016. № 10. С. 1261–1276. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16100105>
 109. Кашулина Г.М. Мониторинг загрязнения почв тяжелыми металлами в окрестностях медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове //

- Почвоведение. 2018. № 4. С. 493–505. <https://doi.org/10.7868/S0032180X1804010X>
110. *Ершов В.В., Лукина Н.В., Орлова М.А.* и др. Оценка динамики состава почвенных вод северотаежных лесов при снижении аэротехнического загрязнения выбросами медно-никелевого комбината // Сиб. эколог. журн. 2019. № 1. С. 119–132.
111. *Gundermann D.G., Hutchinson T.C.* Changes in soil chemistry 20 years after the closure of a nickel copper smelter near Sudbury, Ontario, Canada // *J. Geochem. Explor.* 1995. V. 52. № 1–2. P. 231–236. [https://doi.org/10.1016/0375-6742\(94\)00026-8](https://doi.org/10.1016/0375-6742(94)00026-8)
112. *Hutchinson T.C., Gunderman D.* The contamination and recovery of natural ecosystems by smelting and mining activities at Sudbury, Ontario // *Air Pollution in the Ural Mountains* / Linkov I., Wilson R. Eds. Dordrecht, 1998. P. 363–373.
113. *Kabala C., Chodak T., Szerszen L.* Influence of land use pattern on changes in copper content in soils around a copper smelter, based on a 34-year monitoring cycle // *Zemes Ukio Mokslai.* 2008. V. 15. № 3. P. 8–12.
114. *Buchauer M.J.* Contamination of soil and vegetation near a zinc smelter by zinc, cadmium, copper, and lead // *Environ. Sci. Technol.* 1973. V. 7. № 2. P. 131–135. <https://doi.org/10.1021/es60074a004>
115. *Storm G.L., Fosmire G.J., Bellis E.D.* Persistence of metals in soil and selected vertebrates in the vicinity of the Palmerton zinc smelters // *J. Environ. Quality.* 1994. V. 23. № 3. P. 508–514. <https://doi.org/10.2134/jeq1994.0047242500230003015x>
116. *McMartin I., Henderson P.J., Plouffe A., Knight R.D.* Comparison of Cu–Hg–Ni–Pb concentrations in soils adjacent to anthropogenic point sources: examples from four Canadian sites // *Geochem.: Explor. Environ. Anal.* 2002. V. 2. № 1. P. 57–73. <https://doi.org/10.1144/1467-787302-007>
117. *Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П., Корнейкова М.В.* Содержание и токсичность тяжелых металлов в почвах зоны воздействия газовоздушных выбросов комбината “Печенганикель” // *Почвоведение.* 2014. № 5. С. 625–631. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14050049>
118. *Копцик Г.Н., Недбаев Н.П., Копцик С.В., Павлюк И.Н.* Загрязнение почв лесных экосистем тяжелыми металлами под влиянием атмосферных выбросов комбината “Печенганикель” // *Почвоведение.* 1998. № 8. С. 988–995.
119. *Maskall J., Whitehead K., Thornton I.* Heavy metal migration in soils and rocks at historical smelting sites // *Environ. Geochem. Health.* 1995. V. 17. № 3. P. 127–138.
120. *Camizuli E., Scheiffler R., Garnier S.* et al. Trace metals from historical mining sites and past metallurgical activity remain bioavailable to wildlife today // *Sci. Rep.* 2018. V. 8. № 1. P. 3436. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20983-0>
121. *Baron S., Carignan J., Ploquin A.* Dispersion of heavy metals (metalloids) in soils from 800-year-old pollution (Mont-Lozère, France) // *Environ. Sci. Technol.* 2006. V. 40. № 17. P. 5319–5326. <https://doi.org/10.1021/es0606430>
122. *Eklund M., Håkansson K.* Distribution of cadmium, copper and zinc emitted from a Swedish copperworks, 1750–1900 // *J. Geochem. Explor.* 1997. V. 58. № 2–3. P. 291–299. [https://doi.org/10.1016/S0375-6742\(96\)00058-1](https://doi.org/10.1016/S0375-6742(96)00058-1)
123. *Testiati E., Parinet J., Massiani C.* et al. Trace metal and metalloid contamination levels in soils and in two native plant species of a former industrial site: Evaluation of the phytostabilization potential // *J. Hazard. Mater.* 2013. V. 248–249. P. 131–141. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2012.12.039>
124. *Kierczak J., Potysz A., Pietranik A.* et al. Environmental impact of the historical Cu smelting in the Rudawy Janowickie Mountains (south-western Poland) // *J. Geochem. Explor.* 2013. V. 124. P. 183–194. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2012.09.008>
125. *Rabinowitz M.B.* Lead isotopes in soils near five historic American lead smelters and refineries // *Sci. Total Environ.* 2005. V. 346. № 1–3. P. 138–148. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2004.11.021>
126. *Hahn J., Mann B., Bange U., Kimmel M.* Horizon-specific effects of heavy metal mobility on nitrogen binding forms in forest soils near a historic smelter (Germany) // *Geoderma.* 2019. V. 355. 113895. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.113895>
127. *Clemente R., Dickinson N.M., Lepp N.W.* Mobility of metals and metalloids in a multi-element contaminated soil 20 years after cessation of the pollution source activity // *Environ. Pollut.* 2008. V. 155. № 2. P. 254–261. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.11.024>
128. *Douay F., Pruvot C., Waterlot C.* et al. Contamination of woody habitat soils around a former lead smelter in the North of France // *Sci. Total Environ.* 2009. V. 407. № 21. P. 5564–5577. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.06.015>
129. *Gerstner K., Moreno-Mateos D., Gurevitch J.* et al. Will your paper be used in a meta-analysis? Make the reach of your research broader and longer lasting // *Methods Ecol. Evol.* 2017. V. 8. № 6. P. 777–784. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12758>
130. *Svendson M.L., Steinnes E., Blom H.A.* Vertical and horizontal distributions of Zn, Cd, Pb, Cu, and Hg in uncultivated soil in the vicinity of a zinc smelter at Odda, Norway // *Soil Sediment Contam.* 2007. V. 16. № 6. P. 585–603. <https://doi.org/10.1080/15320380701623644>
131. *Meli P., Holl K.D., Rey Benayas J.M.* et al. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery // *PLoS One.* 2017. V. 12. № 2. e0171368. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>
132. *Jones H.P., Schmitz O.J.* Rapid recovery of damaged ecosystems // *PLoS One.* 2009. V. 4. № 5. e5653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005653>
133. *Jones H.P., Jones P.C., Barbier E.B.* et al. Restoration and repair of Earth’s damaged ecosystems // *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.* 2018. V. 285. № 1873. 20172577. <https://doi.org/doi:10.1098/rspb.2017.2577>

УДК 630*228:[504.5:621.039]

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ДРЕВОСТОЕВ В ЗОНЕ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА, БЛИЖНЕЙ К ЭПИЦЕНТРУ КЫШТЫМСКОЙ АВАРИИ

© 2022 г. В. Н. Позолотина^а, В. А. Лебедев^{а, б}, Е. В. Антонова^{а, *}, А. А. Григорьев^а, Ю. В. Шалаумова^{а, с}, О. В. Тарасов^д

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

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

^сИнститут промышленной экологии УрО РАН, Россия 620990 Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, 20

^дФГУП Производственное объединение “Маяк”, Россия 456780 Озерск, просп. Ленина, 31

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

Поступила в редакцию 25.08.2021 г.

После доработки 30.08.2021 г.

Принята к публикации 31.08.2021 г.

Исследовали современное состояние древостоев в наиболее загрязненной части Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), возникшего в результате Кыштымской аварии в 1957 г. Основным загрязнителем зоны является ^{90}Sr – плотность загрязнения почв в исследованной зоне варьирует от 70 до 67450 кБк/м². На территории следа доминируют березняки разнотравные. Более 85% березовых древостоев достигли возраста 70–120 лет, а 58% сосновых насаждений – 80–110 лет. С повышением плотности загрязнения почв ^{90}Sr возраст берез в среднем снижался, что связано с возрастанием доли молодых березняков, сформировавшихся через 25–30 лет после аварии на наиболее загрязненных участках. Значимой зависимости относительной полноты насаждений и запаса древесины в выделах от уровня загрязнения почв ^{90}Sr не выявлено. Сравнение запасов древесины за период с 2003 г. по 2020 г. показало, что за 16–18-летний период параметр увеличивался быстрее на наиболее загрязненных участках, что обусловлено ростом доли молодняка на этих выделах. При оценке естественного возобновления лесов в зоне ВУРСа обнаружено, что в большинстве выделов формируется подрост, который потенциально способен обеспечить дальнейшее развитие лесных экосистем. Впервые зафиксировано появление подроста сосны на участках вблизи эпицентра аварии, где в острый период сосна погибла полностью. В этих выборках отмечена повышенная доля растений с морфологическими нарушениями. Какой-либо зависимости интенсивности отпада деревьев от уровня загрязнения почв ^{90}Sr не выявлено. Точность оценки отпада деревьев и естественного возобновления лесов затруднена из-за пожаров, которые происходят регулярно в зоне ВУРСа.

Ключевые слова: Кыштымская авария, Восточно-Уральский радиоактивный след, отдаленные последствия, пожары, лесные насаждения, *Betula pendula* Roth., *Pinus sylvestris* L., запас древесины, относительная полнота древостоев, естественное лесовозобновление

DOI: 10.31857/S0367059722010097

Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) возник 29 сентября 1957 г. в результате Кыштымской аварии на ПО “Маяк”. Общий выброс радиоактивных материалов оценивался в 7.4×10^{17} Бк (20 млн Ки), из них около 10% поднялись в атмосферу и, выпадая из облака, вызвали загрязнение территории площадью 23000 км². В 1958 г. в составе химкомбината “Маяк” была создана Опытная научно-исследовательская станция (ОНИС) для изучения воздействия радиации на природные объекты, миграции радиоактивных изотопов по пищевым цепям, разработки способов ведения сельского хозяйства на загрязненных

территориях. В результате специальных мероприятий, разработанных с участием ОНИС, к 1967 г. большая часть территории ВУРСа была возвращена в хозяйственное использование. На наиболее загрязненной территории был создан Восточно-Уральский государственный заповедник [1]. Зона ВУРСа (головная часть следа) представляет собой уникальный природный полигон для изучения функционирования природной экосистем в условиях длительного радиационного стресса. Исследования, проведенные в этой зоне, заложили основы фундаментальной радиоэкологии и были использованы для разработки практических

рекомендаций по ликвидации последствий радиационных аварий [2–4].

Растительность в зоне ВУРСа представлена в основном березовыми лесами, реже встречались сосново-березовые леса, перемежающиеся с травянистыми сообществами. Подробные геоботанические описания растительности в зоне ВУРСа опубликованы в работах [5–8]. В первый период после Кыштымской аварии в головной части следа наблюдалась массовая гибель сосны (*Pinus sylvestris* L.), а в отдельных случаях и березы (*Betula pendula* Roth.). У выживших деревьев отмечались поражения хвои и листьев, пострадали апикальные и латеральные меристемы. Спустя 8–10 лет в пораженных лесах уже доминировали процессы пострadiационного восстановления [9]. Этот этап в основном завершился к началу 1990-х годов, когда радиационная нагрузка на биоту существенно снизилась [5, 10]. Дендрохронологический анализ сосны из зоны ВУРСа показал, что в 1959–1960 гг. действие радиации на радиальный рост деревьев было сопоставимо с влиянием сильной засухи, а в некоторых случаях превышало его. Однако спустя 8 лет прирост годовых колец у деревьев в зоне ВУРСа восстановился и не отличался от контрольных экземпляров [11].

Обширные радиэкологические исследования выполняются в лесных сообществах в зоне воздействия аварий на Чернобыльской [12–15] и Фукусимской АЭС [16, 17]. Особое внимание уделяется оценке последствий пожаров в лесах Чернобыльской зоны [13, 18, 19]. Очень важны работы по сравнению последствий наиболее крупных ядерных аварий (Кыштымской, Чернобыльской, Фукусимской) в природных экосистемах, поскольку в таких исследованиях выявляются фундаментальные закономерности миграции, накопления и биологического действия радионуклидов, а также очерчивается круг факторов, модифицирующих радиационные эффекты [13, 20].

В настоящей работе мы рассматриваем некоторые результаты оценки состояния лесов в зоне Кыштымской аварии, касающиеся отдаленных последствий воздействия острой и хронической радиации на древостои. Современные данные о видовом и возрастном составе насаждений, запасах древесины, а также о перспективах естественного возобновления лесов в этой зоне отсутствуют. Исходя из собственных и литературных данных [11, 20–22], мы предположили, что спустя 64 года после аварии процессы восстановления лесных сообществ в зоне ВУРСа завершились, и существующие уровни загрязнения почв не оказывают заметного влияния на развитие насаждений. Изменчивость современных таксационных характеристик лесов в градиенте загрязнения связана с процессами их естественного развития (возрастной динамикой древостоев, сукцессией).

Определенное влияние на состояние лесов в зоне ВУРСа оказывают пожары антропогенного происхождения [1, 23].

Цели данного исследования: 1) изучить основные таксационные параметры древостоев в зоне, ближней к эпицентру Кыштымской аварии; 2) провести анализ состояния древостоев в зависимости от уровней загрязнения почв ^{90}Sr ; 3) оценить динамику развития древостоев в зоне ВУРСа, сравнить современные данные с таксационными оценками 2003 г.; 4) изучить особенности естественного возобновления лесов на радиоактивно загрязненной территории. Мы проверяли следующие гипотезы: а) темпы накопления запасов древесины в градиенте радиоактивного загрязнения не различаются; б) по мере увеличения уровня загрязнения почв в спелых и перестойных насаждениях наблюдается больший отпад деревьев; в) естественное возобновление древостоев за счет подроста не зависит от плотности загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика района исследования

ВУРС расположен в пределах Зауральского пенеблена в лесостепной зоне Южно-Зауральской провинции [24]. Его территория представляет собой равнину с абсолютными отметками 130–250 м над ур. м. Преобладает озерно-котловинная форма рельефа. На территории ВУРСа расположены озера Бердениш и Урускуль, в центральной части имеется небольшая возвышенность, северо-восточную часть занимает заболоченная пойма р. Караболки [6]. Климат лесостепной зоны умеренно континентальный, с продолжительной и холодной зимой ($T_{\text{ср}}$ января -17°C) и теплым, часто засушливым летом ($T_{\text{ср}}$ июля $+18^{\circ}\text{C}$). Среднегодовое количество осадков составляет 400–500 мм. В почвенном покрове преобладают различные подтипы серых лесных почв, реже встречаются выщелоченные черноземы [6, 7]. Лесные сообщества представлены в основном березовыми лесами, иногда с примесью осины, встречаются и смешанные сосново-березовые леса [5, 6, 8].

Территория ВУРСа представляет собой узкий сектор, ориентированный в северо-восточном направлении, протяженностью более 100 км [25, 26]. В выпадениях преобладали короткоживущие радионуклиды, а из долгоживущих наибольший вклад в загрязнение зоны вносит ^{90}Sr (период полураспада 28.8 лет). В настоящее время его интегральные запасы в почвах ВУРСа составляют около 570×10^{12} Бк [27]. Этот радионуклид, являясь аналогом кальция, активно накапливается живыми организмами, что создает длительную опасность для экосистем [28]. В 1967 г. территория ВУРСа была загрязнена повторно в результате пе-

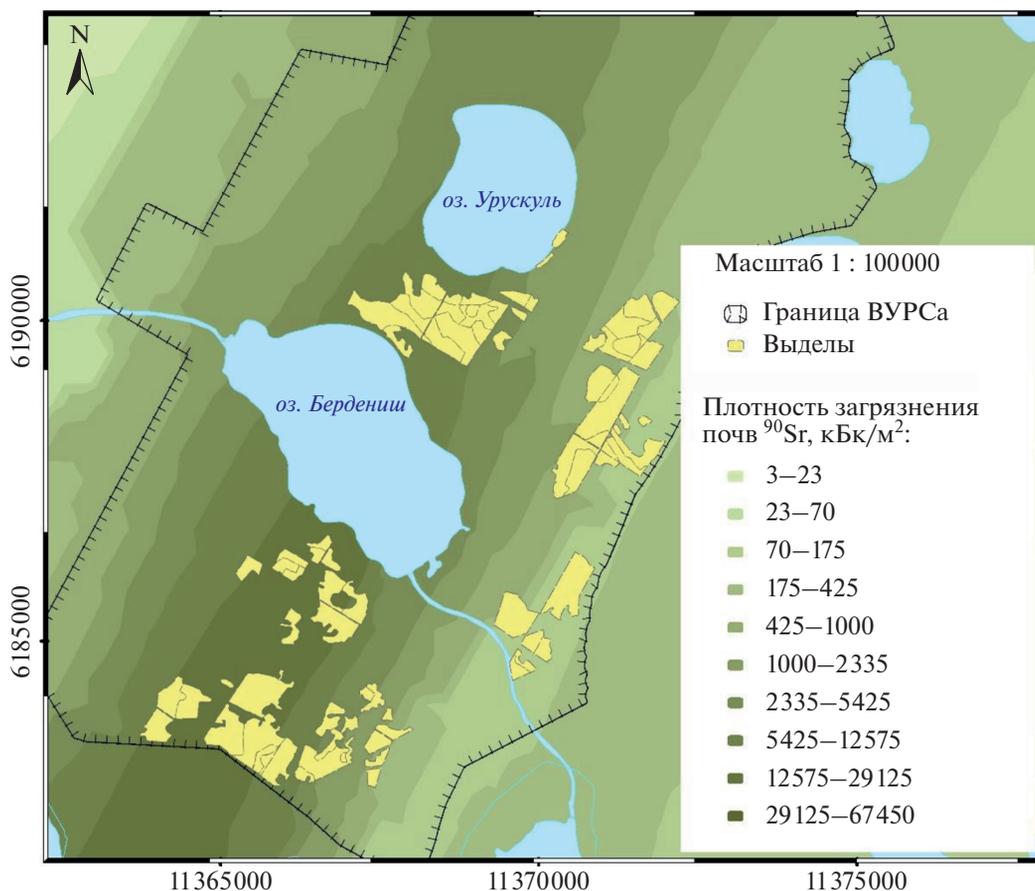


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных выделов в пространстве головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа. Карта плотности загрязнения ^{90}Sr ($\text{кБк}/\text{м}^2$) цитируется по [27] с модификациями. Здесь и на рис. 5 использована система координат Pulkovo 1995 GK Zone 11.

реноса ила и песка с берегов обмелевшего оз. Карачай, служившего ПО “Маяк” в качестве открытого хранилища радиоактивных отходов. Основным загрязнителем был ^{137}Cs , но его поступление в окружающую среду было значительно меньше (около 2.2×10^{13} Бк), чем ^{90}Sr [29]. Подробная характеристика радиоактивного загрязнения территории ВУРСа представлена в работах [1, 4, 7, 25, 27].

Мы оценивали уровень воздействия радиации на отдельных участках по плотности загрязнения почв ^{90}Sr . Наиболее загрязнена центральная ось следа – на расстоянии от 5 до 36 км от эпицентра аварии, плотность загрязнения почв ^{90}Sr уменьшается с расстоянием от 67450 до 70 $\text{кБк}/\text{м}^2$. Изменение этого параметра как вдоль центральной оси, так и в направлении от оси к перифериям следа снижается, подчиняясь степенной зависимости [7, 27, 30]. Фоновый уровень загрязнения почв Уральского региона ^{90}Sr равен 1–3 $\text{кБк}/\text{м}^2$ [31].

Исследование проводили в 2019–2021 гг. в ближней к эпицентру аварии части ВУРСа, на

расстоянии 6–16 км от промплощадки (рис. 1). Изучены 84 выдела в пределах 23 кварталов вдоль центральной оси и на перифериях следа, а также 2 выдела на соседних территориях (18.5 км к югу и 25.7 км к юго-западу от эпицентра аварии) с фоновым уровнем загрязнения и сходными ландшафтно-геохимическими условиями.

Уровни загрязнения почв ^{90}Sr , ранее использованные для интерполяции значений плотности загрязнения методом ординарного кригинга и количественной оценки неопределенностей интегральных запасов этого радионуклида в почвах ВУРСа методом Монте-Карло [27], были нормированы на 2021 г. с учетом периода полураспада ^{90}Sr и привязаны к исследованным выделам с помощью геоинформационной системы ArcGIS 10.8.1 [32] (см. рис. 1). Поскольку градиент загрязнения уменьшается с расстоянием от места аварии согласно степенной зависимости, данные по плотности загрязнения почв были преобразованы в натуральные логарифмы (табл. 1).

Таблица 1. Таксационные характеристики древостоев в зоне ВУРСа и на сопредельных фоновых территориях

Интервалы плотности загрязнения, ln	Состав древостоя (число выделов с таким составом)	Береза			Сосна			Относительная полнота	Запасы, м ³ /га
		возраст, лет	диаметр, см	высота, м	возраст, лет	диаметр, см	высота, м		
0–1.1 – фоновые	8С2Б (2)	60	23	20	85	27	22	0.7	235.0
4.6–4.78	10Б, 10Б + Б (8)	101	30	25				0.7	219.9
	7Б3Б (1)	105	28	24				0.8	246.0
	8Б2Б (1)	80	34	24				0.4	123.0
	10Б, 10Б + Б, 10Б + Б + Ос, 10Б + Ос (12)	108	29	25				0.7	204.3
5.02–5.97	7Б3Б (1)	85	31	24				0.5	154.0
	10Б, 10Б + Б, 10Б + Ос (8)	86	26	24				0.8	239.8
	10С – К (1)	–	–	–	65	25	22	0.6	165.0
6.07–6.97	7Б3Б + Б (1)	110	28	24				0.4	117.0
	10Б, 10Б + Б, 10Б + Ос (5)	80	24	24				0.7	218.2
	10Б + С (1)	110	26	16				0.4	73.0
	4Б2Ос2С2Б (1)	30	16	16	40	12	12	0.6	86.0
7.28–7.95	5Б3С2Ос (1)	80	29	23	100	39	25	0.6	182.0
	7Б3Ос + С (1)	100	30	22				1.0	276.0
	7С3Б (1)	70	18	24	85	28	25	0.7	230.0
	8С2Б (1)	30	16	12	30	16	12	0.6	70.0
	9Б1С (1)	70	24	23				0.5	154.0
	10Б, 10Б + Б, 10Б + Ос, 10Б + Б + Ос (16)	89	26	24				0.8	223.4
	10Б + Ос + С (1)	80	24	24				0.9	277.0
	7С3Б (1)	100	28	24	85	36	25	0.8	262.0
	7С3Б + Ос (1)	30	16	12	30	16	12	0.6	70.0
	8С2Б (1)	100	28	24	85	34	24	0.7	214.0
8.19–8.99	9Б1Ос (1)	80	28	24				0.9	260.0
	10Б, 10Б + Б, 10Б + Ос (13)	70	23	22				0.6	168.5
	10Б + С (1)	40	20	18	30	15	10	0.3	73.0
	5Б5Б (1)	85	28	24				0.7	216.0
	5С5Б (1)	85	32	24	85	32	24	0.8	245.0
	7Б3Б (1)	90	27	24				0.9	277.0
	8Б2Ос (1)	80	24	23				0.8	234.0
	9Б1Ос + Б (1)	85	24	20				0.9	201.0

Примечание: Б – береза, С – сосна, Ос – осина, К – культуры.

Методы оценки таксационных показателей

В зоне ВУРСа и на сопредельных фоновых территориях была проведена выборочная наземная глазомерно-измерительная таксация лесных насаждений с учетом плотности загрязнения почв ⁹⁰Sr [33]. Основные характеристики древостоев описывали на круговых реласкопических площадках в пределах изучаемых выделов. Коли-

чество круговых площадок (от 2 до 5) устанавливали в зависимости от площади выдела, однородности древостоя и его относительной полноты. На каждой площадке определяли относительную полноту с помощью полнотомера [34], замеряли диаметр на уровне груди и высоту 5–10 модельных деревьев каждого лесообразующего вида с помощью мерной вилки и лазерного высотомера

Nikon Forestry Pro. Описывали состав древостоя, наличие подроста, следы пожара, а также отпада древесных стволов.

Средний возраст определяли с учетом высоты деревьев и региональных таблиц хода роста [35]. Оценку запаса древесины производили с учетом стандартных таблиц нормальных насаждений для лесостепной зоны Челябинской области для сосны, березы и осины (*Populus tremula* L.) [36]. Мы использовали следующие группы возраста для сосны: молодняк — до 20 лет, жердняк — от 21 до 40 лет, средневозрастные — от 41 до 60 лет, припевающие — от 61 до 100 лет, спелые — от 101 до 140 лет, перестойные — старше 141 лет. Группы возраста для березы были следующие: молодняк — до 20 лет, средневозрастные — от 21 до 70 лет, припевающие — от 71 до 80 лет, спелые — от 81 до 90 лет, перестойные — старше 91 года. Для несмешанных разновозрастных насаждений средне-взвешенный возраст определяли пропорционально участию отдельных групп деревьев, входящих в состав насаждения [37].

При описании подроста особое внимание обращали на возобновление основных лесобразующих видов — березы и сосны. У подроста отмечали морфологические изменения. Распространение относительно недавних (за последние 10 лет) низовых пожаров оценивали по наличию опалин на комлевых частях древостоя. Степень отпада деревьев описывали визуально по количеству лежащих на земле стволов в пределах прямой видимости с пункта таксации (вне зависимости от относительной полноты).

Запас древесины на 1 га, как наиболее удобный интегральный показатель, имеющий к тому же прямую практическую значимость, был выбран в качестве ключевого для оценки состояния древостоев в зоне ВУРСа: он не только интегрирует в себе физические показатели стволов, но и в нашей выборке лесов значимо связан с относительной полнотой древостоя ($R^2 = 0.783$; $p = 0.00001$).

Основные полученные характеристики сравнивали с таксационными описаниями выделов, выполненными по первому разряду лесоустройства в 2003 г. Нижегородской экспедицией по договору с ПО «Маяк» [38]. Сравнение возраста и полноты насаждений, запасов древесины позволило оценить изменения, произошедшие в лесах ВУРСа за последние 16–18 лет. В этот период радиационная обстановка в зоне стабилизировалась, мощности доз внешнего гамма-облучения снизились более чем в 3000 раз по сравнению с дозой нагрузкой в первый период после аварии [26, 39].

Проверку статистических гипотез проводили с помощью корреляционного и регрессионного анализов в программе STATISTICA v.10 [40].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В головной части ВУРСа среди лесных сообществ преобладают березняки разнотравные (разнотравно-злаковые, костяничниковые, кустарниковые, папоротниковые) — на их долю приходится примерно 95% всех лесов на обследованной территории. Реже встречаются смешанные сосново-березовые насаждения (костяничниковые, кустарниковые и папоротниковые). В единичных случаях отмечены чистые сосновые древостои, искусственно созданные после аварии.

Возраст древостоев

В березовых насаждениях (изучены 84 выдела) в зоне ВУРСа березняки младше 20 лет отсутствовали, средневозрастные и припевающие встречались около 21 и 12% соответственно, преобладали (более 46%) перестойные древостои. Современный доминирующий возраст берез, установленный нами (91–130 лет), согласуется с лесотаксационным описанием 2003 г., когда он был равен 81–90 лет [38]. Как в чистых, так и в смешанных сосновых насаждениях ВУРСа (10 выделов) преобладали припевающие древостои (60%) и жердняки (40%). Таким образом, на исследованных выделах ВУРСа доминируют древостои, пережившие Кыштымскую аварию 1957 г. На фоновых территориях отмечены 85-летние сосны.

Нами показано, что в градиенте загрязнения средний возраст березы снижается ($R^2 = 0.202$; $p = 0.00002$) (рис. 2). Это согласуется с данными предыдущего лесоустройства (2003 г.) и может быть связано с большим отпадом старых деревьев на наиболее загрязненных участках и интенсивным ростом молодняка. В пользу данного предположения свидетельствует и более высокая изменчивость возрастов в выделах наиболее загрязненной зоны, где диапазон изменчивости составил 30–110 лет, в то время как на слабо загрязненных площадках 80–120 лет. Для сосны в составе древостоев подобной закономерности не обнаружено — возраст деревьев в градиенте загрязнения не менялся ($R^2 = 0.094$; $p = 0.33$). Детальная характеристика древостоев в градиенте загрязнения ВУРСа приведена в табл. 1.

Запасы древесины

Зависимости изменений запасов древесины лесобразующих видов от плотности загрязнения почв ^{90}Sr не обнаружено ($R^2 = 0.012$; $p = 0.31$). Снижения запасов древесины в результате низовых пожаров, следы которых наблюдались в некоторых выделах, также не отмечено ($R^2 = 0.020$; $p = 0.58$). Мы сравнили запасы древесины в одних и тех же выделах с интервалом 16–18 лет в градиенте загрязнения почв и обнаружили, что раз-

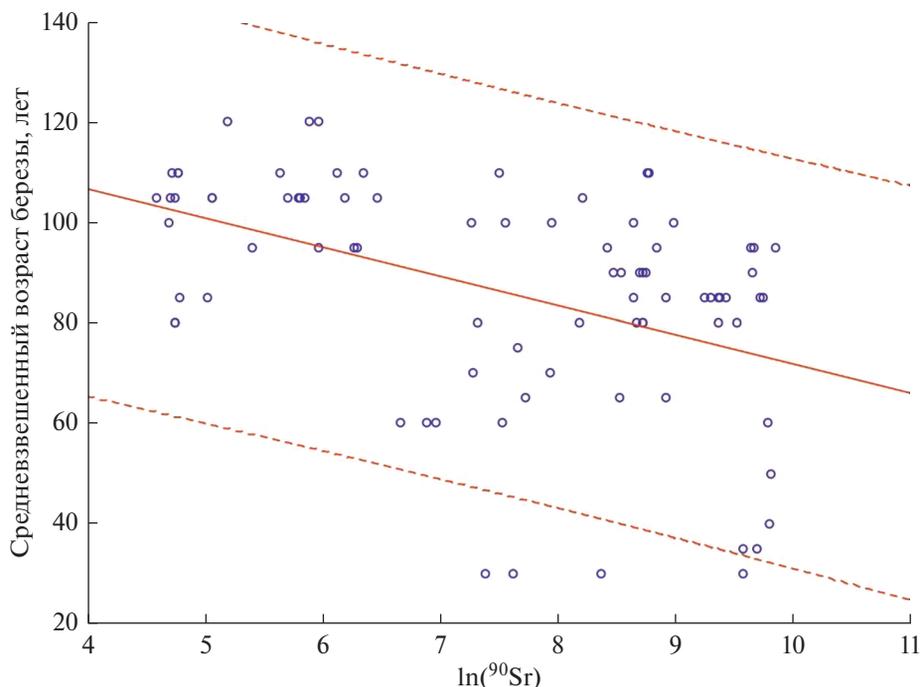


Рис. 2. Связь возраста березы в древостоях с плотностью загрязнения почв ^{90}Sr . Здесь и на рис. 3, 4 пунктирными линиями показаны 95%-ные доверительные интервалы.

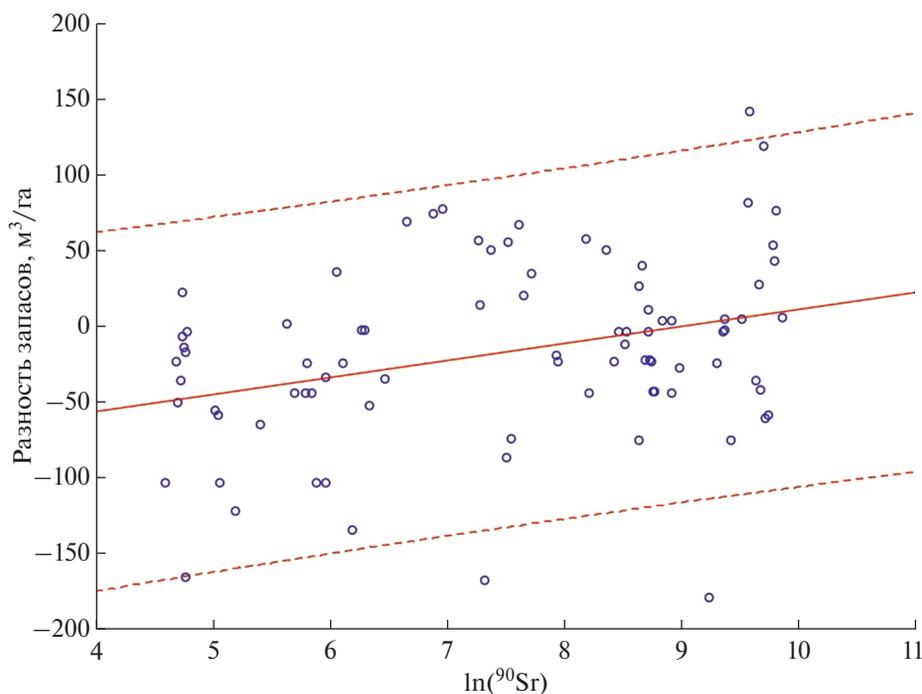


Рис. 3. Разность запасов древесины, зарегистрированных в 2020 и 2003 гг., в зависимости от плотности загрязнения почв ^{90}Sr .

ность запасов древесины, зарегистрированных в 2020 и 2003 гг., значимо ($R^2 = 0.103$; $p = 0.0028$) повышалась с ростом плотности загрязнения почв (рис. 3).

Сравнение современных запасов древесины на каждом выделе с данными 2003 г. (рис. 4) показало, что максимальный прирост запасов отмечен в самом молодом возрастном классе березы, до 70—

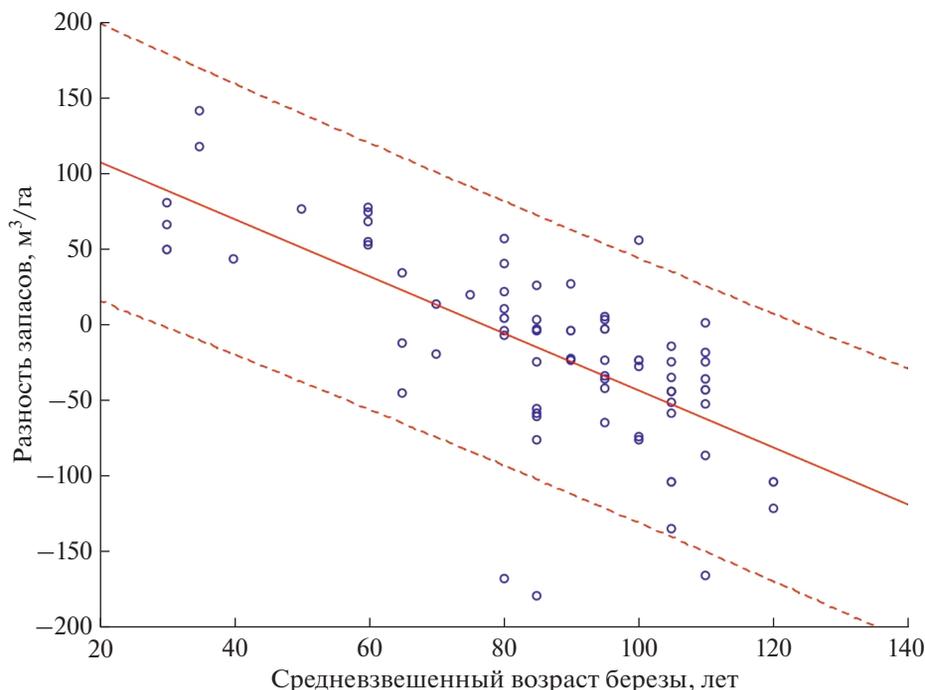


Рис. 4. Сравнение разности запасов древесины, зарегистрированных в 2020 и 2003 гг., в разных возрастных группах березовых древостоев.

75-летнего возраста наблюдается его снижение, а после 80–85 лет разность прироста запасов становится отрицательной. В целом зависимость хорошо описывается уравнением линейной регрессии ($y = 145.69 - 1.89x$; $R^2 = 0.49$; $p = 0.00001$). Аналогичные закономерности были получены и по относительной полноте древостоев, с той лишь разницей, что отрицательные значения прироста полноты обнаруживаются раньше — начиная с 55–65-летнего возраста. За период с 2003 г. по 2020 г. произошло увеличение средней высоты в молодняках и средневозрастных древостоях и уменьшение относительной полноты в спелых и перестойных древостоях (см. табл. 1).

Отпад деревьев

Линейной связи интенсивности отпада деревьев от плотности загрязнения почв ^{90}Sr не установлено ($R = 0.216$; $p = 0.68$). На появление отпада в древостоях влияют низовые пожары, следы которых видны на стволах деревьев. В общей выборке без разделения деревьев по возрасту и участков по степени загрязнения почв ^{90}Sr мы сравнили частоты выделов с выраженным отпадом березы и частоты выделов со следами низовых пожаров и выявили взаимосвязь ($\chi^2 = 8.25$; $p = 0.004$) между этими событиями. Отпад деревьев встречался на выделах независимо от пожара, однако выделов без отпада было больше при наличии пожара, возмож-

но, упавшие деревья сгорали во время низовых пожаров.

Частоты выделов со следами пожаров и отпадом деревьев нормированы к числу обследованных выделов в пределах каждой плотности загрязнения почв ^{90}Sr (%). Анализ данных показал, что в градиенте загрязнения линейная связь между частотой этих событий незначима ($R^2 = 0.002$; $p = 0.93$). Встречаются выделы, где пожары не зафиксированы, а отпад деревьев значительный. Такие площадки расположены в основном в отдалении от границ загрязненной зоны. Пожары, как правило, распространялись на зону ВУРСа с селитебных территорий.

Состояние подроста

Для прогнозирования дальнейшего развития насаждений мы оценили наличие возобновления лесообразующих видов. Зависимости встречаемости подроста сосны ($R^2 = 0.0002$; $p = 0.96$) и березы ($R^2 = 0.043$, $p = 0.22$) от уровня загрязнения почв ^{90}Sr не выявлено. На большинстве площадок преобладает подрост сосны одного или двух возрастов. Из общего числа выделов (84), обследованных в головной части ВУРСа, подрост сосны обнаружен в 23, из которых только в 8 сосна имеется в составе древостоя. Всего сосна встречается как основной (более 10%) или дополнительный

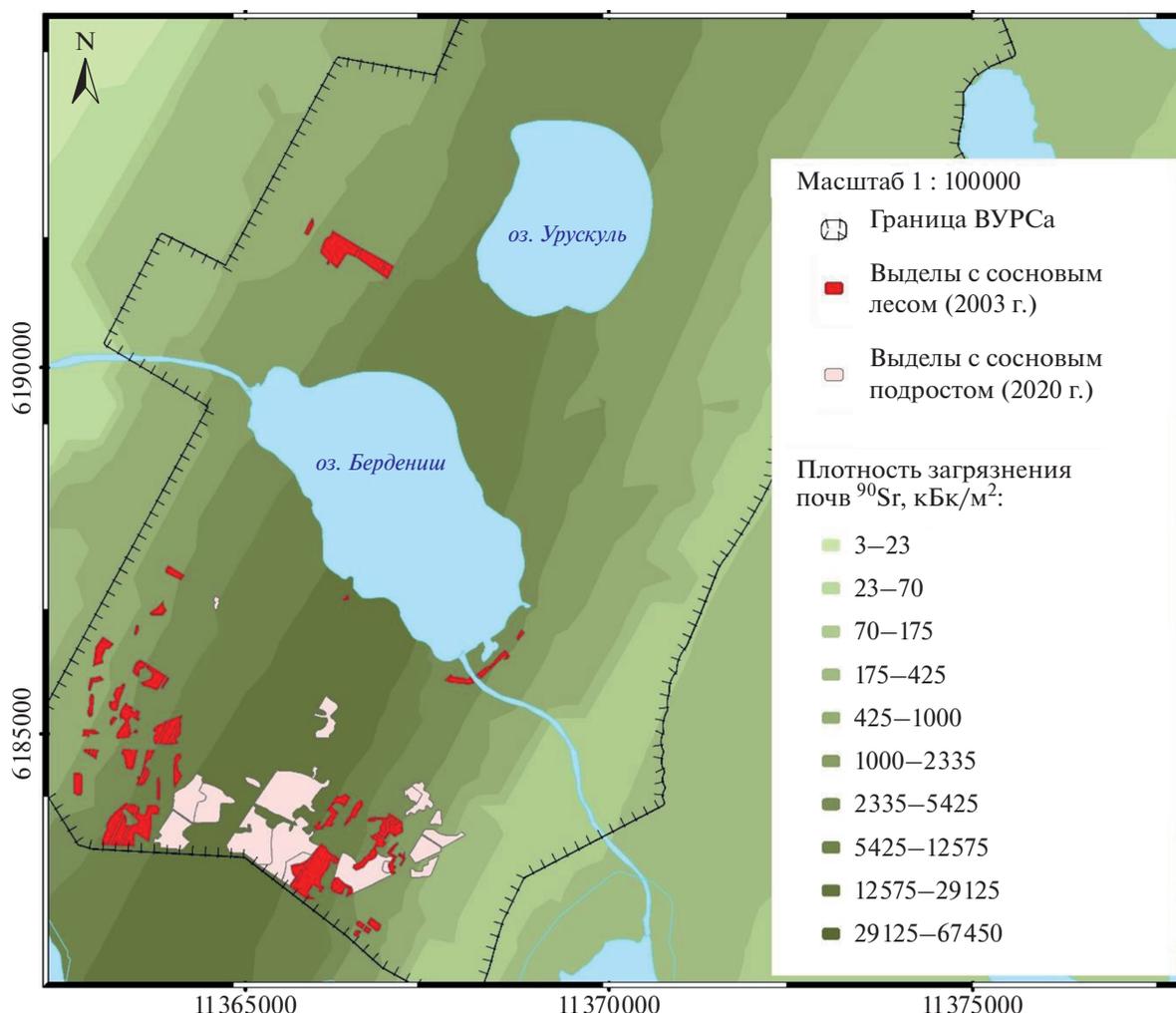


Рис. 5. Встречаемость сосновых лесов и подроста сосны на территории головной части ВУРСа в 2003 и 2020 гг.

(менее 5%) элемент леса в 13 выделах из общего числа обследованных.

Вопрос об экспансии сосны в наиболее загрязненную, ближнюю к эпицентру аварии зону представляет значительный интерес, поскольку известно, что в первые годы после аварии сосна здесь полностью погибла. На карте-схеме (рис. 5) показана область, в которой в 2003 г. подрост сосны еще не встречался. В 2020 г. в некоторых березняках этой части ВУРСа обнаружен обильный подрост сосны возрастом около 5 и 20 лет. В некоторых выделах вблизи периферии ВУРСа (см. рис. 5) в 2003 г. уже присутствовали сосны 20–35-летнего возраста; следовательно, эти деревья появились в загрязненной зоне через 10–25 лет после аварии.

По данным 2020 г. среди молодых деревьев сосны на наиболее загрязненном участке отмечено значительное количество экземпляров с нарушениями роста и развития (рис. 6). Дефолиация и дехромация деревьев достигали 40%, зарегистрированы также усыхание побегов, многовершин-

ность, искривленность стволов и морфозы хвои не менее чем у 30% деревьев данной выборки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Подробные геоботанические описания лесных и травянистых сообществ на территории ВУРСа после Кыштымской аварии приведены в работах [5–8]. В них отмечено доминирование березовых лесов (91.7%), на долю сосновых и сосново-березовых насаждений приходится около 8% от общей территории, занятой лесами. После аварии пострадавшие лесные фитоценозы восстановились на тех же местообитаниях, что и прежде, а на заброшенных пашнях и на местах снесенных деревьев сформировались вторичные травянистые сообщества [5, 7]. Анализ таксономического разнообразия травянистых сообщества показал, что в настоящее время видовое богатство на этой территории зависит не столько от уровня радиоактивного загрязнения почв, сколько от разнообразия



Рис. 6. Аномалии в развитии подростка сосны обыкновенной из зоны ВУРСа: а – искривленность побегов, б – усыхание побегов, в – усыхание побегов и многовершинность (фото к.б.н. Н.С. Шималиной, ИЭРиЖ УрО РАН).

типов сообществ на рассматриваемых участках, а также от характера и интенсивности хозяйственной деятельности в период до аварии [8, 41].

В первый период после аварии воздействие радиации на биоту оценивали с помощью поглощенных доз, поскольку короткоживущие радионуклиды быстро распались и генерировали мощное излучение. Отмечена разница в продолжительности острого периода после аварий на Урале и в Чернобыле [28]. В последнем случае острый период пришелся на весну и длился около месяца [42, 43]. На Урале авария произошла осенью в период физиологического покоя, когда вся метаболическая активность растений была снижена, включая восстановительные процессы. Значимыми оказались дозы, накопленные за весь острый период, который длился с осени до весны следующего года [28]. В острый период вблизи места взрыва максимальные дозы, поглощенные почками сосны, составили 100–800 Гр, а почками березы – 20–200 Гр [28]. При таких дозовых нагрузках произошла полная гибель сосны, полужетальная доза (LD_{50}) для которой равна 10–13 Гр, и значительной части березы ($LD_{50} = 30–40$ Гр) [28,

44, 45]. С увеличением расстояния от места аварии вдоль центральной оси, а также от оси к перифериям следа дозы уменьшались, и многие деревья сохранились [28].

Вслед за острой стадией наступил период пролонгированного хронического облучения, когда дозы облучения резко снизились, однако их поражающее действие было еще велико. Произошло постепенное очищение крон, большая часть радионуклидов поступила в лесную подстилку, а затем в почву. Корневой путь поступления радионуклидов из почвы в растения стал основным. Продолжительность данного периода составляет 5–6 лет [20]. В этот период на примере сосны обыкновенной показан минимальный прирост годичных слоев с постепенным восстановлением метаболической активности деревьев [11]. Далее наступил период хронического квазиравновесного состояния, который продолжается до сих пор.

В настоящее время значительная часть березняков в зоне ВУРСа уже подошла к биологическому пределу продолжительности жизни. Значимой зависимости относительной полноты насаждений и запаса древесины от уровня загрязнения почв

^{90}Sr не выявлено. Наша гипотеза о том, что спустя 64 года после аварии запас древесины в градиенте загрязнения не будет изменяться, подтвердилась. Из ранних работ [9, 43, 46, 47] в зонах Кыштымской и Чернобыльской аварий известно, что повреждение камбия в деревьях уменьшает прирост стволов и делает их более ломкими. Угнетающий эффект радиации у ослабленных деревьев может усиливаться насекомыми-вредителями, паразитами и дереворазрушающими грибами [46–49]. Но большинство повреждающих факторов в отдаленный период утрачивает свое влияние: спустя 7–8 лет после Кыштымской аварии физиологические процессы у деревьев восстановились [9, 11].

Сравнивая запасы древесины, зарегистрированные в 2003 и 2020 гг., мы установили, что за 16–18-летний период данный показатель увеличивался быстрее на наиболее загрязненных участках. Вероятно, это связано с большей долей молодняков, сформировавшихся на загрязненных участках через 25–30 лет после аварии. Сравнение разности запасов древесины, зарегистрированной в 2020 и 2003 гг., для разных возрастных групп показало, что максимальный прирост запасов был в молодом возрастном классе (30–36 лет), достигал нуля к 70–75-летнему возрасту, после которого запасы древесины в насаждениях уменьшались. Это соответствует стандартной закономерности возрастного развития березы [50].

Зависимости интенсивности отпада деревьев от уровня загрязнения почв ^{90}Sr нами не обнаружено. Отметим, что пожары, которые в зоне ВУРСа происходят регулярно, вносят коррективы в процессы отпада [23]: большая их часть приходится на апрель–май. Так, наиболее крупный низовой пожар на изученной территории произошел в 2008 г. – была пройдена обширная территория с плотностью загрязнения почв ^{90}Sr от 19 до 37000 кБк/м² [23]. В целом пожары влияют на относительно небольшую территорию по ветру от зоны горения, но в дни пожаров отмечалось повышение параметров радиационной обстановки в 2–8 раз в контрольных точках, расположенных на расстоянии до 10–15 км от очага пожара. Через несколько дней после пожара все показатели снижались до обычного уровня. Лесные пожары в Чернобыльской зоне, включая верховые пожары 2015 г., также не привели к какому-либо значительному перераспределению радиоактивности даже в локальном масштабе [18, 51].

Оценка естественного возобновления лесов в зоне ВУРСа показала, что в большинстве выделов формируется подрост, который потенциально способен обеспечить дальнейшее развитие лесных экосистем, но определенной связи наличия подроста сосны и березы в насаждениях с уровнем радиоактивного загрязнения не выявлено (количество подроста в данной работе не оцени-

вали). Отмечено, что на большинстве площадок преобладает подрост сосны одного или двух отдельных возрастов, что согласуется с “пирогенной” природой периодического возобновления хвойных видов при низовых пожарах [52]. Влияние пожаров на лесовозобновление проявляется по-разному: с одной стороны, пожары уничтожают подрост древесных видов, с другой – на выделах в ходе пожаров выгорают лесная подстилка и травянистый покров, что обеспечивает массовое укоренение очередной генерации деревьев [52].

Впервые в 2020 г. описана экспансия сосны в березняки на ближние к эпицентру аварии участки, где в 1958 г. сосна погибла полностью. В таксационном описании 2003 г. не зафиксировано подроста сосны в этих выделах. В 2020 г. мы отметили в данных выборках повышенную долю растений с признаками угнетения (дефолиация и декромация хвои), а также с повышенной (не менее 30%) частотой морфозов (многовершинность, искривление стволов, укороченные междоузлия, изменение формы хвои). Известно, что снятие апикального доминирования из-за повреждения верхушечной почки у молодых сосен встречается во всех насаждениях, но частота встречаемости многовершинности в контроле обычно не превышает 5% [53].

Многочисленные и разнообразные морфологические нарушения были описаны у молодых сосен в первый период после Чернобыльской аварии [43]. В лесах вблизи аварийной АЭС Фукусима также обнаружено повышение доли многовершинных молодых деревьев японской красной сосны [54] и пихты [16], при этом у зрелых деревьев морфозов не отмечено. Авторы считают, что эти нарушения – временное явление, которое проявляется только в первый период после аварии. Однако данные работы [55] свидетельствуют о том, что не только у непосредственно облученных сосен в Чернобыльской зоне, но и у их потомков F_2 -генерации, выращенных в “чистых” условиях, доля саженцев с разнообразными морфозами была значительно выше, чем в контроле. Необходимы дополнительные исследования для выяснения механизмов формирования морфологических аномалий у молодых сосен на территории ВУРСа.

Нами показано, что развитие древостоев в зоне ВУРСа соответствует стандартным закономерностям, характерным для данного региона, в зависимости от состава и периода жизненного цикла основных лесобразующих видов [36, 50, 56]. Дальнейшие сукцессионные процессы в лесах ВУРСа могут пойти по разным сценариям – как без смены лесобразующих видов, так и по пути частичной замены лиственных видов сосной. С одной стороны, в разнотравных лесах всходам сосны сложно конкурировать с травами, а береза

и осина способны намного быстрее занимать освобожденные площади [57]. С другой стороны, массовый отпад деревьев по возрасту в спелых и перестойных березняках, преобладающих в зоне ВУРСа, может способствовать естественному изреживанию насаждений, что позволит более успешно выживать подросту сосны [58].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в исследованной нами наиболее загрязненной части Восточно-Уральского радиоактивного следа преобладают березовые насаждения. Более 85% изученных березняков на 2020 г. имели возраст 70–120 лет, около 58% из немногочисленных сосновых насаждений достигли возраста 80–110 лет. В градиенте загрязнения возраст берез в среднем снижался, что связано с возрастанием доли молодых березняков, сформировавшихся через 25–30 лет после аварии на наиболее загрязненных участках.

Не выявлено значимой зависимости запасов древесины от уровня загрязнения почв ^{90}Sr . Однако сравнение запасов древесины, установленных на одних и тех же выделах в 2020 и 2003 гг. показало, что за этот период данный показатель увеличивался быстрее на наиболее загрязненных участках: прирост обеспечивали молодые березовые древостои. Анализ разности запасов древесины, зарегистрированных с интервалом 16–18 лет, для разных возрастных групп показал, что максимальный прирост запасов был отмечен в самом молодом (30–36 лет) классе, а после 70–75-летнего возраста запас древесины снижался.

Определенной зависимости интенсивности отпада деревьев от уровня загрязнения почв ^{90}Sr не обнаружено. На процесс отпада оказывают влияние пожары, регулярно возникающие в зоне ВУРСа.

Оценка естественного возобновления лесов в зоне ВУРСа показала, что в большинстве выделов формируется подрост основных лесообразующих видов, которые потенциально способны обеспечить дальнейшее развитие древостоев. Впервые в 2020 г. обнаружен подрост сосны в березняках на ближних к эпицентру аварии участках, где в 1958 г. сосна погибла полностью. В этой выборке обнаружена повышенная доля молодых деревьев с признаками угнетения и морфозами.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-05-00469) и частично в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас Восточно-Уральского и Карачаевского радиоактивных следов, включая прогноз до 2047 года / Под ред. Израэля Ю.А. М.: ИГКЭ Росгидромета и РАН, Фонд “Инфосфера” – НИА-Природа, 2013. 140 с.
2. *Алексахин Р.М., Нарышкин М.А.* Миграция радионуклидов в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1977. 144 с.
3. *Пристер Б.С.* Проблемы сельскохозяйственной радиоэкологии и радиобиологии при загрязнении окружающей среды молодой смесью продуктов ядерного деления. Чернобыль: Институт проблем безопасности АЭС, 2008. 320 с.
4. Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. Соколова В.Е., Кривоуцко Д.А. М.: Наука, 1993. 336 с.
5. *Смирнов Е.Г.* Природные условия и растительность Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 79–84.
6. *Мартюшов В.З., Смирнов Е.Г., Тарасов О.В.* и др. Экологический мониторинг в Восточно-Уральском заповеднике // Координация мониторинга в ООПТ Урала. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. С. 96–110.
7. *Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н.* и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. Екатеринбург: Гошицкий, 2008. 204 с.
8. *Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Mikhaylovskaya L.N.* et al. The Current State of Terrestrial Ecosystems in the Eastern Ural Radioactive Trace // Radionuclides: Sources, Properties and Hazards / Ed. Gerada J.G. New York: Nova Science, 2012. P. 1–22.
9. *Тихомиров Ф.А., Карабань Р.Т.* Лучевое поражение леса в условиях радиоактивного загрязнения // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 85–95.
10. *Толстиков В.С., Кузнецов В.Н.* Ядерное наследие на Урале: исторические оценки и документы. Атомные города Урала. Екатеринбург: Банк культурной информации, 2017. 400 с.
11. *Kukarskih V.V., Modorov M.V., Devi N.M.* et al. Radial growth of *Pinus sylvestris* in the East Ural Radioactive Trace (EURT): Climate and ionizing radiation // Sci. Total Environ. 2021. V. 781. P. 146827.
12. *Labunska I., Levchuk S., Kashparov V.* et al. Current radiological situation in areas of Ukraine contaminated by the Chernobyl accident: Part 2. Strontium-90 transfer to culinary grains and forest woods from soils of Ivankiv district // Environment International. 2021. V. 146. P. 106282.
13. *Yoschenko V., Ohkubo T., Kashparov V.* Radioactive contaminated forests in Fukushima and Chernobyl // J. of Forest Research. 2018. V. 23. № 1. P. 3–14.
14. *Kashparov V., Yoschenko V., Levchuk S.* et al. Radionuclide migration in the experimental polygon of the Red Forest waste site in the Chernobyl zone. Part 1: Characterization of the waste trench, fuel particle transfor-

- mation processes in soils, biogenic fluxes and effects on biota // *Applied Geochemistry*. 2012. V. 27. № 7. P. 1348–1358.
15. *Holiaka D., Yoschenko V., Levchuk S., Kashparov V.* Distributions of ^{137}Cs and ^{90}Sr activity concentrations in trunk of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Chernobyl zone // *J. Environ. Radioact.* 2020. V. 222. P. 106319.
 16. *Watanabe Y., Ichikawa S.E., Kubota M.* et al. Morphological defects in native Japanese fir trees around the Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant // *Scientific Reports*. 2015. V. 5. № 1. P. 13232.
 17. *Kato H., Onda Y., Hisadome K.* et al. Temporal changes in radionuclide deposition in various forest stands following the Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant accident // *J. Environ. Radioact.* 2017. V. 166. P. 449–457.
 18. *Кашипаров В.А., Журба М.А., Зубцев С.В.* и др. Оценка ожидаемых доз облучения пожаротушения в Чернобыльской зоне отчуждения в апреле 2015 г. // *Ядерная физика и атомная энергия*. 2015. Т. 16. № 4. С. 399–407.
 19. *Newman-Thacker F., Turnbull L.* Investigating the drivers of the unprecedented Chernobyl Power Plant Wildfire in April 2020 and its effects on ^{137}Cs dispersal // *Natural Hazards*. 2021. V. 109. P. 1877–1897.
 20. *Tikhomirov F.A., Shcheglov A.I.* Main investigation results on the forest radioecology in the Kyshtym and Chernobyl accident zones // *Sci. Total Environ.* 1994. V. 157. P. 45–57.
 21. *Alexakhin R.M., Karaban R.T., Prister B.S.* et al. The effects of acute irradiation on a forest biogeocenosis; experimental data, model and practical applications for accidental cases // *Sci. Total Environ.* 1994. V. 157. № 1–3. P. 357–369.
 22. *Йощенко В.И., Бондарь Ю.О.* Дозовая зависимость частоты морфологических изменений у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Чернобыльской зоне отчуждения // *Радиационная биология. Радиэкология*. 2009. Т. 49. № 1. С. 117–126.
 23. *Тарасов О.В., Бакуров А.С., Крылова Е.И.* Природные пожары на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа: влияние на радиационную обстановку в зоне наблюдения ПО “Маяк” // VI съезд по радиационным исследованиям (радиобиология, радиэкология, радиационная безопасность). М., 2010. Т. 2. С. 71.
 24. *Чибилев А.А., Чибилев А.А.* Природное районирование Урала с учетом широтной зональности, высотной поясности и вертикальной дифференциации ландшафтов // *Изв. Самарского научного центра РАН*. 2012. Т. 14. № 1–6. С. 1660–1665.
 25. Итоги изучения и опыт ликвидации последствий аварийного загрязнения территории продуктами деления урана / Под ред. Бурназяна А.И. М.: Энергоатомиздат, 1990. 144 с.
 26. *Никипелов Б.В., Романов Г.Н., Булдаков Л.Н.* и др. Об аварии на Южном Урале 29 сентября 1957 г. // *Информ. бюл. Межвед. совета по информации и связям с общественностью в области атомной энергии*. 1990. С. 39–48.
 27. *Molchanova I.V., Mikhailovskaya L.N., Antonov K.L.* et al. Current assessment of integrated content of long-lived radionuclides in soils of the head part of the East Ural Radioactive Trace // *J. Environ. Radioact.* 2014. V. 138. № 6. P. 238–248.
 28. *Тихомиров Ф.А., Романов Г.Н.* Дозы облучения организмов в условиях радиоактивного загрязнения леса // *Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале* / Под ред. Соколова В.Е., Криволицкого Д.А. М.: Наука, 1993. С. 13–20.
 29. *Romanov G.N., Nikipelov B.V., Drozhko E.G.* The Kyshtym accident: causes, scale and radiation characteristics // *Seminar on comparative assessment of the environmental impact of radionuclides released during three major nuclear accidents: Kyshtym, Windscale, Chernobyl*. Luxemburg: Commission of the European Communities, 1990. P. 25–40.
 30. *Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н.* и др. Радиоэкологическое исследование почвенного покрова Восточно-Уральского государственного заповедника и сопредельных территорий // *Радиационная биология. Радиэкология*. 2011. Т. 51. № 4. С. 476–482.
 31. *Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N.* Spatial distribution of ^{90}Sr from different sources in soils of the Ural region, Russia // *Strontium Contamination in the Environment* / Eds. Pathak P., Gupta D.K. Cham: Springer, 2020. P. 141–158.
 32. ArcGIS 10.8.1. ESRI: Redlands, 2019.
 33. Лесоустроительная инструкция. М.: Министерство природных ресурсов и экологии РФ, 2018.
 34. *Bitterlich W.* Volumsstichprobe aus indirekt bestimmten Deckpunkthohen // *Allgemeine Forstzeitung*. 1975. P. 113–115.
 35. *Сальникова И.С., Воробьева Т.С., Нагимов З.Я.* и др. Таксация леса. Ход роста насаждений: Учеб. пос. Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2020. 130 с.
 36. *Нагимов З.Я., Лысов Л.А., Соловьев В.М.* Нормативно-справочные материалы по таксации лесов Урала. Сортиментная и товарная структура древостоев. Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2009. 435 с.
 37. *Багинский В.Ф.* Таксация леса: Учебник для студентов специальности “Лесное хозяйство”, “Лесинженерное дело”. Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2018. 530 с.
 38. Таксационное описание лесничества Восточно-Уральского государственного заповедника, ПО “Маяк” / ФГУП “Поволжский леспроект”, Нижегородская лесоустроительная экспедиция. Нижний Новгород, 2003.
 39. *Karimullina E.M., Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V.N., Antonova E.V.* Radionuclide uptake and dose assessment of 14 herbaceous species from the East-Ural Radioactive Trace area using the ERICA Tool // *Environ. Sci. Pol. Res.* 2018. V. 25. № 14. P. 13975–13987.
 40. STATISTICA (data analysis software system). StatSoft Inc., 2011.
 41. *Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Каримуллина Э.М., Харитоновна О.В.* Последствия хронического облучения для растительности в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Вопросы радиационной безопасности. Специальный выпуск “2013 год — год охраны окружающей среды”*. 2013. С. 31–45.

42. Щеглов А.И. Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах. М.: Наука, 1999. 228 с.
43. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические исследования хвойных в районе Чернобыльской катастрофы (1986–2001). М.: ИПЦ Дизайн. Информация. Картография, 2002. 272 с.
44. Позолотина В.Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения. Екатеринбург: Гошцицкий, 2003. 243 с.
45. Sparrow A.H., Woodwell G.M. Prediction of the sensitivity of plants to chronic gamma irradiation // *Radiation Botany*. 1962. № 2(1). P. 9–26.
46. Абатуров Ю.Д., Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. и др. Некоторые особенности радиационного поражения сосны в районе аварии на Чернобыльской АЭС // *Экология*. 1991. № 5. С. 28–33.
47. Абатуров Ю.Д., Абатуров А.В., Быков А.В., Линдeman Г.В. Влияние ионизирующего излучения на сосновые леса в ближней зоне Чернобыльской АЭС. М.: Наука, 1996. 240 с.
48. Есенин А.В., Мартюшов В.З. Стволовые вредители березы на Восточно-Уральском радиоактивном следе // *Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале* / Под ред. Соколова В.Е., Криволицкого Д.А. М.: Наука, 1993. С. 250–257.
49. Гродзинский Д.М., Гудков И.Н. Радиационное поражение растений в зоне влияния аварии на Чернобыльской АЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2006. Т. 46. № 2. С. 189–199.
50. Луганский Н.А., Лысов Л.А. Березняки Среднего Урала. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1991. 100 с.
51. Yoschenko V., Kashparov V., Ohkubo T. Behavior of the Chernobyl-Derived Radionuclides in Forest Ecosystems and Effects of Radiation // *Behavior of Radionuclides in the Environment II: Chernobyl* / Eds. Konoplev A., Kato K., Kalmykov S.N. Singapore: Springer, 2020. P. 283–320.
52. Петрова И.В., Санников С.Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1996. 159 с.
53. Ермакова М.В. Классификация морфологических нарушений деревьев в молодняках сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Зауралье // *Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук*. 2017. № 4-1. С. 34–41.
54. Yoschenko V., Nanba K., Yoshida S. et al. Morphological abnormalities in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) at the territories contaminated as a result of the accident at Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant // *J. Environ. Radioact.* 2016. V. 165. P. 60–67.
55. Игонина Е.В., Федотов И.С., Короткевич А.Ю., Рубанович А.В. Морфологические аномалии у потомков облученных сосен (*Pinus sylvestris* L.) из чернобыльских популяций // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2012. Т. 52. № 1. С. 90–102.
56. Луганский Н.М., Нагимов З.Я. Структура и динамика сосновых древостоев на Среднем Урале. Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 1994. 140 с.
57. Смолоногов Е.П. О лесообразовательном процессе // *Лесоведение*. 1999. № 3. С. 7–12.
58. Санников С.Н., Санникова Н.С. Пути и темпы реколонизации *Pinus sylvestris* L. и видов *Picea* в Скандинавии в голоцене // *Журн. общ. биол.* 2015. Т. 76. № 6. С. 475–481.

УДК 582.475:630*422.11/.12(571.1/.5-924.81)

ФОРМИРОВАНИЕ МОРОЗОБОЙНЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ КОЛЕЦ У ЛИСТВЕННИЦЫ: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ ЛЕСОТУНДР СИБИРИ

© 2022 г. М. А. Гурская*

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

*e-mail: mgurskaya@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.04.2021 г.

После доработки 25.05.2021 г.

Принята к публикации 27.06.2021 г.

В условиях меняющегося климата происходит изменение частоты повторяемости и интенсивности экстремальных погодных и климатических явлений. Экстремально низкие для живых клеток ксилемы значения температуры в течение вегетационного периода ведут к образованию морозобойных повреждений. У лиственницы, произрастающей в северной и южной лесотундрах в Сибирской Субарктике на профиле длиной около 4000 км, определена частота формирования морозобойных повреждений. Морозобойные повреждения формируются чаще у деревьев, произрастающих в южной лесотундре и горных долинах, по сравнению с северной лесотундрой Сибири. Обсуждаются возможные факторы (ширина годичного кольца, сроки начала и окончания вегетационного периода, минимальная температура воздуха и амплитуда температуры в период вегетации), обуславливающие редкое формирование морозобойных повреждений в северной лесотундре и более частое — в южной.

Ключевые слова: лиственница, морозобойные повреждения, северная лесотундра, южная лесотундра, температура, вегетационный период

DOI: 10.31857/S0367059722010061

В субарктических и арктических регионах в последние десятилетия наблюдается повышение температуры воздуха, прогнозируются наиболее выраженное потепление и возрастание частоты экстремальных погодных и климатических явлений [1, 2]. Лесотундровые экосистемы субарктической зоны, формируясь в условиях дефицита тепла, чувствительны к климатическим изменениям [3]. Лесотундра представляет собой полосу шириной до 300 км и может быть разделена на северную часть — зона перехода между редианами и тундрой и южную — зона перехода между редколесьями и северной тайгой.

Деревья, произрастающие на северной границе своего распространения, чувствительны к изменению климатических параметров вегетационного сезона, регистрируя их в годичных кольцах [4, 5]. Экстремальные погодные-климатические явления архивируются в древесных кольцах не только как количественные изменения ширины кольца, но и на качественном уровне — в виде изменения их структуры [6–12].

Заморозки в течение периода вегетации фиксируются деревьями в виде морозобойных повреждений годичных колец, которые представляют

собой слой искаженной ксилемной ткани, иногда имеющий погибшие клетки ксилемы в виде черной аморфной полоски, клетки паренхимы, каллюсной ткани и патологические смоляные ходы [13–17]. Чаще всего морозобойные повреждения образуются под влиянием низкой температуры — около 0°C и ниже [15, 18–20]. В высоких широтах Западной Сибири они образуются как в ранней, так и в поздней древесине хвойных деревьев вследствие понижения минимальной температуры воздуха ниже 4°C на высоте 2 м в течение нескольких дней [19].

В высоких широтах морозобойные повреждения колец считают индикатором таких экстремальных природных явлений, как извержения вулканов [11, 21, 22] или прерываемого заморозками короткого вегетационного сезона [16]. Крупные вулканические извержения ведут к глобальному понижению температуры воздуха на 1–1.5°C [23], холодным вегетационным периодам и, как следствие, увеличению частоты радиационных заморозков во второй половине вегетационного периода. С другой стороны, наступление радиационных заморозков во второй половине вегетации указывает на рано заканчивающийся

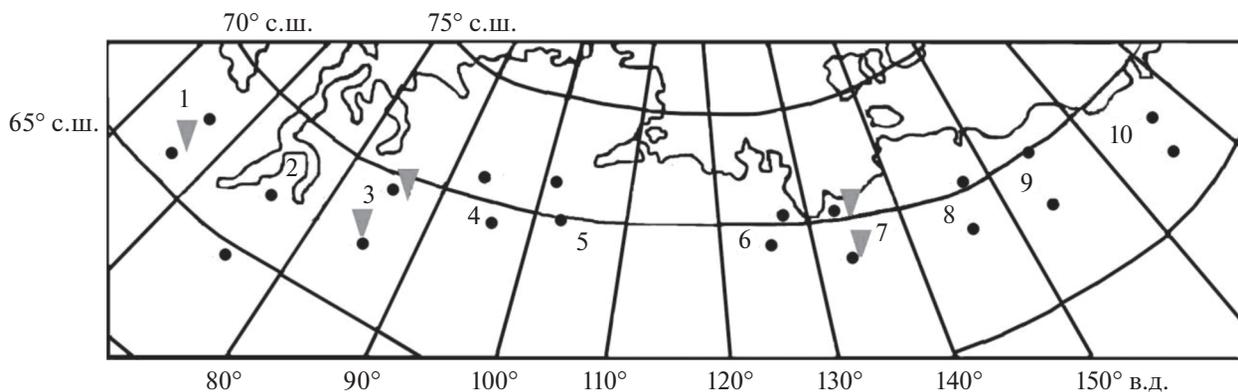


Рис. 1. Карта-схема района исследования: точки – места сбора образцов, треугольники – используемые для анализа метеостанции; 1–10 – сравниваемые пары точек.

период формирования годичного кольца [8, 16, 17, 19, 21, 24].

Лиственница, формируя северную границу распространения хвойных деревьев в Сибирской Субарктике, является одним из самых перспективных видов для изучения частоты встречаемости морозобойных повреждений в северных регионах Сибири. Обычно морозобойные повреждения формируются у лиственницы в первых 20–30 годичных кольцах и локализуются на высоте ствола до 2 м [25].

Однако какая зона лесотундры – северная или южная – наиболее перспективна для изучения частоты формирования морозобойных повреждений, до сих пор не исследовано. Это знание необходимо для понимания динамики экстремальных климатических явлений в субарктических регионах Сибири в будущем и моделирования последствий их воздействия на окружающую среду.

В работе решали следующие задачи: 1) выявить частоту встречаемости морозобойных повреждений у лиственницы, произрастающей в подзонах северной и южной лесотундр; 2) оценить связи формирования повреждений с шириной годичного кольца; 3) определить, как влияют сроки начала и окончания вегетационного периода и 4) температурные условия вегетационного сезона на частоту формирования и распределения повреждений у лиственницы, произрастающей в северной и южной лесотундрах.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследования расположен между 64° и 72° с.ш. и 66° и 167° в.д., составляя около 4000 км в длину и в среднем около 300 км в ширину (рис. 1). Данная территория является зоной повсеместного распространения многолетней мерзлоты. Глубина сезонно-талого слоя достигает 0.4 м в северной лесотундре и 0.6–1 м в южной [26]. Для изучения особенностей климатического режима

северной и южной лесотундр были проанализированы климатические параметры за период 1945–2018 гг. у станций, расположенных относительно на одной долготе ($\lambda = \pm 3^\circ$), за исключением точки 8, на которой разница составила 6° долготы, и находящихся недалеко от места сбора образцов (табл. 1). Были использованы данные с сайта www.meteo.ru [27]. По данным этих станций были определены средние климатические характеристики зоны северной и южной лесотундр (средняя температура воздуха, сроки начала вегетации). Для точки 1 были использованы дополнительно данные Climate Research Unit (CRU 4.04) <http://climexp.knmi.nl> [28].

На территории протяженностью 4000 км было обследовано 20 местообитаний, формирующих 10 пар точек, расположенных в долготном направлении на расстоянии от 250 до 500 км друг от друга (см. рис. 1). Всего было собрано от 20 до 50 образцов в каждом местообитании. Общая характеристика местообитаний (попарно для каждой точки) и количество собранных образцов приведены в табл. 2. Образцы на парных точках 1, 3 и 7 были собраны на высоте 0.3 м у разновозрастных деревьев, а на остальных точках – на высоте 1.3 м. Для анализа были отобраны керны, у которых присутствовало центральное кольцо, а также добавлены деревья, если до центра не хватало 1–3 колец (табл. 3). Количество недостающих годичных колец оценивали по палетке.

Образцы измерены в программе TSAP 3.0 [29] и перекрестно датированы с использованием программы COFESHA [30]. Морозобойные повреждения визуально определяли под микроскопом, а их положение в пределах годичного кольца оценивали по двум позициям: в ранней (рд) и поздней (пд) древесине. Была установлена календарная дата формирования каждого повреждения и построены хронологии формирования морозобойных повреждений. Основываясь на возрасте чувствительности годичных колец лиственницы,

Таблица 1. Список метеостанций, использованных в работе. Код станции соответствует кодировке на карте

Код	Название станции	Широта/долгота	Высота над ур. м., м
1	Салехард	66°32'/66°40'	15
2	Тазовский	67°29'/78°43'	26
	Тарко-сале	64°55'/77°46'	26
3	Дудинка	69°24'/86°10'	14
	Игарка	67°28'/86°34'	25
4	Волочанка	70°58'/94°30'	37
	Агата	66°53'/93°28'	277
5	Хатанга	71°59'/102°28'	31
	Ессей	68°28'/102°22'	272
6	Кюзюр	70°41'/127°24'	30
	Джарджан	68°44'/124°00'	38
7	Юбилейная	70°46'/136°13'	25
	Верхоянск	67°34'/133°24'	136
8	Чокурдах	70°37'/147°53'	44
	Среднеколымск	67°27'/153°43'	20

произрастающей в лесотундре Западной Сибири и Полярного Урала [19, 31], к заморозкам, у выбранных образцов в анализ были взяты первые 20 колец. По первым 30 годичным кольцам были построены кривые биологического возраста для деревьев с каждого местообитания.

Наибольший интерес представляют точки 1, 3 и 7, хронологии морозобойных повреждений которых могут быть сопоставлены с рядами наблюдений на метеостанциях. На остальных точках полученные периоды формирования морозобойных повреждений находились до начала инструментальных наблюдений.

Сравнение полученных результатов было проведено в пакете программ Statistica 8.0. Для определения нормальности распределения небольших выборок использован тест Шапиро-Уилкса, а по его результатам для сравнения выборок применяли t-тест Стьюдента или U-test Манна-Уитни. Сравнивали такие переменные, как различия минимальной температуры, амплитуда между максимальной и минимальной месячной температурой, даты начала вегетационного периода, а также ширина годичного кольца.

Таблица 2. Характеристики точек сбора: L.s. – *Larix sibirica*, L.g. – *L. gmelinii*, L.c. – *L. cajanderi*

Точка профиля	Широта	Долгота	Высота над ур. м., м	Вид	Начальный год	Длина хронологии, лет	Число кернов
Западная Сибирь							
1	67°33'	67°32'	35	L.s.	1940	69	50
	66°48'	66°25'	20	L.s.	1830	170	100
2	67°07'	77°50'	20	L.s.	1745	246	25
	64°54'	77°56'	40	L.s.	1585	430	40
3	69°23'	86°13'	50	L.s.	1918	92	50
	67°28'	84°38'	50	L.s.	1867	143	50
Средняя Сибирь							
4	71°20'	93°50'	70	L.g.	1540	451	24
	69°32'	97°32'	400	L.g.	1517	474	24
5	72°27'	101°45'	20	L.g.	1644	347	20
	70°16'	104°15'	100	L.g.	1412	579	26
6	71°06'	127°17'	70	L.g.	1425	567	22
	69°17'	125°20'	130	L.g.	1746	208	20
Восточная Сибирь							
7	70°57'	132°59'	20	L.c.	1518	474	21
	67°38'	135°02'	250	L.c.	1659	433	50
8	70°30'	148°08'	20	L.c.	1425	670	21
	68°27'	147°36'	140	L.c.	1605	387	22
9	69°17'	154°46'	50	L.c.	1412	580	22
	67°15'	153°42'	50	L.c.	1434	557	32
10	67°28'	167°40'	450	L.c.	1420	572	20
	66°13'	165°25'	500	L.c.	1407	584	20

Таблица 3. Количество деревьев, пригодных для анализа морозобойных повреждений, и соответствующий временной интервал (в числителе – северная лесотундра, в знаменателе – южная лесотундра)

Точка профиля	Число деревьев	Период	Число колец	Точка профиля	Число деревьев	Период	Число колец
1	$\frac{50}{50}$	1940–1980	$\frac{812}{1610}$	6	$\frac{2}{1}$	1646–1810	$\frac{40}{20}$
		1910–2000				1748–1780	
2	$\frac{2}{2}$	1745–1810	$\frac{40}{40}$	7	$\frac{8}{35}$	1815–1905	$\frac{80}{1455}$
		1586–1600				1900–2010	
3	$\frac{35}{25}$	1940–2000	$\frac{658}{375}$	8	$\frac{6}{8}$	1500–1580	$\frac{60}{80}$
		1940–2000				1605–1640	
4	$\frac{6}{5}$	1640–1690	$\frac{120}{100}$	9	$\frac{10}{3}$	1418–1520	$\frac{200}{60}$
		1545–1680				1545–1560	
5	$\frac{1}{1}$	1690–1720	$\frac{20}{20}$	10	$\frac{5}{9}$	1654–1701	$\frac{100}{180}$
		1425–1455				1420–1800	

Начало вегетационного периода определяли как дату перехода средней суточной температуры порога 8°C – эта температура является триггером для активации камбия у хвойных, произрастающих в высоких широтах [32].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Климатические условия района исследования

Согласно данным 14 метеорологических станций (станция Салехард была исключена как не имеющая пары в северной лесотундре), образующих 7 пар, северная и южная лесотундры отличаются значениями минимальной, средней и максимальной температур (рис. 2). Средние годовые значения минимальной температуры воздуха примерно равны и составляют -15°C , небольшие различия отмечены в период с марта по июль, достигая максимума в мае (около 3.3°C). Средняя годовая температура в зоне северной лесотундры составляет -12.0°C , а в зоне южной лесотундры -10.4°C . Основные различия между зонами северной и южной лесотундры выявлены по максимальной температуре воздуха – средние годовые значения составляют 7.5 и 5.0°C соответственно. Различия по максимальной температуре воздуха наблюдаются на протяжении всего года, достигая максимума в апреле (около 4.6°C).

Средняя температура июня составляет 6.2°C в северной лесотундре и 8.9°C в южной, температура августа – 9.3 и 10.7°C , а средняя температура июня–августа – 9.3 и 11.3°C соответственно. Основные различия в течение вегетационного периода отмечены по температуре июня (см. рис. 2).

Начало вегетационного периода в районе исследования варьирует в широких пределах – разброс между самой ранней и самой поздней датой начала вегетации составляет около одного месяца для каждой станции. В зоне северной лесотундры

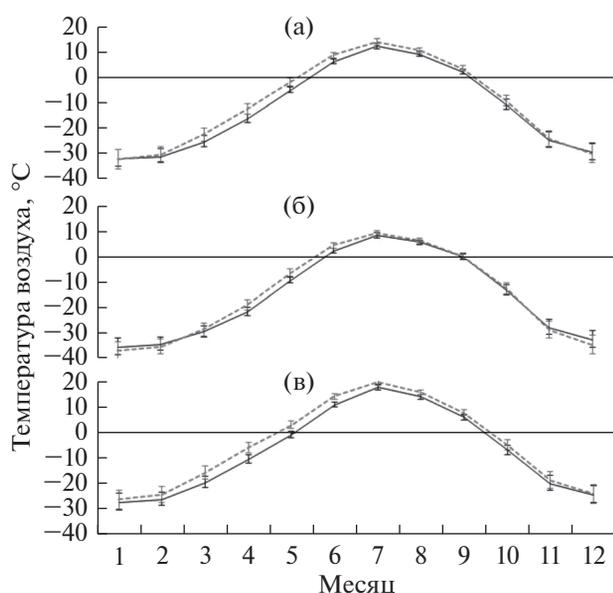


Рис. 2. Годовой ход минимальной (а), средней (б) и максимальной (в) температур воздуха северной (сплошная линия) и южной (пунктирная линия) лесотундр и ошибки среднего.

Таблица 4. Встречаемость морозобойных повреждений (значения в ячейке: шт./% от общего числа колец/число лет); рд – ранняя, пд – поздняя древесина

Зона лесотундры	Зона кольца	Точки профиля									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Север	рд	2	0	6	0	0	0	3	0	5	16
		0.2	0	0.9	0	0	0	3.8	0	2.5	16
		2	0	6	0	0	0	4	0	5	10
Юг	рд	77	0	27	0	0	0	133	3	0	5
		4.8	0	7.2	0	0	0	9.1	3.75	0	2.7
		32	0	16	0	0	0	20	5	0	5
Север	пд	1	0	0	0	0	2	10	1	5	11
		0.12	0	0	0	0	5	12.5	1.6	2.5	11
		1	0	0	0	0	2	2	1	3	6
Юг	пд	21	1	18	3	0	0	104	10	0	16
		1.3	2.5	4.8	3.0	0	0	7.1	12.5	0	8.9
		16	1	9	3	0	0	10	8	0	13

вегетационный период начинается в среднем на одну неделю позже по сравнению с южной (11.06 и 04.06 соответственно).

Частота встречаемости морозобойных повреждений

Морозобойные повреждения формируются в годичных кольцах лиственницы, произрастающей на всем протяжении рассматриваемого долготного профиля, как в северной, так и южной лесотундрах (табл. 4). Однако частота их формирования и локализация в пределах годичного кольца различаются. В зоне южной лесотундры повреждения формируются чаще, чем в северной зоне, при сравнении соответствующих пар точек. Морозобойные повреждения колец отмечены даже на верхней границе леса, что наблюдается достаточно редко в горных экосистемах Полярного Урала и Сибирской Субарктики [19, 31]. Вероятно, в горных долинах (на высоте над уровнем моря, соответствующей высоте над уровнем моря северной лесотундры) морозобойные повреждения колец на точках 4–6 могут быть выявлены чаще.

Повреждения локализуются чаще в зоне ранней древесины лиственницы как в северной, так и южной лесотундрах (см. табл. 4). Только в восточной части профиля формирование повреждений у лиственницы, произрастающей в северной лесотундре, было отмечено чаще, чем в западной. На самых восточных точках 9 и 10 повреждения формируются в основном в северной лесотундре и локализованы в зоне поздней древесины. На некоторых местообитаниях морозобойные повреждения не были выявлены (например, пара точек 5). Таким образом, частота формирования и локализация в

пределах годичного кольца морозобойных повреждений у лиственницы на протяжении всего долготного профиля изменчивы.

Календарные годы формирования морозобойных повреждений у лиственницы на профиле приведены в табл. 5. На некоторых точках повреждения колец выявлены в период до начала систематических инструментальных наблюдений (1400–1900 гг.). На точках 1, 3 и 7 благодаря разновозрастным деревьям были получены периоды, которые можно соотнести с периодами инструментальных наблюдений за климатическими факторами на метеостанциях.

Вегетационный период

Анализ сроков наступления вегетационного периода был проведен на точке 3, на которой нет естественных преград для распространения воздушных масс и получены наиболее длинные и полные хронологии морозобойных повреждений. Многолетние метеорологические наблюдения на станциях Дудинка и Игарка свидетельствуют о том, что устойчивый переход средней суточной температуры выше 8°C и последующая инициация процессов ксилогенеза в северной лесотундре начинаются в среднем 12.06, а в южной 5.06, диапазон изменчивости сроков начала вегетации составляет один месяц.

В годы, когда повреждения формируются в ранней древесине у лиственницы из северной лесотундры на точке 3, вегетационный период начинается 11.06 ± 6 дней, а в южной лесотундре в эти годы – 05.06 ± 4 дня. Однако разница в сроках наступления вегетации составляет в среднем 3 дня в

Таблица 5. Годы формирования морозобойных повреждений на профиле (С – северная лесотундра, Ю – южная лесотундра, рд – ранняя, пд – поздняя древесина)

Точки профиля		рд, годы	пд, годы	Точки профиля		рд, годы	пд, годы
1	С	1991, 1999	1955	6	С	–	1646, 1809
	Ю	1918, 1923, 1937, 1938, 1940, 1941, 1945, 1946, 1947, 1949, 1950, 1951, 1954, 1955, 1957, 1958, 1960, 1963, 1964, 1966, 1967, 1969, 1976, 1977, 1981, 1982, 1983, 1988, 1990, 1991, 1992, 1995	1923, 1924, 1941, 1945, 1948, 1958, 1961, 1963, 1971, 1978, 1980, 1987, 1988, 1991, 1992, 1997		Ю	–	–
2	С	–	–	7	С	1816, 1881, 1904, 1905	1881, 1886
	Ю	–	1587		Ю	1906, 1907, 1914, 1915, 1920, 1937, 1945, 1956, 1957, 1986, 1989, 1990, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996, 2001, 2003, 2006	1913, 1914, 1922, 1985, 1986, 1993, 1995, 1996, 2000, 2002
3	С	1925, 1954, 1972, 1973, 1975, 1985	–	8	С	–	1853
	Ю	1945, 1947, 1949, 1959, 1960, 1985, 1986, 1989, 1992, 1993, 1994, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000	1946, 1951, 1956, 1958, 1960, 1964, 1993, 1994, 1996		Ю	1610, 1619, 1620, 1643, 1705	1607, 1611, 1614, 1616, 1623, 1630, 1641, 1945
4	С	–	–	9	С	1504, 1509, 1580, 1586, 1638	1489, 1502, 1816
	Ю	–	1554, 1667, 1691		Ю	–	–
5	С	–	–	10	С	1654, 1655, 1663, 1670, 1671, 1673, 1685, 1686, 1688, 1697	1655, 1656, 1657, 1659, 1665, 1701
	Ю	–	–		Ю	1750, 1780, 1783, 1790, 1796	1429, 1430, 1433, 1463, 1621, 1656, 1750, 1752, 1755, 1765, 1766, 1774, 1781

пределах одного года, минимальная – 0 дней, а максимальная – 8 дней.

Оценка сроков наступления вегетации в годы, когда морозобойные повреждения выявляются у лиственницы, произрастающей в южной лесотундре, показала, что в северной лесотундре вегетация в такие годы начинается поздно, а именно 17.06 ± 4 дня, а в южной лесотундре сроки начала камбиальной активности приходятся на 07.06 ± 4 дня. Минимальная разница в сроках наступления вегетации в течение одного года составляет 2 дня, а максимальная – 23 дня, в среднем 11 ± 6 дней.

Сроки наступления поздних весенних заморозков, ведущих к формированию морозобойных повреждений у лиственницы, в среднем прихо-

дятся на 16.06 ± 6 дней – с 1 по 22.06 (северная лесотундра) и 07.06 ± 5 дней – с 23.05 по 21.06 (южная лесотундра).

Погодичный анализ сроков начала заморозков и вегетации показал, что в северной лесотундре в годы с морозобойными проявлениями возврат холодов и формирование адвективных заморозков происходят раньше, чем начало вегетационного периода. Однако если заморозки наблюдаются в северной лесотундре, то они не проявляются в южной части.

Пара местообитаний на точке 7 имеют географические преграды, поэтому сравнение дат наступления начала вегетационного периода или заморозков несколько некорректно. Но в целом

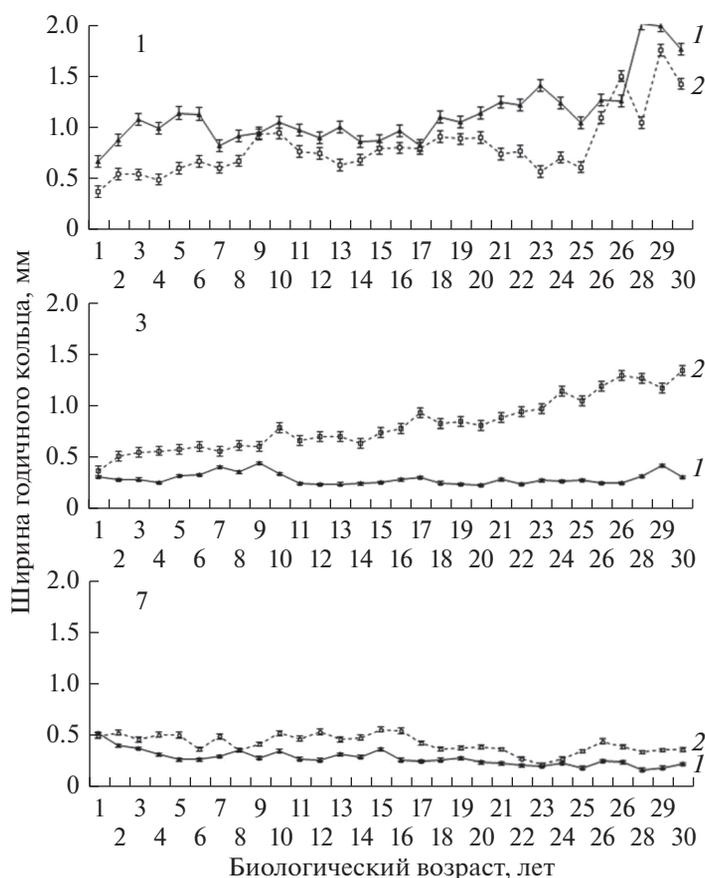


Рис. 3. Биологические кривые годичного прироста первых 30 лет жизни дерева для точек 1, 3 и 7 и ошибки среднего: 1 – северная лесотундра, 2 – южная лесотундра.

установлено, что вегетация в северной лесотундре на паре точек 7 начинается в период с 01 по 24.06 (в среднем 12.06 ± 1), а в южной лесотундре – в период с 27.05 по 22.06 (в среднем 9.06 ± 1). Заморозки в южной лесотундре наблюдаются в среднем 17.06 ± 4 , а в северной лесотундре они не были зафиксированы на метеостанции в эти годы. В северной лесотундре формирование морозобойных повреждений установлено в периоды, когда наблюдения за температурой еще не начались.

Сроки окончания чувствительности клеток к воздействию заморозков в течение вегетации определить несколько сложнее, так как камбий прекращает деление рано, а рост растяжением длится дольше. Оба процесса останавливаются до окончания вегетации, точнее, до окончательного формирования вторичной клеточной стенки поздней древесины и перераспределения запасных веществ по стволу дерева. Наступление летних и ранних осенних заморозков более типично для северной лесотундры, чем для южной. В целом такие заморозки имеют радиационную природу и наблюдаются как в северной, так и южной лесотундрах (см. табл. 4), особенно в восточной части профиля.

Ширина годичных колец

Частое формирование повреждений у лиственницы южной лесотундры, возможно, связано с высокой скоростью формирования годичного кольца. Можно предположить, что в условиях южной лесотундры деревья растут быстрее из-за более высокой температуры в течение вегетации, камбиальная активность начинается раньше и заканчивается позже. В результате формируются широкие кольца по сравнению с кольцами у лиственницы, произрастающей в северной лесотундре [33].

Сравнение динамики прироста в первые 30 лет жизни дерева показало, что у всех деревьев отсутствует выраженная кривая роста, что характерно для лесотундровых сообществ Сибирской Субарктики [33]. Однако не всегда у лиственницы, произрастающей в южной лесотундре, высокая скорость роста и более широкие годичные кольца, чем у лиственницы из северной лесотундры: на точке 1 молодые деревья из северной лесотундры росли в первые годы жизни лучше, чем из южной; на точке 3 условия роста в первые годы жизни лиственницы были лучше в южной лесотундре.

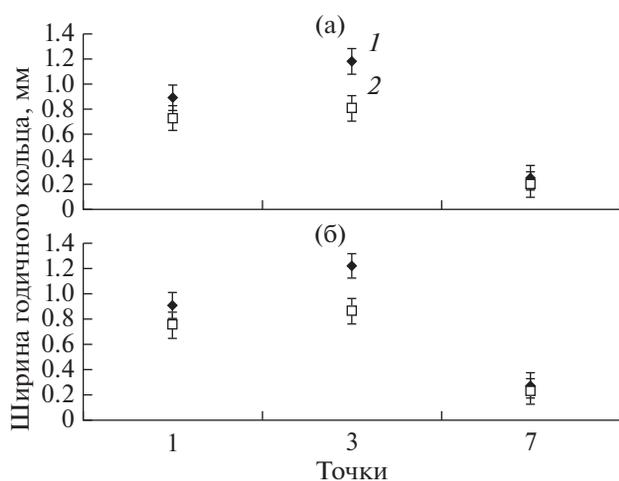


Рис. 4. Сравнение ширины годичного кольца с морозобойными повреждениями (1) и без повреждений (2) колец в ранней (а) и поздней (б) древесине лиственницы, произрастающей в южной лесотундре. Приведены средние значения и ошибка среднего.

тундре; на точке 7 деревья росли примерно в одинаковых условиях (рис. 3).

Сравнение ширины годичного кольца у лиственницы из южной лесотундры в годы, когда формируются морозобойные повреждения, и в годы без повреждений колец показало, что ширина колец в годы с повреждениями незначительно больше, чем в годы без повреждений (рис. 4). Иногда эти различия статистически достоверны (точка 3), иногда недостоверны (точка 7), а наблюдается только небольшая тенденция увеличения ширины годичного кольца в годы с повреждениями колец. При этом не важно, в ранней или поздней древесине локализуются повреждения — различий по ширине годичного кольца у лиственницы из северной и южной лесотундр не выявлено (за редким исключением).

Температурный режим

Исследования показали, что формирование морозобойных повреждений слабо зависит от величины радиального прироста. Известно, что температура воздуха (суточная минимальная и амплитуда между максимальной и минимальной температурой) — один из основных факторов формирования морозобойных повреждений [34]. Кроме того, в литературе отмечается влияние средних месячных температур на вероятность формирования повреждений [35]. Так как массовое формирование морозобойных повреждений на точках 1, 3 и 7 было отмечено в южной лесотундре, то хронологии из южной лесотундры были использованы для анализа температуры в годы с повреждениями и без них.

Каких-либо различий по минимальной месячной температуре воздуха в годы с морозобойными повреждениями лиственницы между парой местобитаний на точке 1 не выявлено (рис. 5). На точке 3 минимальная температура воздуха в южной лесотундре в годы с повреждениями колец выше, чем в северной, в среднем от 2 до 7°C. Сравнение средних значений минимальной температуры показало, что температура июня и июля в южной лесотундре в годы с морозобойными повреждениями в древесине (как в ранней, так и поздней) выше, чем в годы без повреждений. Температура августа не имеет существенных различий. Отмечены статистически достоверные различия в месяцы, не относящиеся напрямую к периоду камбиальной активности: февраль, апрель, май и сентябрь холоднее в годы с морозобойными повреждениями, а март, октябрь и ноябрь — теплее. Но так как различия наблюдаются в период камбиального покоя, то это, скорее всего, статистические факты, не имеющие глубокого биологического смысла. Если повреждения локализованы в поздней древесине, то температура июня—июля также выше, а температура августа ниже или равна температуре в годы без морозобойных повреждений годичных колец лиственницы как в южной, так и северной лесотундрах (см. рис. 5).

На точке 7 минимальная средняя температура в южной лесотундре выше на 2–6°C в летнее время и на 8–12°C в зимнее, чем в северной лесотундре. Различия по средней минимальной температуре в годы с повреждениями были выявлены только в мае (более теплый май в южной лесотундре), феврале и марте (в южной лесотундре температура была ниже в эти месяцы). Температуры воздуха остальных месяцев достоверно не различаются (см. рис. 5).

Так как между северной и южной лесотундрами существуют различия в годовом ходе минимальной и максимальной температур, мы сравнили амплитуды температуры по доступным параметрам метеорологических станций (точки 3 и 7) в годы, когда формируются морозобойные повреждения в ранней и поздней древесине. На точке 3 амплитуда температуры летних месяцев южной лесотундры больше амплитуды температуры северной лесотундры на 1°C в соответствующие годы. Однако эти значения не имеют достоверных различий как в годы с повреждениями колец в ранней, так и в поздней древесине. На точке 7 амплитуда максимальной — минимальной температуры в течение летних месяцев в южной лесотундре на 5°C больше, чем в северной, а в зимние месяцы различия достигают 9°C. Статистически достоверные различия амплитуд температуры для данных точек выявлены в июне — июле в годы с морозобойными повреждениями в ранней древесине (рис. 6).

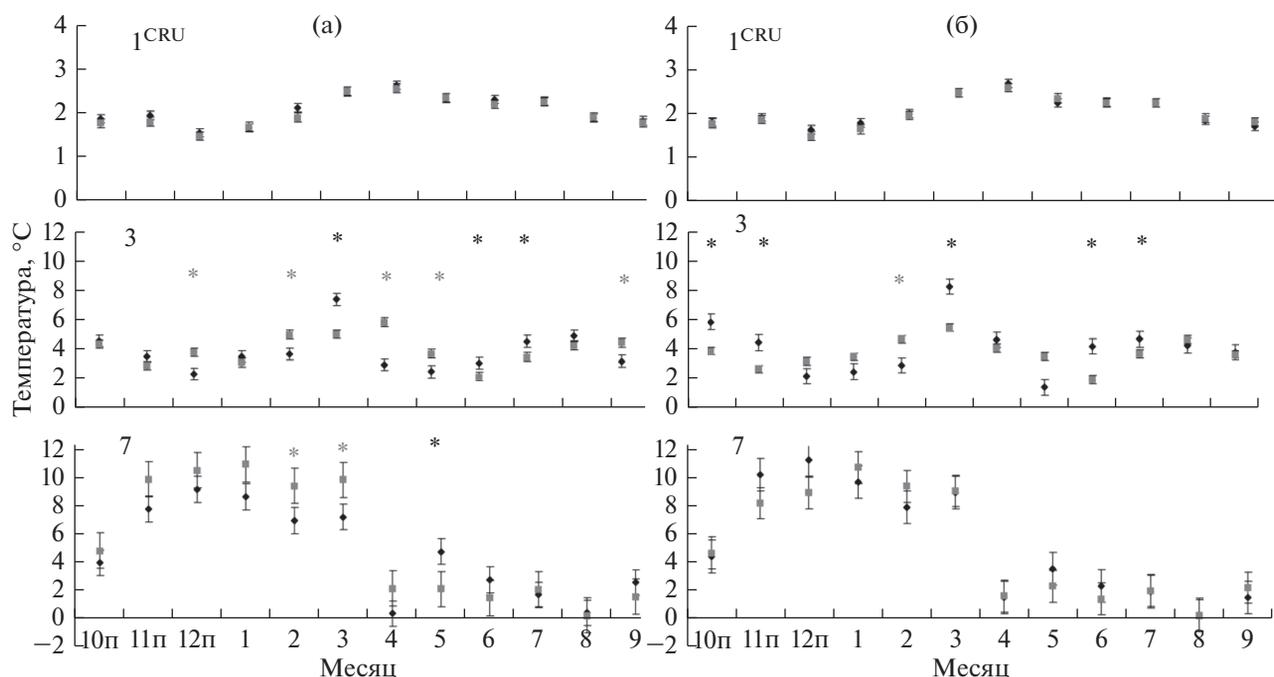


Рис. 5. Сравнение амплитуды минимальной температуры между северной (а) и южной (б) лесотундрами в годы с морозобойными повреждениями лиственницы (черные ромбы) и без повреждений (серые квадраты); 1, 3, 7 – точки, CRU – данные CRU4.04 (приведены средние значения и ошибка среднего). Статистически достоверные различия (t-тест): черные звездочки – температура выше в годы с морозобойными повреждениями, серые звездочки – без повреждений; “п” – месяцы предшествующего года.

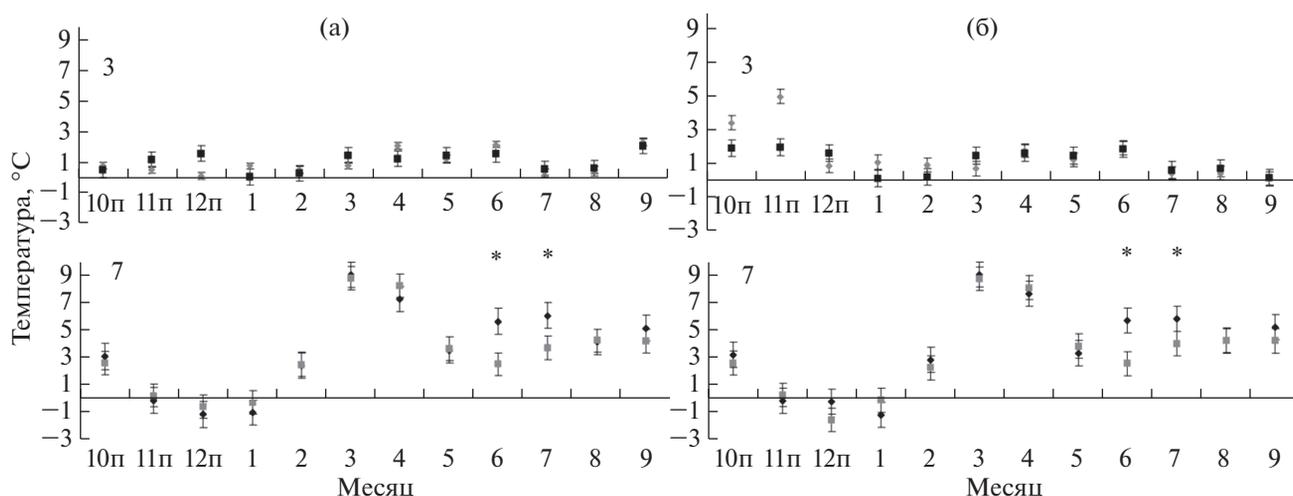


Рис. 6. Амплитуда максимальной и минимальной температуры на точках 3 и 7 в ранней (а) и поздней (б) древесине; * – статистически достоверные различия, “п” – месяцы предшествующего года.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основным фактором, обуславливающим различия в составе и динамике биоты северной и южной лесотундр, является неравномерность приходящей солнечной радиации в течение года [36, 37]. Выявленные различия в годовом ходе минимальной и максимальной температур в первой

половине года связаны с изменением альbedo поверхности, более быстрым разрушением снежного покрова и нагревом поверхности в зоне южной лесотундры, что ведет в том числе к более раннему началу вегетационного периода, а также к более высоким значениям температуры в первом полугодии.

Отсутствие различий в годовом ходе минимальной температуры между северной и южной лесотундрами во втором полугодии может быть связано с неравномерным приходом солнечной радиации в течение суток и максимальным нагревом поверхности в полуденные часы. В ночные часы в июле–августе происходит радиационное выхолаживание поверхности, что ведет к уменьшению различий по минимальной температуре между северной и южной лесотундрами. Зона южной лесотундры получает большое количество солнечной энергии в дневные часы, что обуславливает различия в динамике максимальной температуры в течение года.

Для формирования морозобойных повреждений в ранней древесине важным фактором являются именно значения минимальной температуры и условия, способствующие понижению температуры до 0°C . В первой половине вегетационного сезона подобное понижение температуры происходит в результате адвекции арктических холодных масс [38].

Несмотря на то, что для формирования морозобойных повреждений важна высокая скорость камбиальной активности и роста растяжением в течение вегетационного периода [18, 19, 34, 39], ширина годичного кольца в годы, когда формируются морозобойные повреждения, не отличается от средних значений. Более того, в годичных кольцах лиственницы, произрастающей в северной лесотундре и формирующей широкие кольца (шире, чем у лиственницы из южной лесотундры на соответствующей долготе), морозобойные повреждения колец не были выявлены. Ранее также было показано, что у чувствительных к заморозкам видов годичный прирост после повреждения поздними весенними заморозками уменьшается незначительно [40].

Более существенным фактором, чем ширина кольца и скорость роста, способствующим формированию морозобойных повреждений в ранней древесине, представляется раннее начало вегетационного периода в южной лесотундре по сравнению с северной. Заморозки, обусловленные адвекцией холодного воздуха в конце весны–начале лета, могут быть зафиксированы в годичном кольце, если камбиальная активность началась [19, 41]. Вероятно, в северной лесотундре камбиальная активность еще не начинается, когда поздневесенние адвективные вторжения холодного воздуха прекращаются. Поэтому морозобойные повреждения в ранней древесине у лиственницы из северной лесотундры формируются редко.

В течение вегетации в годы с заморозками в южной лесотундре июнь и июль оказались в среднем теплее по сравнению с северной лесотундрой и годами без заморозков, несмотря на наличие в

эти месяцы дней с температурой около 0°C . Таким образом, для дней с заморозками характерна не только большая суточная амплитуда температуры, но и амплитуда средних значений минимальной температуры в течение июня или июля. Амплитуда месячной максимальной и минимальной температур не влияет на формирование морозобойных повреждений.

Во второй половине вегетационного периода формирование морозобойных повреждений в зоне поздней древесины годичного кольца происходит под влиянием радиационных заморозков вследствие ночного выхолаживания поверхности. Большинство заморозков радиационного типа начинается при отсутствии ветра и облачности в период с 2 до 5 ч утра, заканчивается в период с 5 до 7 ч утра [39, 42]. Очень часто температура воздуха остается положительной, а в местах понижения рельефа и горных долинах происходит застой холодного воздуха, достигающий 0°C и ниже [19, 24, 39, 43]. Так как во второй половине года, начиная с июля, различий в минимальной температуре между северной и южной лесотундрами не выявлено, следовательно, можно предположить, что радиационные заморозки во время вегетации, ведущие к формированию морозобойных повреждений, имеют место в обеих зонах. Это подтверждает наличие повреждений в поздней древесине у лиственницы, произрастающей в северной и южной лесотундрах в восточной части профиля.

В зоне северной лесотундры важны температурные микроусловия произрастания лиственницы. Для формирования морозобойных повреждений критичным, по-видимому, будет отсутствие скопления и застоя холодного воздуха, характерного для замкнутых котловин, отсутствие стока холодного воздуха с горных склонов. В условиях скопления и застоя холодного воздуха деревья, скорее всего, не будут произрастать в северной лесотундре, так как эти условия становятся экстремальными для их выживания. Произрастание деревьев в северной лесотундре возможно в относительно благоприятных микроклиматических условиях, на более прогреваемых ветрообдуваемых местообитаниях. В таких условиях деревья получают больше тепла, а холодный воздух меньше застаивается. Деревья защищены от поздних весенних заморозков более поздним началом камбиальной активности, а от ранних осенних — избеганием мест с высокой вероятностью наступления радиационных заморозков.

Изменения климата в последние десятилетия ведут к уменьшению частоты заморозков в средних широтах или смещению их на более ранние сроки [42]. Однако в высоких широтах заморозки как агрометеорологическое явление станут более распространенными [1, 19, 31].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Сибирской Субарктике формирование морозобойных повреждений в ранней и поздней древесине наблюдается в зоне южной лесотундры. В северной лесотундре морозобойные повреждения в ранней древесине формируются редко, чаще в поздней древесине. Формирование морозобойных повреждений в ранней древесине связано с более ранним началом вегетации в южной лесотундре по сравнению с северной. Кроме раннего начала вегетации, значения минимальной температуры июня и июля в среднем выше в годы с повреждениями, формирующимися в ранней древесине. Формирование повреждений в поздней древесине связано с радиационным выхолаживанием и не имеет выраженных различий в минимальной месячной температуре между северной и южной лесотундрами.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ (№ 20-05-00569а) и РНФ (№ 21-14-00330), частичной в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ АААА-А19-119031890086-0).

Автор выражает благодарность Л.И. Агафонову, В.В. Кукарских, С.Г. Шиятову и В.С. Мазепе за помощь в сборе образцов и подтверждает отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. ACIA Assessment A.C.I. Impacts of a warming Arctic-Arctic climate impact assessment. IWAA, 2004. 144 p.
2. IPCC-2012 SREX: Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: University Press, 2012. P. 1–19.
3. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 2015. 151 p.
4. Fritts H. Tree rings and climate. Elsevier, 2012. 582 p.
5. Schweingruber F.H. Tree rings: basics and applications of dendrochronology. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2012. 276 p.
6. Hantemirov R.M., Gorlanova L.A., Shiyatov S.G. Pathological tree-ring structures in Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burstd.) and their use for reconstructing extreme climatic events // Russ. J. of Ecology. 2000. V. 31. № 3. P. 167–173. <https://doi.org/10.1007/BF02762816>
7. Wimmer R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change // Dendrochronologia. 2002. V. 20. № 1–2. P. 21–36. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00005>
8. Hantemirov R.M., Gorlanova L.A., Shiyatov S.G. Extreme temperature events in summer in northwest Siberia since AD 742 inferred from tree rings // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. V. 209. № 1–4. P. 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.12.023>
9. Хантемиров Р.М., Горланова Л.А., Сурков А.Ю., Шиятов С.Г. Экстремальные климатические события на Ямале за последние 4100 лет по дендрохронологическим данным // Изв. РАН. Серия географич. 2011. № 2. С. 89–102.
10. Bräuning A., De Ridder M., Zafirov N. et al. Tree-ring features: indicators of extreme event impacts // IAWA Journal. 2016. V. 37. № 2. P. 206–231. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160131>
11. Barinov V.V., Myglan V.S., Nazarov A.N. et al. Extreme climatic events in the Altai Republic according to dendrochronological data // Biology Bulletin. 2016. V. 43. № 2. P. 152–161. <https://doi.org/10.1134/S1062359016020023>
12. Баринов В.В., Мыглан В.С., Тайник А.В. Экстремальные климатические события в Центральном Алтае за последние 1500 лет по данным древесно-кольцевой хронологии Jelo // Изв. РАН. Серия географич. 2017. № 1. С. 91–102.
13. Hartig R. Doppelringe als Folge von Spätfrost // Forstl. Naturw. Ztschr. Jahrg. 1895. Bd 4. Ht 1. S. 1–8.
14. Rhoads A.S. The formation and pathological anatomy of frost rings in conifers injured by late frosts // US Department of Agriculture. 1923. №. 1131. 16 p.
15. Glerum C., Farrar J.L. Frost ring formation in the stems of some coniferous species // Canadian J. of Botany. 1966. V. 44. № 7. P. 879–886.
16. Gurskaya M.A., Shiyatov S.G. Formation of two xylem frost injuries in one annual ring in Siberian spruce under conditions of Western Siberian forest-tundra // Russ. J. of Ecology. 2002. V. 33. № 2. P. 73–79. <https://doi.org/10.1023/A:1014442705845>
17. Payette S., Delwaide A., Simard M. Frost-ring chronologies as dendroclimatic proxies of boreal environments // Geophysical Research Letters. 2010. V. 37. № 2. L02711. <https://doi.org/10.1029/2009GL041849>
18. Day W.R., Peace T.R. The influence of certain accessory factors on frost injury to forest trees // Forestry: An International Journal of Forest Research. 1937. V. 11. № 1. P. 13–29.
19. Gurskaya M.A. Temperature conditions of the formation of frost damages in conifer trees in the high latitudes of Western Siberia // Biology Bulletin. 2014. V. 41. № 2. P. 187–196. <https://doi.org/10.1134/S1062359014020022>
20. Barbosa A.C., Stahle D.W., Burnette D.J. et al. Meteorological factors associated with frost rings in Rocky Mountain Bristlecone Pine at Mt. Goliath, Colorado // Tree-Ring Research. 2019. V. 75. № 2. P. 101–115. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-75.2.101>
21. LaMarche V.C., Hirschboeck K.K. Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions // Nature. 1984. V. 307. № 5947. P. 121–126.
22. D'Arrigo R., Frank D., Jacoby G., Pederson N. Spatial response to major volcanic events in or about AD 536, 934 and 1258: frost rings and other dendrochronological evidence from Mongolia and northern Siberia: comment on RB Stothers, 'Volcanic dry fogs, climate

- cooling, and plague pandemics in Europe and the Middle East' (Climatic Change, 42, 1999) // Climatic Change. 2001. V.49. № 1–2. P. 239–246.
23. *Sigl M., Winstrup M., McConnell J. R.* et al. Timing and climate forcing of volcanic eruptions for the past 2500 years // Nature. 2015. V. 523. №7562. P. 543–549.
24. *Brunstein F.C.* Climatic significance of the bristlecone pine latewood frost-ring record at Almagre Mountain, Colorado, USA // Arctic and Alpine Research. 1996. V. 28. № 1. P. 65–76.
<https://doi.org/10.1080/00040851.1996.12003149>
25. *Gurskaya M.A., Shiyatov S.G.* Distribution of frost injuries in the wood of conifers // Russ. J. of Ecology. 2006. V. 37. № 1. P. 7–12.
<https://doi.org/10.1134/S1067413606010024>
26. *Мильков Ф.Н.* Природные зоны СССР. М. : Мысль, 1977. 296 с.
27. Интернет ресурс www.meteo.ru.
28. Интернет ресурс <http://climexp.knmi.nl>.
29. *Rinn F.* TSAP Time Series Analysis and Presentation. Version 3.0. Reference Manual. Heidelberg, Germany: Frank Rinn Distribution, 1996. 246 p.
30. *Holmes R.L.* Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bulletin. 1983. № 43. P. 69–78.
31. *Гурская М.А.* Формирование морозобойных повреждений у хвойных деревьев в различные климатические периоды на Полярном Урале // Изв. РАН. Серия географич. 2018. № 6. С. 70–80.
32. *Rossi S., Deslauriers A., Gričar J.* et al. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates // Global Ecology and Biogeography. 2008. V. 17. № 6. P. 696–707.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x>
33. *Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
34. *Stöckli V.B.* Tree rings as indicators of ecological processes: the influence of competition, frost, and water stress on tree growth, size, and survival. Basel, 1996. 90 p.
35. *Marquis B., Bergeron Y., Simard M., Tremblay F.* Growing-season frost is a better predictor of tree growth than mean annual temperature in boreal mixed wood forest plantations // Global Change Biology. 2020. V. 26. № 11. P.6537–6554.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15327>
36. *Будыко М.И.* Климат и жизнь. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 400 с.
37. *Исаченко А.Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1991. 366 с.
38. *Чудновский А.Ф.* Заморозки. Л.: Гидрометеиздат, 1949. 124 с.
39. *Нилов В.Н., Чертовской В.Г.* О действии заморозков на подрост ели // Экология. 1975. №. 4. С. 47–52.
40. *Dittmar C., Fricke W., Elling W.* Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany // European J. of Forest Research. 2006. V. 125. P. 249–259.
<https://doi.org/10.1007/s10342-005-0098-y>
41. *Kidd K.R., Copenheaver C.A., Zink-Sharp A.* Frequency and factors of earlywood frost ring formation in jack pine (*Pinus banksiana*) across northern lower Michigan // Ecoscience. 2014. V. 21. № 2. P. 157–167.
<https://doi.org/10.2980/21-2-3708>
42. *Кононенко О.В.* Особенности возникновения заморозков радиационного типа по территории Ленинградской области // Агрофизика. 2015. № 4. С. 31.
43. *Гольцберг И.А.* Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 198 с.

УДК 595.384.12:591.576.2

ВЛИЯНИЕ ЦВЕТА ОКРУЖАЮЩЕГО ПРОСТРАНСТВА НА ОКРАСКУ МОЛОДИ КРЕВЕТКИ *MACROBRACHIUM ROSENBERGII*

© 2022 г. Р. Р. Борисов^а, *, И. Н. Никонова^а, А. В. Паршин-Чудин^а, Н. П. Ковачева^а

^аВсероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Россия 107140 Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

*e-mail: borisovrr@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2021 г.

После доработки 15.06.2021 г.

Принята к публикации 23.07.2021 г.

Исследовано влияние на окраску молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* хроматических и яркостных характеристик окружающего пространства. В первом эксперименте креветок содержали 10 сут в емкостях с белым, серым, черным, зеленым, синим и красным фонами, во втором – 30 сут в емкостях с красным, серым и синим фонами. По окончании экспериментов в цветовом пространстве CIELab оценены показатели цвета на участках абдомена, бранхиостегита, рострума. При смене фона у молоди *M. rosenbergii* наблюдалось изменение яркостной составляющей элементов окраски. Максимально этот эффект был выражен на черном фоне. Хроматические показатели окраски также изменялись, что свидетельствует об участии цветового зрения в регулировании окраски. Изменение хроматических показателей окраски было менее выражено, и статистически значимыми были изменения только в более длительном эксперименте.

Ключевые слова: маскировка, изменение окраски, криптическая окраска, дизруптивная окраска, *Macrobrachium rosenbergii*

DOI: 10.31857/S0367059722010036

Изучение окраски животных затрагивает фундаментальные и прикладные аспекты, относящиеся к широкому кругу областей, включая поведенческую экологию и адаптацию к окружающей среде. Маскировка – ключевая функция окраски для большинства животных, имеющая решающее значение для выживания [1–7]. Чаще всего это достигается за счет криптической окраски, которая позволяет сливаться с фоном [3, 4]. Еще один вариант маскировки – дизруптивная окраска. Для нее характерно наличие контрастных пятен и полос, “разрушающих” контур тела, что делает особь менее заметной [1, 5, 8–10]. Дизруптивная окраска часто сочетается с криптической, т.е. пятна в окраске животного гармонируют с фоном [11–13]. Скрадывающая окраска основана на эффекте противотени: более освещенные участки животных окрашены темнее, а менее освещенные, напротив, – светлее. У многих планктонных и некоторых бентосных организмов прозрачность тела или его частей является важным элементом камуфляжа [8, 14].

Примером использования сочетания сразу нескольких вариантов маскировочной окраски может служить молодь креветки *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879). Молодь этого вида имеет зеленоватую или коричневато-серую окраску, иногда с синеватым оттенком. На карапаксе рас-

полагаются продольные нерегулярные синие полосы, а отдельные участки тела могут быть практически прозрачными. В формировании окраски креветок основная роль принадлежит красным хроматофорам звездчатого типа и клеткам гиподермы, которые могут окрашиваться в синий цвет [15].

Регуляция окраски у ракообразных осуществляется гормонами, в синтезе которых принимает участие синусовая железа, находящаяся в глазном стебельке [16–21]. В свою очередь на деятельность этой железы оказывает влияние информация, получаемая органами зрения. Многие десятилетия ракообразные под влиянием интенсивности освещения, а также яркости и хроматических характеристик окружающего биотопа могут менять окраску [9, 22–26 и др.]. Часто несколько факторов воздействуют на особь одновременно, что затрудняет оценку их влияния. При этом наиболее сложным является вопрос о влиянии хроматических характеристик окружающего пространства на окраску ракообразных. Проведенные в последнее время эксперименты [27–29] показали, что креветки *M. rosenbergii* имеют цветовое зрение и используют его при выборе пищи и убежищ. В связи с этим молодь креветки *M. rosenbergii* является интересным объектом для изучения механизмов и стратегий изменения окраски в зависимости от цветовых характеристик окружающего пространства. Цель

данного исследования — анализ влияния на окраску молоди креветки *M. rosenbergii* яркостных и хроматических характеристик окружающего пространства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе работ выполнены два эксперимента. Все особи, задействованные в исследовании, получены от одной самки гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii*. При проведении экспериментов молодь содержали в прямоугольных емкостях (объем воды 5 л), на дно и три стенки которых с внутренней стороны были наклеены пластиковые фоны для предметной фотографии. До пересадки в экспериментальные емкости особей содержали в бассейне синего цвета (объем воды 500 л). Для освещения при содержании до и во время эксперимента использовали люминесцентные лампы Sun-Glo (производства Nagen, Япония), разработанные для аквариумистики и имитирующие спектр солнечного света — цветовая температура — 4200 К. Освещенность на дне экспериментальных емкостей составляла 400 лк. Режим освещения — 12 свет : 12 темнота. Кормление осуществляли два раза в сутки комбикормом TetraMin Granules (производства Tetra, Германия). Количество вносимого корма регулировали в зависимости от его потребления особями. Все емкости были подключены к единой системе биологической фильтрации. Температура содержания 27–28°C.

В первом эксперименте в емкостях размещали по 5 экз. молоди креветки. Использовали емкости шести цветов: белого, серого, черного, синего, зеленого, красного. Продолжительность эксперимента — 10 сут. Для каждого варианта эксперимента выполнено от пяти до семи повторностей. Общее количество особей для каждого варианта без учета особей, погибших в результате каннибализма, составило не менее 20 экз. По окончании эксперимента масса особей в среднем составила 0.87 (± 0.38) г, длина — 34.2 (± 4.4) мм.

Во втором эксперименте молодь размещали индивидуально в емкостях серого, синего и красного цветов. Продолжительность эксперимента — 30 сут. Выполнены 24 повторности для каждого варианта. За время проведения эксперимента все особи перелиняли от одного до трех раз (в среднем два раза). По окончании эксперимента масса особей в среднем составила 4.40 (± 1.20) г, длина — 55.8 (± 4.8) мм.

В последние сутки экспериментов, через 5 ч после включения освещения, креветок отлавливали из емкостей. При помощи планшетного сканера Epson Perfection 4990 (разрешение 1200 dpi) получены изображения креветок с латеральной стороны. Для предотвращения искажения цвета сканирование осуществляли без использования

автоматических алгоритмов цветокоррекции, а в область сканирования помещали эталонный образец. Измеряли массу и длину тела (от глазной выемки до конца тельсона).

При анализе полученных изображений использовали программу Adobe Photoshop CS6. На всех изображениях выполняли коррекцию цвета по эталону, после чего в цветовом пространстве CIE Lab (CIE L*a*b*) измеряли показатели, характеризующие окраску особи. Измерения проводили на латеральной части второго сегмента абдомена, синей полосе на карапаксе и первой трети рострума (рис. 1). В цветовом пространстве CIE Lab координатой *L* обозначена яркость, или светлота (изменяется от 0 до 100, т.е. от самого темного до самого светлого). Хроматическая составляющая в CIE Lab задана двумя декартовыми координатами *a* и *b*: первая обозначает положение цвета в диапазоне от зеленого до красного, вторая — от синего до желтого. Сходную методику оценки цвета особей с использованием цветового пространства CIE Lab применяли при изучении креветок *Penaeus monodon* [24], *Penaeus vannamei* [23] и омара *Homarus americanus* [30]. Мы также учитывали количество темных полос на бранхиостегите креветок.

Статистическая обработка результатов выполнена в программе Statistica v.12. Влияние цвета фона и освещенности на окраску особей оценивали с помощью критерия Краскела-Уоллиса. При обнаружении статистически значимых различий между группами проводили апостериорные сравнения с помощью критерия Манна-Уитни. При проведении множественных сравнений критический уровень значимости рассчитывали по формуле $p^* = 1 - 0.95^{1/n}$, где *n* — количество проводимых сравнений. Для выявления различий между вариантами экспериментов применяли канонический дискриминантный анализ [31]. Использовали пошаговую процедуру отбора признаков. Этот метод позволяет выделить наиболее информативные признаки и их сочетания. Статистическую значимость обнаруженных различий оценивали при помощи лямбда-критерия Уилкса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первом эксперименте спустя 10 сут обнаружены статистически значимые отличия в окраске молоди креветок. Сильнее всего выделялись особи, содержащиеся на черном фоне: они были темнее по всем показателям, а самую светлую окраску имели особи, которые находились на белом фоне (рис. 2). В окраске абдомена у особей, содержащихся на черном фоне, преобладал синий оттенок, а рострум часто был окрашен в красный цвет (рис. 3). Усредненные показатели окраски (яркость — координата *L* и хроматическая составляющая — координаты *a* и *b*) абдомена и рострума молоди креветок, содержащейся на

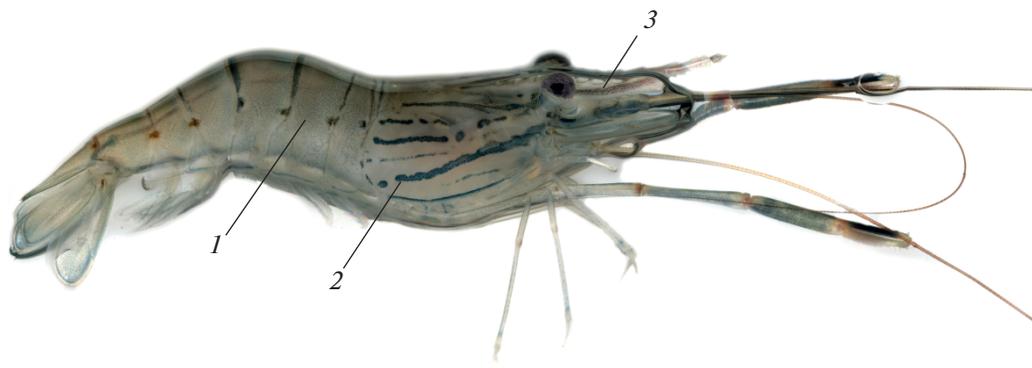


Рис. 1. Общий вид молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii*: 1–3 – точки измерения яркостных и хроматических показателей окраски: 1 – abdomen, 2 – полоса на карапаксе, 3 – рostrum.

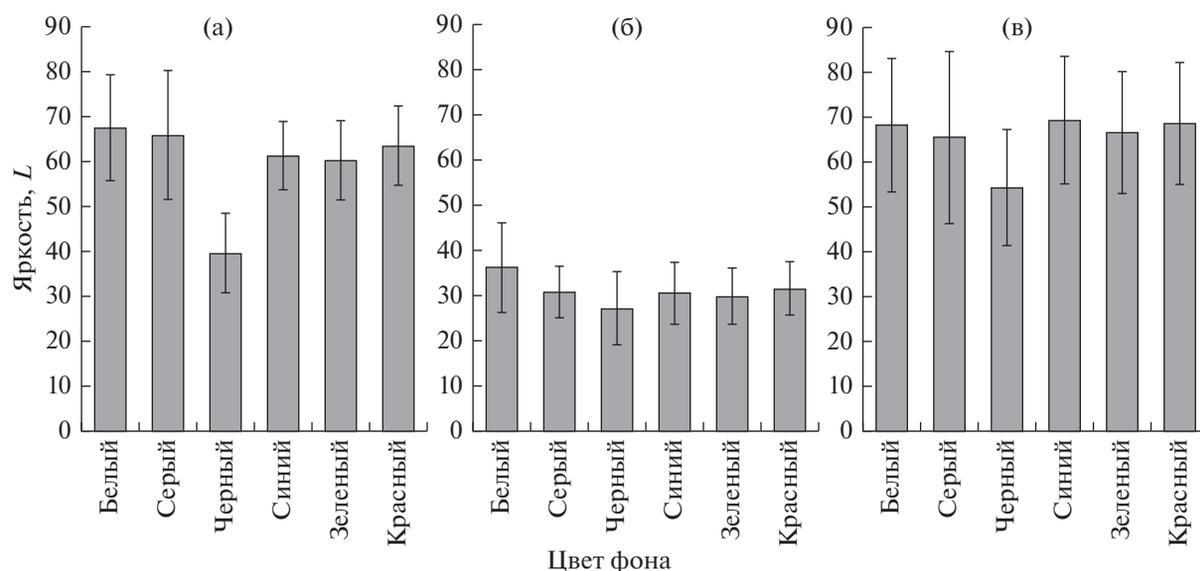


Рис. 2. Показатели яркости окраски (координата L в цветовом пространстве CIE Lab) у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – абдомен; б – полоса на карапаксе; в – рostrum.

черном фоне, имели статистически значимые отличия от всех прочих вариантов эксперимента (см. рис. 2а, в; 3а, в). У креветок, содержащихся в емкостях с серым, синим, зеленым, красным и белым фонами, отмечены сходные показатели яркости окраски (см. рис. 2), а различия хроматической составляющей окраски (координат a и b в цветовом пространстве CIE Lab) между этими группами не были статистически значимыми (см. рис. 3). Следует отметить, что различия в яркостной и хроматической составляющих для абдомена и рostrума были выражены сильнее, чем те же показатели для полос на карапаксе. Статистически значимых отличий между группами по характеристикам цвета полос на карапаксе не выявлено, однако у особей из варианта с черным фоном число полос на карапаксе было больше (рис. 4), и они были четче выражены, чем у особей из прочих вариантов эксперимента.

При проведении дискриминантного анализа по комплексу признаков было выявлено, что большую часть различий описывают первые две дискриминантные функции (комбинации переменных): первая переменная учитывала 72% исходной изменчивости, вторая – 18%, а в целом они характеризовали 90% всей дисперсии. Наибольший вклад в различие выборок (рассчитывали по сумме значений стандартизированных коэффициентов первых двух дискриминантных функций) вносили данные, связанные с координатами L и a – цвета абдомена и рostrума. Статистически значимые различия по всему комплексу признаков отмечены для вариантов с черным и белым фонами (за исключением сочетаний белый–серый и белый–зеленый). В результате дискриминации четко обособился вариант эксперимента с черным фоном, тогда как все остальные варианты образовали плотную группу, что указы-

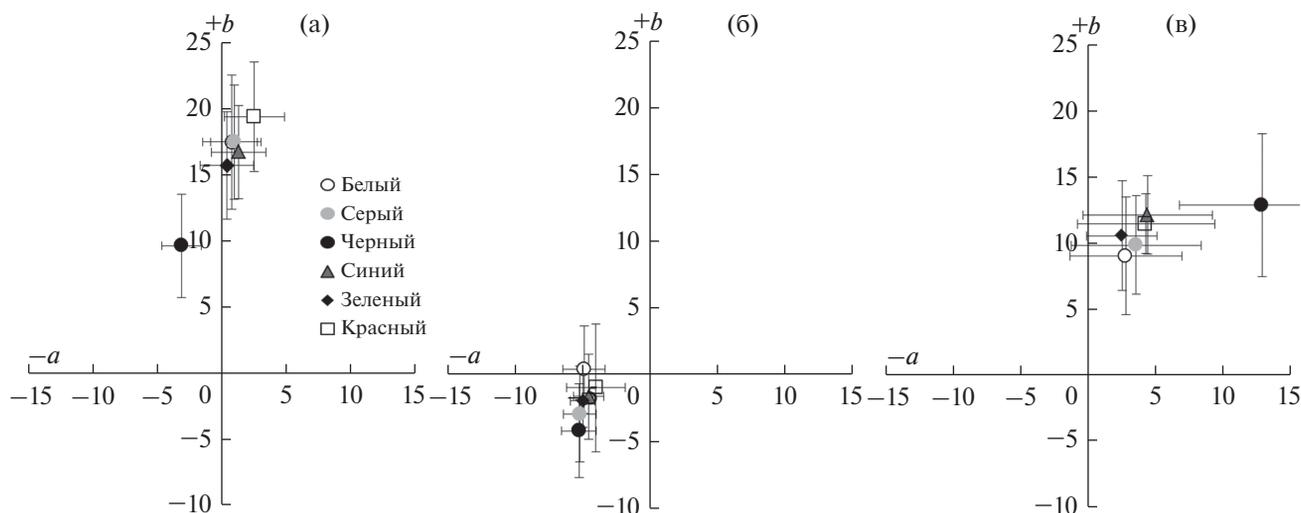


Рис. 3. Показатели хроматической составляющей (координаты a и b в цветовом пространстве CIE Lab) окраски у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – abdomen; б – полоса на карапаксе; в – рострум.

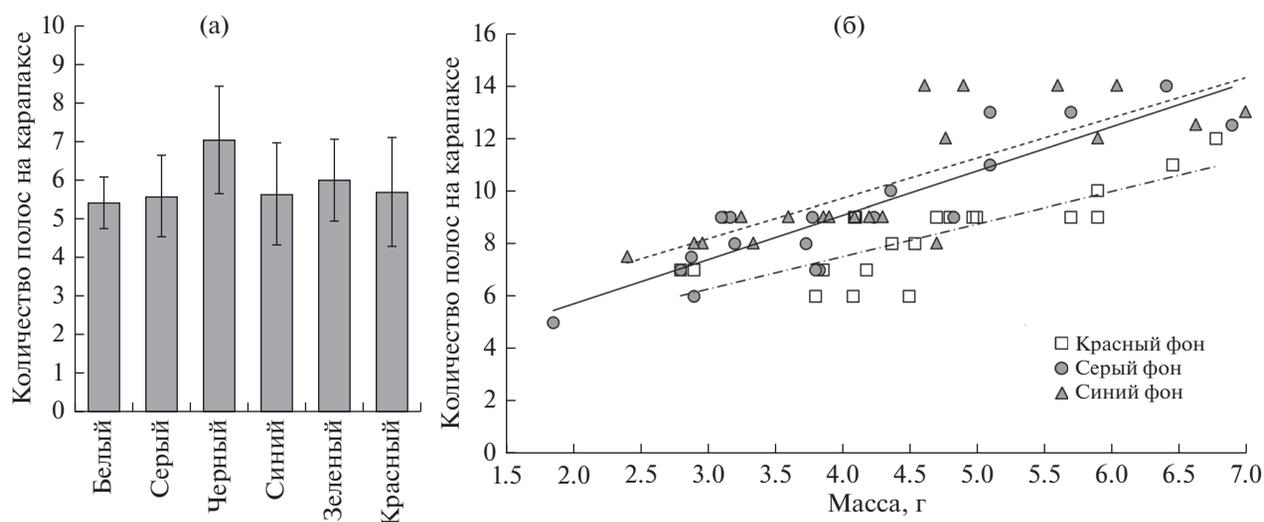


Рис. 4. Количество полос на бранхиостегите молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона: а – в эксперименте продолжительностью 10 сут; б – в эксперименте продолжительностью 30 сут.

вает на превалирование значений яркостных составляющих окраски для разделения групп.

Во втором эксперименте спустя 30 сут отмечено наличие статистически значимых отличий по хроматическим (координаты a и b в цветовом пространстве CIE Lab) показателям окраски креветок, содержащихся на красном фоне, от особей, содержащихся на сером и синем фонах (рис. 5). Статистически значимыми отличия были для всех трех точек проведения измерений. Кроме того, молодь креветки на красном фоне оказалась светлее (рис. 6), а количество полос на карапаксе у нее было меньше (см. рис. 4б), однако эти различия не были статистически значимы. Отличия в хроматических и яркостных показателях

окраски особей, содержащихся на сером и синем фонах, также не были статистически значимы.

При проведении дискриминантного анализа по комплексу признаков было выявлено, что большую часть (96%) различий описывает первая дискриминантная функция. Наибольший вклад в различение выборок вносит хроматическая составляющая окраски абдомена и рострума. В результате дискриминации четко обособился вариант эксперимента при содержании на красном фоне – наблюдаемые различия были статистически значимы.

Морфологически яркость окраски в первую очередь зависела от окрашенных в синий цвет участков гиподермы. У особей с темной окраской наблюдалось увеличение площади, занятой участ-

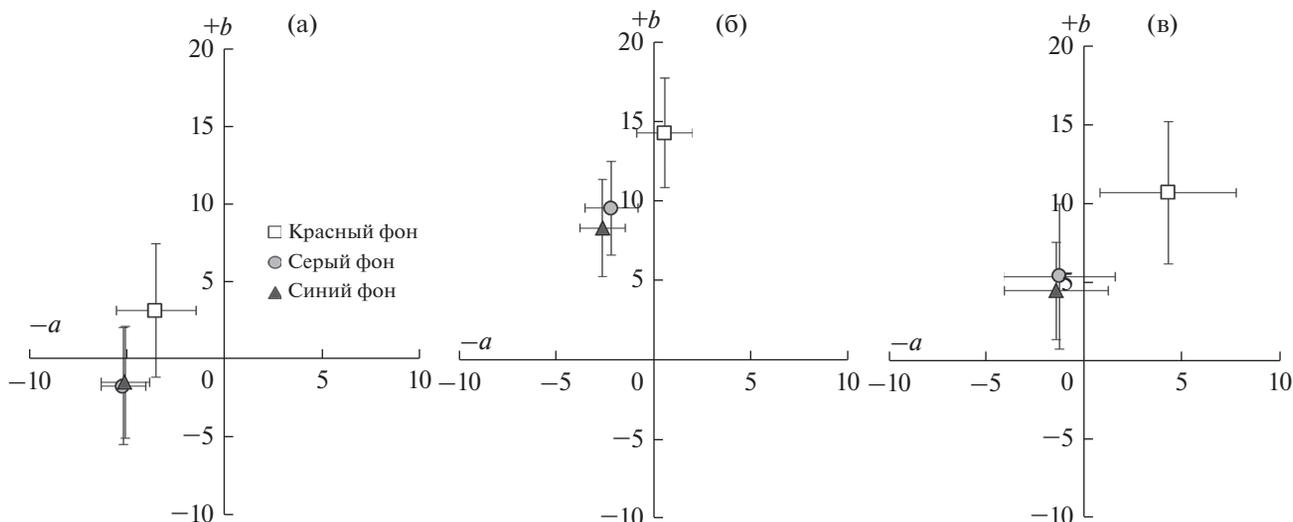


Рис. 5. Показатели хроматической составляющей (координаты a и b в цветовом пространстве CIELab) окраски у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – abdomen; б – полоса на карапаксе; в – рострум.

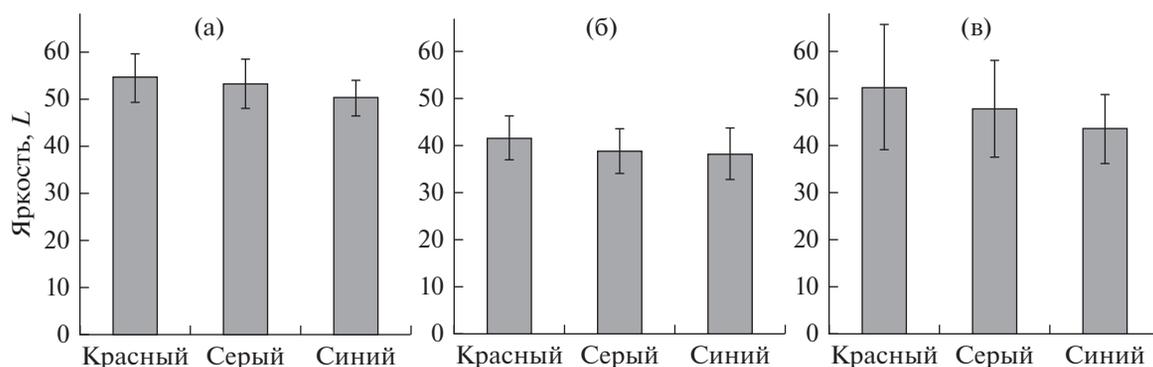


Рис. 6. Показатели яркости окраски (координата L в цветовом пространстве CIELab) у молоди креветки *Macrobrachium rosenbergii* в зависимости от цвета фона в эксперименте продолжительностью 10 сут: а – abdomen; б – полоса на карапаксе; в – рострум.

ками гиподермы, окрашенными в синий цвет, в том числе рост числа полос на карапаксе. У особей, демонстрировавших более светлую окраску, напротив, площадь, занятая окрашенными в синий цвет участками гиподермы, была меньше.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Эффективность криптической окраски определяется ее соответствием окружающему особь пространству: окрашенные в светлые тона особи будут заметны на темном фоне, а темные – на светлом. Аналогичные проблемы возникают и в случае наличия цветового контраста между окраской особи и фоном. В меняющихся условиях среды камуфлирующие свойства окраски могут достигаться тремя основными способами: коррекцией окраски, перемещением особи в более подходящие биотопы, использованием компромиссного универсального варианта окраски, подходящего для широкого диапазона биотопов [7, 32, 33]. Меха-

низм изменения окраски в постоянно трансформирующихся условиях среды должен поддерживать эффективный баланс между скоростью изменения окраски и затратами на этот процесс. Создание высокоэффективного механизма требует существенных энергетических затрат и эволюционных ресурсов [34], поэтому лишь небольшое количество групп животных смогло сформировать системы, позволяющие очень быстро изменять окраску. Среди гидробионтов такими способностями обладают головоногие моллюски и некоторые виды рыб [35, 36]. У других видов животных распространенным является изменение окраски, связанное с сезонами или стадиями онтогенетического развития [1, 2, 34]. Для многих видов ракообразных характерна коррекция окраски при изменении фона. Чаще всего данный процесс растянут во времени и может занимать от нескольких часов до нескольких дней и даже месяцев [23, 24, 26, 30, 37]. В некоторых случаях это обусловлено наличием твердого и непро-

зрачного экзоскелета и связано с линочными процессами [13].

У молоди креветки *M. rosenbergii* эффект камуфляжа достигается за счет сочетания нескольких стратегий: “разрушающего” контур тела рисунка полос на карапаксе; общего тона окраски тела, который позволяет особи сливаться с окружающим фоном; прозрачности отдельных участков тела; более темной окраски спины и светлой брюшной стороны. Наши исследования продемонстрировали наличие у молоди *M. rosenbergii* механизмов, позволяющих изменять яркостные и хроматические характеристики окраски. Полученные нами в первом эксперименте результаты показали, что изменение в окраске молоди *M. rosenbergii* происходит в первую очередь для ее коррекции в соответствии с яркостными характеристиками окружающего биотопа. Использование черного фона привело к значимым изменениям окраски: окраска особей стала темнее и насыщеннее, при этом ее хроматические показатели не претерпели существенных изменений.

Результаты второго эксперимента демонстрируют наличие изменений хроматической составляющей окраски. Зафиксированные нами изменения окраски особей, находившихся на красном фоне, подтверждают литературные данные [27–29] о наличии цветного зрения у креветки *M. rosenbergii* и свидетельствуют о том, что оно задействовано в процессах адаптации криптической окраски особи. Однако отсутствие статистически значимых различий между группами, содержащимися в емкостях с фоном разного цвета, может свидетельствовать о том, что изменения яркостных характеристик окраски преобладают над изменениями хроматических составляющих окраски. Изменение окружающих условий сказывается в первую очередь на яркостных характеристиках окраски. Возможно, изменение яркости субстратов в естественных условиях происходит чаще, чем изменение их цвета.

Другим объяснением того, что у молоди креветки изменения яркостных характеристик окраски преобладают над изменениями ее хроматических составляющих, может быть то, что в общем паттерне окраски молоди преобладают дизруптивные элементы. Это подтверждают минимальные изменения хроматической составляющей полос на карапаксе. В результате сочетание криптической и дизруптивной окраски у молоди *M. rosenbergii* оказывается достаточно эффективным в широком цветовом диапазоне. Такой тип окраски особенно эффективен в зарослях, где часто предпочитает держаться молодь *M. rosenbergii* [38, 39]. Интересно, что изменение как яркостных, так и хроматических составляющих окраски сильнее всего проявляется на абдомене, который в меньшей степени участвует в создании рисунка у *M. rosenbergii*, что отличает ее от креветки-хамелеона *Hippolyte varians*, у которой изменение хроматиче-

ских составляющих окраски в зависимости от фона выражено очень ярко [34, 37].

Итак, наши эксперименты показали, что основной маскировки у молоди креветки *M. rosenbergii* является сочетание криптического и дизруптивного типов окраски, основной паттерн которых остается устойчивым в широком диапазоне условий. При смене фона происходит коррекция яркостной составляющей как элементов криптической, так и дизруптивной окраски. Хроматические составляющие окраски также изменяются, но для их устойчивого проявления требуется более длительный период времени. Изменение хроматических характеристик окраски свидетельствует об участии цветного зрения в регулировании окраски у молоди креветки *M. rosenbergii*.

Мы признательны коллективу отдела марикультуры беспозвоночных ФГБНУ “ВНИРО” за помощь в проведении экспериментов. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. В работе не содержится каких-либо исследований с участием людей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Thayer G.H. Concealing-Coloration in the animal kingdom: an exposition of the laws of disguise through color and pattern: being a summary of Abbott H. Thayer's discoveries. New York: Macmillan, 1909. 469 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.57368>
2. Cott H.B. Adaptive coloration in animals. New York: Oxford University Press, 1940. 600 p.
3. Endler J.A. Disruptive and cryptic coloration // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 2006. V. 273. P. 2425–2426. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3650>
4. Stevens M. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration // Proc. Roy. Soc. B. 2007. V. 274. P. 1457–1464. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0220>
5. Stevens M., Merilaita S. Introduction. Animal camouflage: current issues and new perspectives // Phil. Trans. R. Soc. B. 2009. V. 364. P. 423–427. 0217. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008>
6. Darnell M.Z. Ecological physiology of the circadian pigmentation rhythm in the fiddler crab *Uca panacea* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2012. V. 426–427. P. 39–47. 014. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.05>
7. Price T., Green S., Troscianko J. et al. Background matching and disruptive coloration as habitat-specific strategies for camouflage // Sci. Rep. 2019. V. 9. №1:7840. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44349-2>
8. Carvalho L.N., Zuanon J., Sazima I. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators // Neotrop. Ichthyol. 2006. № 4. P. 219–224. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252006000200008>

9. Tume R.K., Sikes A.L., Tabrett S. et al. Effect of background colour on the distribution of astaxanthin in black tiger prawn (*Penaeus monodon*): Effective method for improvement of cooked color // *Aquaculture*. 2009. V. 296. P. 129–135.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.08.006>
10. Stevens M., Merilaita S. Defining disruptive coloration and distinguishing its functions // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2009. V. 364. P. 481–488.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0216>
11. Stevens M., Cuthill I.C., Windsor A.M., Walker H.J. Disruptive contrast in animal camouflage // *Proc. R. Soc. B*. 2006. V. 273. P. 2433–2438.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3614>
12. Fraser S., Callahan A., Klassen D., Sherratt T.N. Empirical tests of the role of disruptive coloration in reducing detectability // *Proc. Biol. Sci. B*. 2007. V. 274. P. 1325–1331.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0153>
13. Stevens M. Color change, phenotypic plasticity, and camouflage // *Front. Ecol. Evol.* 2016. V. 4. № 51. P. 1–10. doi: 10.3389/fevo.2016.00051
14. Johnsen S. Hidden in Plain Sight: The Ecology and Physiology of Organismal Transparency // *Reference: Biological Bulletin*. 2001. V. 201. P. 301–318.
<https://doi.org/10.2307/1543609>
15. Борисов Р.Р., Печенкин Д.С., Ковачева Н.П. Формирование окраски и товарный вид гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* // *Рыбное хозяйство*. 2016. № 3. С. 60–66.
16. Браун Ф.А. Хеморецепторы и изменение окраски // *Сравнительная физиология животных* / Под ред. Браун Ф.А. М.: Мир, 1978. Т. 3. С. 519–583.
17. Carlisle D.B., Knowles F.G.W. Endocrine control in crustaceans. Cambridge Univ. Press, 1959. 120 p.
18. Rao K.R. Pigmentary effectors // *The Biology of crustacea: integument, pigments and hormonal processes* / Eds. Bliss D.E., Mantel L.H. New York: Academic Press, 1985. P. 395–462.
19. Rao K.R. Crustacean pigmentary-effector hormones: chemistry and functions of RPCH, PDH, and related peptides // *Am. Zool.* 2001. V. 41. P. 364–379.
20. McNamara J.C., Milograna S.R. Adaptive color change and the molecular endocrinology of pigment translocation in crustacean chromatophores // *The Natural History of the Crustacea*. V. 4. Physiology / Eds. Chang E.S., Thiel M. Oxford University Press, 2015. P. 68–102.
21. Aréchiga-Palomera M.A., Vega-Villasante F., Montoya-Martínez C. et al. Background color effect on the pigmentation of prawn *Macrobrachium tenellum* // *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 2018. V. 46. № 3. P. 610–614.
<https://doi.org/10.3856/vol46-issue3-fulltext-16>
22. Bauer R.T. Color patterns of the shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola* (Caridea: Hippolytidae) // *Marine Biology*. 1981. V. 64. P. 141–152.
23. Parisenti J., Beirao J.L., Mourino F.N. Vieira effect of background color on shrimp pigmentation // *Boletim do Instituto de Pesca*. 2011. V. 37. № 2. P. 177–182.
24. Wade N.M., Anderson M., Sellars M.J. et al. Mechanisms of colour adaptation in the prawn *Penaeus monodon* // *J. Exp. Biol.* 2012. V. 215. № 2. P. 343–350.
<https://doi.org/10.1242/jeb.064592>
25. Stevens M., Lown A., Wood L. Color change and camouflage in juvenile shore crabs *Carcinus maenas* // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2014. V. 2:14. P. 1–14.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00014>
26. Díaz-Jiménez L., Hernández M., Pérez-Rostro C. The effect of background colour and lighting of the aquarium on the body pigmentation of the peppered shrimp *Lysmata wurdemanni* // *Aquaculture Res.* 2018. V. 49. P. 3508–3516.
<https://doi.org/10.1111/are.13816>
27. Kawamura G., Bagarinao T.U., Yong A.S.K. Sensory systems and feeding behaviour of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, and the marine whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei* // *Borneo J. of Marine Science and Aquaculture*. 2017. V. 1. P. 80–91.
28. Kawamura G., Bagarinao T.U., Yong A.S.K. et al. Shelter colour preference of the postlarvae of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* // *Fish. Sci.* 2017. V. 83. P. 259–264.
<https://doi.org/10.1007/s12562-017-1062-8>
29. Kawamura G., Bagarinao T.U., Yong A.S.K. et al. Limit of colour vision in dim light in larvae of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* // *Fisheries Science*. 2018. V. 84. № 4. P. 365–371.
<https://doi.org/10.1007/s12562-018-1179-4>
30. Tlustý M.F., Metzler A., Huckabone S. et al. Morphological colour change in the american lobster (*Homarus americanus*) in response to background colour and UV light // *New. Zeal. J. Mar. Fresh.* 2009. V. 43. P. 247–255.
<https://doi.org/10.1080/00288330909509998>
31. Тюрин В.В., Щеглов С.Н. Дискриминантный анализ в биологии. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2015. 126 с.
32. Merilaita S., Tuomi J., Jormalainen V. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. V. 67. P. 151–161.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01858.x>
33. Houston A.I., Stevens M., Cuthill I.C. Animal camouflage: compromise or specialise in a two patch-type environment? // *Behavioral Ecology*. 2007. V. 18. P. 769–775.
<https://doi.org/10.2495/DNE-V4-N3-183-202>
34. Duarte R., Flores A., Stevens M. Camouflage through colour change: Mechanisms, adaptive value and ecological significance // *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 2017. V. 372. P. 20160342
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0342>
35. Mäthger L.M., Chiao C.C., Barbosa A. et al. Disruptive coloration elicited on controlled natural substrates in cuttlefish, *Sepia officinalis* // *J. Exp. Biol.* 2007. V. 210. P. 2657–2666.
<https://doi.org/10.1242/jeb.004382>
36. Smithers S., Wilson A., Stevens M. Rock pool gobies change their body pattern in response to background features // *Biol. J. Linn. Soc.* 2017. V. 121. P. 1–13.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw022>
37. Green S., Duarte R., Kellett E. et al. Colour change and behavioural choice facilitate chameleon prawn camouflage against different seaweed backgrounds // *Commun. Biol.* 2019. V. 230. № 2. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1038/s42003-019-0465-8>
38. New M.B., Valenti M.B., Tidwell J.H. et al. Freshwater prawns. Biology and farming. Wiley-Blackell, 2010. 544 p.
39. Ковачева Н.П., Жигин А.В., Борисов Р.Р. и др. Биология и культивирование гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1876). М.: Изд-во ВНИРО, 2015. 112 с.
40. Todd P.A., Qiu W., Chong K.Y. Ontogenetic shifts in carapace patterning and/or colouration in intertidal and subtidal brachyuran crabs // *Raffles B. Zool.* 2009. V. 57. P. 543–550.

ПОДВИЖНОСТЬ СПЕРМАТОЗОИДОВ РЫЖЕЙ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) И КРАСНОЙ (*CL. RUTILUS*) ПОЛЕВОК В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2022 г. Г. Ю. Смирнов*

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

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

Поступила в редакцию 14.04.2021 г.

После доработки 21.07.2021 г.

Принята к публикации 23.07.2021 г.

У близкородственных видов грызунов – рыжей и красной полевки (*Clethrionomys glareolus*, $n = 71$; *Cl. rutilus*, $n = 52$), населяющих окрестности двух медеплавильных заводов на Среднем Урале, исследовали подвижность эпидидимальных сперматозоидов с учетом функциональной группы (сеголетки и перезимовавшие особи). Долю подвижных клеток (Motile) и показатели движения (VCL, VSL, VAP, ALH, BCF, STR, LIN) определяли с помощью автоматической системы анализа CASA (Hamilton Thorne, USA). Показатели подвижности сперматозоидов оказались видоспецифичными: скорость (VCL, VSL, VAP) и прямолинейность движения (LIN) у рыжей полевки оказалась выше, а частота колебаний головки (BCF) меньше по сравнению с красной. Подвижность сперматозоидов обоих видов не зависела от района и функциональной группы: у красной полевки подвижность не различалась между участками с разной токсической нагрузкой, у рыжей полевки на сильно загрязненных участках доля подвижных клеток (Motile) и скорость сперматозоидов (VCL) были снижены по сравнению с фоновыми. Однако изменчивость показателей, обусловленная загрязнением, составляла всего 9 и 8% соответственно, т.е. показатели подвижности сперматозоидов грызунов из природных популяций слабо подвержены влиянию загрязнения.

Ключевые слова: подвижность сперматозоидов, фертильность, успешность репродукции, грызуны, медеплавильные заводы, тяжелые металлы

DOI: 10.31857/S0367059722010103

Мелкие млекопитающие, населяющие промышленные районы, в процессе жизни подвергаются как непосредственному воздействию загрязненной токсикантами среды (в первую очередь через объекты питания – растения, беспозвоночных и воду), так и косвенному – через пессимизацию местообитаний [1–4]. Считается [4, 5], что приспособление к токсическим факторам среды реализуется на основе компенсаторных демографических реакций в популяциях. Для мелких насекомоядных и мышевидных грызунов в условиях техногенной деградации среды характерно снижение численности популяций и обеднение состава сообществ. Ключевая роль в адаптации, направленной на выживание вида в неблагоприятных условиях, принадлежит воспроизводству, однако, несмотря на обилие фактического материала, общие закономерности варьирования плодовитости животных, связанные с качеством среды обитания, до сих пор не выявлены [4, 5]. При этом большинство методов оценки фертильности животных из природных популяций (лабораторные эксперименты с затравкой, натурные наблюдения в природных

биогеоценозах, математическое моделирование и экстраполяция и т.д.) базируется на методах, разработанных классической токсикологией [5].

Существует множество способов оценки мужской фертильности [6]. Одним из наиболее информативных методов, определяющих функциональные свойства половых клеток, считают оценку их подвижности [7]. Для лабораторных мышей (Swiss mice), например, установлены пороги “репродуктивного краха” – нижние уровни подвижности сперматозоидов, ведущие к резкому снижению фертильности самцов [8]. Подвижность сперматозоидов измеряют как “вручную”, с помощью счетных (Бюркера, Нойбауэра, Горяева, Петрова-Хауссера и др.) или специализированных камер (Маклера, MMC-SR), так и с помощью различных автоматизированных систем: Hamilton Thorne Sperm Analyser (IVOS, CEROS, USA), Sperm Class Analyzer (SCA, Spain), Androvision (Germany), MMC Сперм (Россия), SFA 500-2 (Россия) и др. У автоматического анализатора есть ряд преимуществ: он позволяет расклады-

вать движение клетки на несколько составляющих, что увеличивает информативность этого параметра. Кроме того, автоматический анализ более точен и надежен, что позволяет получать воспроизводимые данные и с некоторыми поправками сравнивать результаты разных исследователей [9].

Почти сразу после появления автоматических систем анализа спермы в середине 1980-х гг. они были апробированы в токсикологических экспериментах и для выявления эффектов загрязнения среды [10]. Однако до сих пор большинство работ этой направленности выполнены на человеке [11], хозяйственно значимых [12] и лабораторных животных [13]. Исследований животных из природных популяций значительно меньше [14, 15], а для условий загрязненной среды, за очень редким исключением [16, 17], практически нет.

Несмотря на то, что ежегодное количество исследований с использованием CASA (Computer-Assisted Sperm Analysis) составляет несколько сотен, у многих видов животных показатели подвижности сперматозоидов не изучены, поскольку отбор эякулята зачастую затруднен. У мышевидных грызунов отбор усложняется из-за небольших размеров репродуктивных органов и объема эякулята, поэтому у них чаще исследуют сперматозоиды из хвостовой части эпидидимиса как самые близкие по своим свойствам (жизнеспособности и фертильности) к сперматозоидам эякулята или клеткам из семявыносящего протока [18–20]. Полностью такие необходимые для естественного оплодотворения яйцеклетки свойства, как подвижность и капацитация, изначально иммобильные эпидидимальные сперматозоиды могут приобретать после добавления питательной среды, содержащей вещества, аналогичные семенной жидкости и веществам маточных путей [20, 21].

Большинство исследователей считают сперматозоиды чувствительными к загрязнению (например, для грызунов [3, 22]), однако до сих пор данные о качестве спермы животных из загрязненных территорий неполны и часто противоречивы: авторы не всегда обнаруживают токсические эффекты – уменьшение концентрации и подвижности сперматозоидов, а также увеличение доли аномальных клеток [20, 21, 23].

Цель настоящей работы – оценить влияние промышленного загрязнения, вызванного металлургическим производством, на подвижность сперматозоидов двух близкородственных симпатрических видов грызунов: рыжую (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) и красную (*Cl. rutilus*, Pallas, 1779) полевков.

Для оценки связи подвижности эпидидимальных сперматозоидов с уровнем загрязнения оценивали долю подвижных клеток и семь показателей, описывающих их движение. Ожидали, что

высокий уровень загрязнения среды будет негативно влиять на показатели подвижности, а токсические эффекты будут выражены одинаково у обоих видов. Включение в анализ рыжей и красной полевков позволяет сравнить репродуктивный ответ близкородственных видов на условия загрязненной среды и проверить общность результатов.

Подвижность сперматозоидов полевков исследовали с учетом функциональных групп (сеголеток и перезимовавших особей), составляющих популяцию. Такая структура популяции, характерная для мышевидных грызунов природных зон умеренного пояса, обусловлена двумя вариантами онтогенеза, при которых сеголетки созревают в год своего рождения (I вариант) или на следующий год после зимовки (II вариант). Считается [24, 25], что вариант онтогенеза может детерминировать различные признаки животных, в том числе репродуктивные.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования

Работы проведены в окрестностях двух металлургических заводов – Среднеуральского (СУМЗ) и Кировградского (КМК). Оба предприятия расположены в одной ландшафтно-климатической зоне и имеют сопоставимый (на момент исследования) объем выбросов и сходный спектр приоритетных токсикантов – сернистый ангидрид (SO₂), металлы (Cu, Zn, Pb, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоиды (As). В результате многолетней работы предприятий (СУМЗ действует с 1940 г., КМК – с 1914 г.) в их окрестностях сформировались техногенные геохимические аномалии с повышенным в 10–100 раз по сравнению с фоновым содержанием металлов и других элементов в почве. Несмотря на реконструкцию предприятий и регистрируемое в последнее десятилетие снижение выбросов, степень их воздействия на экосистемы остается высокой [6, 26].

Участки отловов располагали на территориях с различной степенью поражения экосистем. Биотопы, в которых проводили отловы, представляли собой пихтово-еловые и смешанные леса. Зоны токсической нагрузки выделяли на основе геоботанических описаний и содержания металлов в лесной подстилке: незагрязненная, или фоновая зона (Bg, 20–40 км от заводов) и зона сильного загрязнения, или импактная (I, 1.5–6 км от заводов). С приближением к источнику выбросов наблюдали постепенную трансформацию различных параметров среды: увеличение содержания металлов в биосубстратах, пессимизацию микросредовых характеристик, снижение разнообразия и продуктивности травянистого и древесного ярусов и др. [4, 26, 27].

Таблица 1. Объем и структура выборок *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* для анализа подвижности сперматозоидов

Вид	Источник загрязнения	Зона загрязнения	Количество сеголеток/перезимовавших особей в разные годы			
			2018	2019	2020	все годы
<i>Cl. glareolus</i>	СУМЗ	Bg	0/2	0/5	0/17	0/24
		I	3/2	5/0	0/9	8/11
	КМК	Bg	0/0	7/1	0/11	7/12
		I	0/0	0/0	5/4	5/4
<i>Cl. rutilus</i>	СУМЗ	Bg	1/0	0/0	0/1	1/1
		I	2/0	8/1	6/8	16/9
	КМК	Bg	0/0	6/1	0/5	6/6
		I	0/0	4/3	2/4	6/7

Примечание. Bg – фоновая территория (20–40 км от заводов), I – импактная (1.5–6 км от заводов).

Отлов животных

В работе использовали материалы отловов мелких млекопитающих (рыжих и красных полевков) в 2018–2020 гг. Животных отлавливали с середины мая до конца августа с помощью деревянных трапиковых живоловок. Самцов передерживали 1–3 дня в лаборатории при естественном освещении и комнатной температуре. Животные получали овес, морковь и огурцы, для подстилки использовали древесные опилки и сено. Зверьков умерщвляли цервикальной дислокацией. По комплексу признаков (массе и размерам тела, состоянию половых желез, наличию тимуса и зубных корней) самцов дифференцировали на две функциональные группы – сеголеток (m) и перезимовавших особей (ow) [24]. В анализ включили только половозрелых самцов без видимых признаков инволюции семенников и семенных пузырьков. Различия, связанные с другими репродуктивными стадиями (созреванием, старением), в данной работе не исследовали [25].

Структура выборки отражала численность и состав сообществ грызунов в исследуемые годы ($n = 123$, табл. 1). Основную часть выборки составляли самцы, отловленные в годы высокой численности (2019–2020). При этом структура сообществ в разных зонах в районе СУМЗа различалась: на фоновых участках преобладала рыжая полевка, на импактных – доминировали оба вида [4].

Определение подвижности сперматозоидов

После вскрытия у самцов извлекали эпидидимисы, делали тонкий прокол в их хвостовой части, с помощью микропипетки-дозатора (Proline, Sartorius AG, Finland, 0.1–2.5 мкл) отбирали 0.5 мкл эпидидимальной жидкости и помещали в питательную среду объемом 2 мл на 10–15 мин. Манипуляции с эпидидимисами выполняли под стереоскопическим микроскопом МС-2 (Биомед, Россия). Готовой суспензией заполняли обе ка-

меры (по 10 мкл суспензии на камеру) предметных стекол (2X-CEL chamber, Hamilton Thorne, USA, глубина камеры 80 мкм) и закрепляли на нагревателе предметных стекол (MiniTherm, Hamilton Thorne, USA) под объективом микроскопа.

В качестве питательной среды использовали смесь растворов DMEM (Dulbecco's Modified Eagle's Medium, с L-глутамином и глюкозой 4.5 г/л) и 2% BSA (bovine serum albumin). Оба раствора – производства “БиолоГ”, Россия. Смесь DMEM & BSA представляет собой модификацию питательных сред, применяемых для анализа подвижности сперматозоидов лабораторных мышей (Crlj:CD1 (ICR) mice) [28] и рыжих полевков из лабораторной колонии [29]. Готовую смесь разливали в стерильные микропробирки и помещали на термостатик (Микростат, Техном, Россия) при температуре 37°C.

Для анализа подвижности сперматозоидов использовали правый эпидидимис, кроме двух случаев выраженной асимметрии эпидидимисов (правый орган был в 2 раза меньше левого) и двух случаев технической ошибки при отборе проб. Подвижность измеряли с помощью системы CEROS CASA (Computer-assisted sperm analysis): специализированной программы MouseTraX v. 12.3 (Hamilton Thorne, USA), микроскопа (Olympus CX41, Japan) и видеокамеры (Sony XC-ST50, Japan). Движение сперматозоидов снимали при увеличении объектива $\times 4$ на 30 последовательных кадрах при скорости 60 кадр/с в 3 и более полях зрения. Клетки, попавшие только в часть отснятых кадров, в анализ не включали. Анализировали в среднем 450 (240–1782) треков движения сперматозоидов на особь. В данной работе исследовали долю подвижных клеток и показатели их движения (табл. 2, рис. 1). Подвижные клетки при этом не дифференцировали на медленные и прогрессивные.

Таблица 2. Исследованные показатели подвижности сперматозоидов

Обозначение показателя	Расшифровка	Единица измерения	Описание показателя
Motile	Motile cells	%	Доля подвижных клеток
VCL	Curvilinear line velocity	мкм/с	Скорость движения клетки по кривой отснятого трека
VSL	Straight line velocity	мкм/с	Скорость движения клетки по прямой от начала до конца трека
VAP	Average path velocity	мкм/с	Скорость движения клетки по усредненной траектории
ALH	Amplitude of lateral displacement	мкм	Амплитуда отклонения головки сперматозоида от усредненной траектории
BCF	Beat cross frequency	Гц	Частота колебаний головки сперматозоида
STR	Straightness	%	Прямолинейность усредненной траектории, степень направленности движения клетки, $(VSL/VAP) \times 100$
LIN	Linearity	%	Прямолинейность кривой отснятого трека, степень прямолинейности движения клетки, $(VSL/VCL) \times 100$

Статистический анализ

Статистический анализ выполнили в Statistica v. 8 (Statsoft Inc. 2007) и R (R Core Team 2020, IDE RStudio v. 1.4). Во всех случаях статистической единицей была особь. В расчетах использовали среднее арифметическое для особи, большинство показателей подвижности сперматозоидов имели нормальное распределение (тест Шапиро-Уилка). Структуру корреляций между показателями анализировали методом главных компонент.

Поскольку исходные данные представляют собой несбалансированный комплекс (см. табл. 1), влияние факторов (вид, функциональная группа, район, зона загрязнения) на подвижность сперматозоидов анализировали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Для анализа доли объясненной дисперсии R^2 использовали общие линейные модели (LM). Фактор “год” в данной работе не учитывали. Контроль над ожидаемой частотой ложных отклонений при множественных проверках статистических гипотез осуществляли с помощью поправки Беньямини-Йекутили (приведе-

ны скорректированные значения уровня значимости q).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Доля подвижных сперматозоидов у разных видов не различалась, однако у *Cl. glareolus* по сравнению с *Cl. rutilus* оказались выше все показатели скорости и ниже значения BCF (табл. 3). Из-за видоспецифичности показателей далее их анализировали отдельно для каждого вида.

У *Cl. glareolus* на первые две главные компоненты (PC 1 и PC 2) изменчивости показателей подвижности сперматозоидов приходилось 76.9% общей дисперсии, у *Cl. rutilus* – 76% (табл. 4). В первую главную компоненту у обоих видов основной вклад вносили показатели, характеризующие скорость сперматозоидов, во вторую – направленность движения. Для дальнейшего анализа выбрали два прозрачно интерпретируемых показателя с высокими факторными нагрузками, не коррелирующие между собой, – VCL (PC 1) и STR (PC 2). Также анализировали долю подвиж-

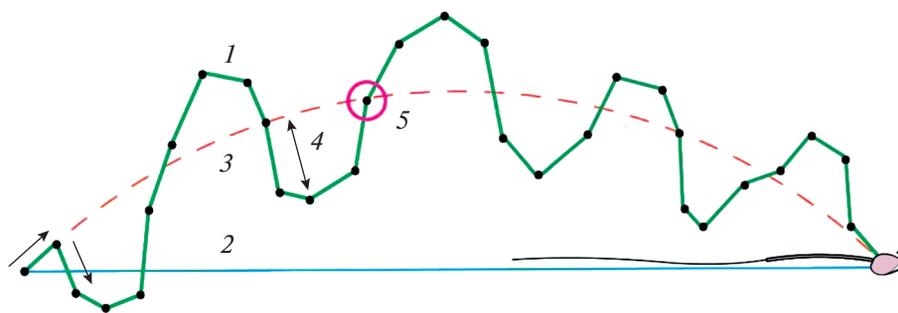


Рис. 1. Схема показателей подвижности сперматозоидов: 1 — скорость криволинейного движения (VCL); 2 — скорость прямолинейного движения (VSL); 3 — скорость движения клетки по усредненному пути (VAP); 4 — амплитуда отклонения головки сперматозоида (ALH); 5 — частота колебаний головки сперматозоида (BCF); точки — положение клетки в момент съемки.

Таблица 3. Показатели подвижности сперматозоидов *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* из фоновых территорий

Показатель	<i>Cl. glareolus</i> , <i>n</i> = 43	<i>Cl. rutilus</i> , <i>n</i> = 14	<i>q</i>
Motile, %	59.7 ± 1.35 (40.6–74.4)	53.4 ± 2.84 (36.0–70.9)	0.130
VCL, мкм/с	251.2 ± 4.88 (183.2–345.5)	223.6 ± 6.23 (185.1–267.7)	0.024
VSL, мкм/с	198.5 ± 3.62 (145.2–245.6)	173.3 ± 6.82 (147.4–230.0)	0.001
VAP, мкм/с	216.6 ± 3.89 (153.5–264.4)	188.7 ± 6.62 (156.9–244.2)	0.001
ALH, мкм	9.12 ± 0.27 (6.88–12.96)	9.0 ± 0.53 (6.23–13.4)	1.000
BCF, Гц	35.5 ± 0.48 (28.9–41.9)	38.9 ± 0.92 (29.5–46.4)	0.001
STR, %	91.1 ± 0.43 (83.3–96.3)	91.3 ± 0.93 (83.2–96.5)	1.000
LIN, %	79.0 ± 0.69 (68.0–87.0)	78.1 ± 1.73 (65.9–86.2)	1.000

Примечание. Motile – доля подвижных клеток, VCL – скорость криволинейного движения, VSL – скорость прямолинейного движения, VAP – скорость движения клетки по усредненному пути, ALH – амплитуда отклонения головки сперматозоида, BCF – частота колебаний головки сперматозоида, STR – степень направленности движения клетки, LIN – степени прямолинейности движения клетки. Приведены среднее ± ошибка среднего, минимальные и максимальные значения показателей.

ных клеток (Motile). На выбранные показатели не влияли ни функциональная группа, ни район отловов (для *Cl. glareolus* $|t| = 0.31–1.65$, $p = 0.103–0.756$; для *Cl. rutilus* $|t| = 0.25–1.66$, $p = 0.103–0.805$), что позволило объединить животных разных групп и из разных районов.

Влияние зоны загрязнения на Motile и VCL у рыжей полевки оказалось значимым: на импактных участках доля подвижных клеток и их скорость оказались ниже, чем у красной ($t_{\text{Motile}} = -2.60$, $p = 0.011$; $t_{\text{VCL}} = -2.43$, $p = 0.018$) (рис. 2). Однако фактор “зона загрязнения” объяснял только 9% общей дисперсии для Motile и 8% – для VCL. У красной полевки оба показателя не различались между зонами ($t_{\text{Motile}} = -0.21$, $p = 0.837$; $t_{\text{VCL}} = -1.87$, $p = 0.067$).

Показатель направленности движения (STR) сперматозоидов у обоих видов не различался между зонами: для *Cl. glareolus* $t = 0.60$, $p = 0.548$, для *Cl. rutilus* $t = -0.76$, $p = 0.451$.

Несмотря на то, что у красной полевки эффектов, связанных с зоной загрязнения, не обнаружено, изменчивость показателя VCL на импактных участках была выше, чем на фоновых ($CV_{\text{Bg}} = 10.43$; $CV_1 = 13.18$). Также у обоих видов на этих участках была выше изменчивость показателя Motile: для рыжей полевки – $CV_{\text{Bg}} = 14.85$; $CV_1 = 25.18$; для красной – $CV_{\text{Bg}} = 19.02$; $CV_1 = 23.37$, причем только на импактных участках встречались животные с крайне низкими показателями подвижности сперматозоидов (см. рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Референтные видовые значения показателей подвижности сперматозоидов

Несмотря на значительное количество работ о подвижности сперматозоидов, выполненных с помощью автоматических анализаторов [9, 30], для многих видов мелких млекопитающих сведения об этом параметре отсутствуют. Мы могли сравнить наши данные только для рыжей полевки. Так, M. Kotula-Balak et al. [31] приводят данные о подвижности сперматозоидов для 2-месяч-

Таблица 4. Факторные нагрузки двух главных компонент (PC 1 и PC 2) по показателям подвижности сперматозоидов *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus*

Показатель	<i>Cl. glareolus</i>		<i>Cl. rutilus</i>	
	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2
VCL, мкм/с	0.89	-0.25	0.90	-0.35
VSL, мкм/с	0.95	0.24	0.97	0.20
VAP, мкм/с	0.98	0.02	0.98	-0.09
ALH, мкм	0.24	-0.93	0.35	-0.92
BCF, Гц	-0.45	0.34	-0.28	0.27
STR, %	0.07	0.96	0.00	0.97
LIN, %	0.53	0.78	0.12	0.93
Доля общей дисперсии, %	43.2	33.7	38.9	37.1

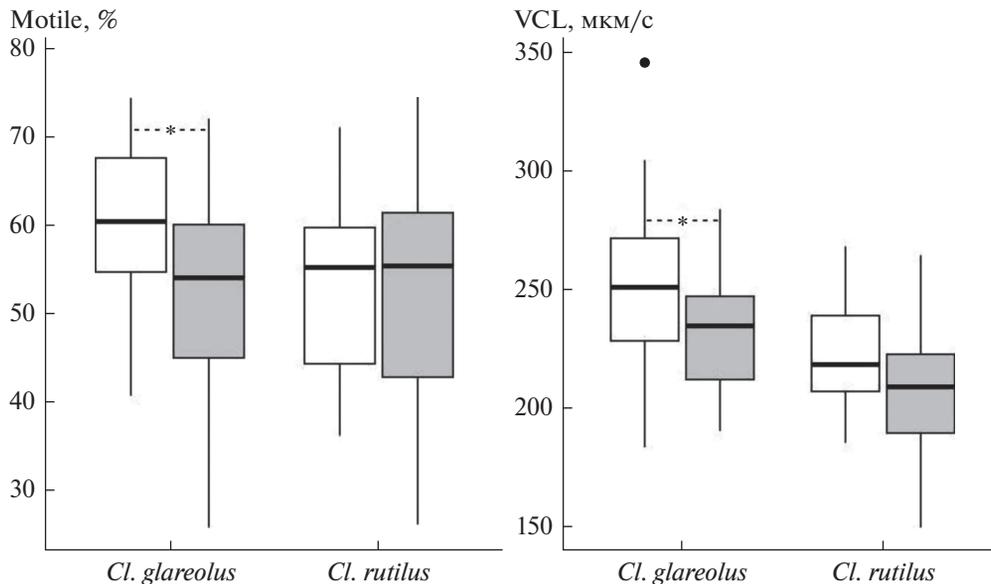


Рис. 2. Доля подвижных сперматозоидов (Motile, %) и скорость движения сперматозоидов по кривой (VCL, мкм/с) у *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* на фоновых (без заливки) и импактных (серая заливка) участках. Горизонтальная черта – медиана, границы ящика – межквартильный размах, усы – минимальное и максимальное значения, не превышающие 1.5 межквартильных размаха, точка – выброс. Звездочкой (*) отмечены различия при $p < 0.05$.

ных самцов *Cl. glareolus* из лабораторной колонии, а M. Tourmente et al. [32] – для *Cl. glareolus* ($n = 4$) из природной популяции. Полученные нами средние значения показателей скорости движения сперматозоидов (VCL, VSL, VAP) отличаются от данных этих авторов (выше в 1.5–2 раза), при этом показатель частоты колебаний головки (BCF) был сходным. Причины различий могут быть разными – от особенностей выборок и условий содержания животных до методов отбора и анализа образцов спермы. К наиболее вероятным причинам, связанным с отбором и анализом образцов, относят глубину камер, состав питательной среды, соблюдение температурного режима во время анализа, время предынкубации, опыт работы исследователя, разное программное обеспечение приборов [9].

Влияние состава питательной среды на подвижность клеток не всегда очевидно. Так, сравнение разных питательных сред показало, что добавление кальция, магния или глюкозы не улучшает показатели движения сперматозоидов в краткосрочной перспективе, напротив, альбумин необходим для длительного поддержания подвижности [28]. В то же время цитируемые авторы [31, 32] использовали разные среды (IVF с глюкозой (≈ 1 г/л) и альбумином, и mT-N с глюкозой (6 г/л) без альбумина), но получили в целом сходные значения показателей подвижности.

Высокую степень корреляции показателей скорости движения (VCL, VSL, VAP) сперматозоидов, обнаруженную нами у обоих видов полевок (см. табл. 4), показали также L. Gómez Montoto et al.

(2011) для 11 видов грызунов, M. Tourmente et al. (2015) для 18 видов, включая *Cl. glareolus* [32, 33]. Сходство связей показателей, приводимое этими авторами, может быть косвенным свидетельством валидности проведенного нами анализа. Кроме того, высокая степень корреляции показателей VCL, VSL, VAP является еще одним свидетельством прямолинейности их движения наряду с рассчитываемыми показателями STR и LIN.

A. Valverde et al. [34] на примере спермы хряков показали, что значения VSL и ALH устойчивы к настройкам съемки движения клеток. Этот важный результат позволяет ограничить список потенциальных факторов, влияющих на показатели подвижности сперматозоидов конкретного вида, двумя основными – особенностями методики отбора образцов и выборок. После стандартизации процедур отбора и анализа спермы показатели подвижности могут быть непосредственно интерпретированы как свойственные данной выборке (популяционной группе). Поскольку стандартизация отбора образцов спермы у мелких млекопитающих пока не достигнута, получение референтных значений для них возможно только в отдельно взятой лаборатории.

Межвидовые различия показателей подвижности сперматозоидов

Форма, размер и подвижность сперматозоидов являются следствием полового отбора и отражают их основную функцию – доставку генома самца в яйцеклетку [35–37]. Причиной эволюции

размеров и формы сперматозоидов млекопитающих разные авторы считают меж- и внутривидовую конкуренцию [33, 38–40]. Так, M. Tourmente et al. [41] показали, что с возрастанием конкуренции увеличиваются все структурные элементы клетки, причем головки сперматозоидов становятся более вытянутыми. Эти авторы также обнаружили, что увеличение длины сперматозоидов связано с ростом скорости движения — адаптивной характеристикой при конкуренции.

Мы обнаружили, что при одинаковой доле подвижных клеток показатели скорости сперматозоидов рыжей полевки были выше, чем у красной (см. табл. 3). Однако некоторые морфометрические признаки сперматозоидов — длина головки, средней части хвоста и в целом всей клетки, наоборот, у красной полевки больше, чем у рыжей [42]. Форма головки сперматозоида у двух видов также несколько различается: у *Cl. glareolus* она утолщена в базальной части, у *Cl. rutilus* более вытянута.

Известно также, что у рыжей полевки по сравнению с красной выше индекс семенника (отношение массы органа к массе тела) и уровень тестостерона в тестикулах, но ниже уровень этого гормона в крови [43]. Для физиологии размножения животных (в том числе полевок) этот показатель чрезвычайно важен, так как может указывать на уровень производства половых гормонов и сперматозоидов и, как следствие, отражать степень меж- и внутривидовой конкуренции между самцами (т.е. чем выше индекс семенника, тем выше конкурентоспособность спермы вида или особи) [39, 44–46]. Связь подвижности сперматозоидов с массой тела, семенников и придаточных желез у *Cl. glareolus* из лабораторной колонии обнаружили M. Kruzcek et al. [29]. Увеличение подвижности половых клеток авторы объясняли секреторной активностью придаточных половых желез, которые находятся под непосредственным контролем андрогенов. В свою очередь уровень андрогенов (в том числе тестостерона) связан с ростом и развитием половых органов. Однако в больших количествах тестостерон может подавлять выработку спермы, а также секрецию гормонов гипофиза (ФСГ и ЛГ), участвующих в контроле стероидогенеза [47].

На первый взгляд, конкурентное преимущество должны иметь самцы с более крупными половыми органами и сперматозоидами, однако, по-видимому, успешность репродукции вида обусловлена более сложными взаимодействиями (структурными и биохимическими) элементов репродуктивной системы, а не только их размерами. Необходимо также отметить, что различия формы, размеров и подвижности сперматозоидов рыжей и красной полевок не препятствуют их гибридизации в лаборатории [48] и природе [49].

Подвижность сперматозоидов у самцов разных функциональных групп

Связь подвижности сперматозоидов с возрастом, как и многие другие аспекты анализа качества спермы, чаще изучают у человека [50], хозяйственно значимых [51], лабораторных [52] и диких животных в эксперименте [29, 53]. Для животных из природных популяций таких работ значительно меньше, однако известны примеры возрастной изменчивости показателей подвижности спермы у южноафриканского гепарда (*Acinonyx jubatus*) [54] и испанского благородного оленя (*Cervus elaphus hispanicus*) [55]. У некоторых видов долгоживущих животных (сельскохозяйственных и диких) изучали сезонную компоненту возрастных изменений подвижности спермы [51, 56].

Влияние абсолютного возраста на долю прогрессивно подвижных сперматозоидов *Cl. glareolus* из лабораторной колонии обнаружили M. Kruzcek et al. [29]: самая высокая доля этого класса клеток была у 4-месячных самцов по сравнению с более молодыми и более старыми. Авторы также обнаружили, что с 6-месячного возраста до конца репродуктивного периода (возраст 15 мес.) качество спермы (включая показатели подвижности) полевок значительно снижалось.

Для мышевидных грызунов природных зон умеренного пояса характерно бивариантное развитие, при котором одна часть животных в популяции созревает в год рождения (I вариант, сеголетки, продолжительность жизни 3–5 мес.), другая — на следующий год после зимовки (II вариант, перезимовавшие особи, продолжительность жизни 13–14 мес.) [24]. Существует несколько гипотез относительно того, с чем связаны физиологические особенности каждой из этих групп: среди них называют наличие зимней диапаузы, кумулятивное действие разных факторов среды и т.д. Однако до сих пор большинство авторов, за редким исключением [57], описывают феноменологию различий, а не механизмы поливариантности развития.

Ранее мы показали [25] для *Cl. glareolus*, что для анализа морфологии нормальных сперматозоидов не важно, на какой стадии зрелости/старения находятся животные и когда они достигают половозрелости. Однако частота сперматозоидов с дефектами головки была существенно ниже у половозрелых сеголеток по сравнению с перезимовавшими особями, поэтому при анализе аномальных клеток следует учитывать вариант онтогенеза животных. Кроме того, мы также не обнаружили различий показателей подвижности сперматозоидов у половозрелых самцов разных функциональных групп. Однако нельзя исключить, что это связано с небольшим объемом выборок и несбалансированностью в них возрастного состава (см. табл. 1).

*Влияние токсического воздействия
на подвижность сперматозоидов*

В токсикологическом эксперименте, как правило, отмечают дозовую зависимость между уровнями токсикантов и показателями подвижности. Так, у опытной группы *Cl. glareolus* из лабораторной колонии при заправке сульфатом меди и хлоридом алюминия обнаружено снижение доли подвижных сперматозоидов по сравнению с контрольными животными (с 82 до 61%) [3, 22]. При этом снижение подвижности сперматозоидов сопровождалось увеличением доли клеток с аномальной головкой. Авторы предполагают, что, например, медь при высоких концентрациях могла вызывать окислительный стресс, повреждающий сперматозоиды и, как следствие, снижающий их подвижность и оплодотворяющую способность.

L.V. Tannenbaum et al. [16, 17] исследовали сперму разных видов грызунов, обитающих на участках, в почве которых содержатся высокие уровни тяжелых металлов, тротила, гексогена и других опасных веществ. Они показали, что метод оценки спермы грызунов (Rodent Sperm Analysis, RSA) хорошо дискриминирует чистые и загрязненные территории. Однако, несмотря на статистические различия показателей сперматозоидов грызунов из фоновых и загрязненных участков, эти различия не превышали пороговых (40–50% – для показателей подвижности клеток, 60% – для количества подвижных клеток) для признания территории опасной [17]. Главным аргументом для проведения такой высокой границы служит большое количество производимых грызунами сперматозоидов, в 10–20 раз превышающее необходимое для успешной репродукции.

Почти все цитируемые авторы исследовали комплекс показателей спермы. Так, M. Kotula-Balak et al. [31] показали разнонаправленное влияние фотопериода и ксеноэстрогенов на показатели подвижности сперматозоидов *Cl. glareolus*, причем оба фактора влияли на изменение доли сперматозоидов с дефектами хвоста: при коротком световом дне и заправке ксенобиотиками доля патологических клеток увеличивалась. В эксперименте с заправками сульфатом меди и хлоридом алюминия у *Cl. glareolus* в опытной группе уменьшались и доля подвижных клеток, и доля морфологически нормальных клеток [3, 22].

Наоборот, L.V. Tannenbaum et al. [16] у белоногого хомячка (*Peromyscus leucopus*) возле завода боеприпасов (RVAAP) не обнаружили влияния загрязнения ни на долю подвижных сперматозоидов (она составляла 94–99%), ни на долю патологических клеток (они отсутствовали). В другом исследовании этих же авторов, проведенном на нескольких видах грызунов из разных районов, доля подвижных клеток животных не кор-

релировала с долей аномальных клеток: изменения доли подвижных клеток на фоновых и загрязненных территориях достигали 47%, а частота патологий не превышала 0.1% [17].

Несмотря на противоречивость опубликованных данных, комплексный анализ показателей спермы представляется важным, поскольку позволяет оценить согласованность их изменений. Так, Л.В. Осадчук и М.А. Клещев [58] показали, что у мышей линии СВА/Лас низкое содержание сперматозоидов в обоих эпидидимисах (эпидидимальный резерв) сопровождалось увеличением их подвижности и снижением доли аномальных клеток. По мнению этих авторов, поддержание фертильности самцов на оптимальном уровне может обеспечиваться компенсаторным характером изменчивости показателей спермы.

Мы пока только косвенно и только для одного вида – рыжей полевки – могли сопоставить показатели подвижности сперматозоидов с их морфологией. На загрязненных участках возле СУМЗа частота аномальных клеток [59] и подвижность сперматозоидов были ниже, чем на фоновых участках. Чтобы понять, является ли это компенсационным механизмом, необходимо сопоставить данные морфологии, концентрации и подвижности сперматозоидов у одних и тех животных, что мы предполагаем выполнить в дальнейшем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для близкородственных симпатрических видов грызунов (*Clethrionomys glareolus*, *Cl. rutilus*), населяющих окрестности двух медеплавильных заводов, проверяли гипотезу о снижении подвижности сперматозоидов под действием загрязнения. Для *Cl. rutilus* подвижность эпидидимальных сперматозоидов изучена впервые. Также впервые показатели подвижности исследованы с учетом функциональной группы грызунов. Как и для морфологических признаков нормальных сперматозоидов [25], для анализа подвижности оказалось не важно, когда животные достигают половозрелости – в год своего рождения или на следующий год после зимовки.

Наша гипотеза подтвердилась частично. Токсические эффекты – снижение доли подвижных клеток и их скорости на загрязненных участках – обнаружены только у рыжей полевки. Отсутствие токсических эффектов у красной полевки может быть связано с небольшими размерами выборки.

В целом полученные результаты свидетельствуют о том, что показатели подвижности сперматозоидов грызунов из природных популяций слабо подвержены влиянию загрязнения, что можно объяснить рядом причин: пространственной мозаичностью токсической нагрузки, подвижностью грызунов, которая позволяет из-

бегать неблагоприятных местообитаний, небольшим уровнем регистрируемого загрязнения, недостаточным для существенного сдвига исследуемых репродуктивных показателей.

Несмотря то, что обнаруженные эффекты оказались слабы, анализ спермы животных, в том числе показателей подвижности, в отличие от косвенных оценок риска для природных популяций позволяет непосредственно оценивать здоровье и качество репродукции животных в меняющихся условиях среды.

Выражаю благодарность Е.Л. Воробейчику – за обсуждение результатов, Ю.А. Давыдовой – за всестороннюю помощь и постоянную поддержку. Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 19-34-90004).

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов и подтверждает, что все процедуры, выполняемые при работе с животными, соответствовали этическим нормам Института экологии растений и животных РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Wijnhoven S., Leuven R.S.E.W., van der Velde G.* et al. Heavy-metal concentrations in small mammals from a diffusely polluted floodplain: importance of species- and location-specific characteristics // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2007. V. 52. № 4. P. 603–613.
2. *Lukáč M.* Heavy metals in alpine terrestrial invertebrates // *Oecologia Montana*. 2009. V. 18. № 1–2. P. 31–38.
3. *Miska-Schramm A., Kruczek M., Kapusta J.* Effect of copper exposure on reproductive ability in the bank vole (*Myodes glareolus*) // *Ecotoxicology*. 2014. V. 23. № 8. P. 1546–1554.
4. *Мухачева С.В.* Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. I. Состав, обилие и разнообразие // *Экология*. 2021. № 1. С. 66–76. [*Mukhacheva S.V.* Long-term dynamics of small mammal communities in the period of reduction of copper smelter emissions. I. Composition, abundance, and diversity // *Russ. J. Ecol.* 2021. V. 52. № 1. P. 84–93.]
5. *Безель В.С.* Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: “Гошицкий”, 2006. 280 с.
6. *Van der Horst G., du Plessis S.S.* Not just the marriage of Figaro: but the marriage of WHO/ESHRE semen analysis criteria with sperm functionality // *Adv. Androl.* Online. 2017. V. 4. P. 6–21.
7. *Amann R.P., Waberski D.* Computer-assisted sperm analysis (CASA): capabilities and potential developments // *Theriogenology*. 2014. V. 81. № 1. P. 5–17.
8. *Chapin R.E., Sloane R.A., Haseman J.K.* The relationships among reproductive endpoints in Swiss mice, using the reproductive assessment by continuous breeding database // *Toxicological Sciences*. 1997. V. 38. № 2. P. 129–142.
9. *Yeste M., Bonet S., Rodríguez-Gil J.E., Del Álamo M.M.R.* Evaluation of sperm motility with CASA-Mot: which factors may influence our measurements? // *Reproduction, Fertility and Development*. 2018. V. 30. № 6. P. 789–798.
10. *Amann R.P., Katz D.F.* Andrology lab corner*: Reflections on casa after 25 years // *Journal of Andrology*. 2004. V. 25. № 3. P. 317–325.
11. *Nobles C.J., Schisterman E.F., Ha S.* et al. Ambient air pollution and semen quality // *Environmental Research*. 2018. V. 163. P. 228–236.
12. *Silva E.F.D.S.J., Missio D., Martinez C.S.* et al. Mercury at environmental relevant levels affects spermatozoa function and fertility capacity in bovine sperm // *Journal of Toxicology and Environmental Health. Part A*. 2019. V. 82. № 4. P. 268–278.
13. *Adamkovicova M., Toman R., Cabaj M.* et al. Computer assisted semen analysis of epididymal spermatozoa after an interperitoneal administration of diazinon and cadmium // *Scientific Papers Animal Science and Biotechnologies*. 2012. V. 45. № 1. P. 105–110.
14. *Gizejewski Z., Szafranska B., Steplewski Z.* et al. Cottonseed feeding delivers sufficient quantities of gossypol as a male deer contraceptive // *European J. of Wildlife Research*. 2008. V. 54. № 3. P. 469–477.
15. *Baberschke N., Schaefer F., Meinelt T., Kloas W.* Ion-rich potash mining effluents affect sperm motility parameters of European perch, *Perca fluviatilis*, and impair early development of the common roach, *Rutilus rutilus* // *Science of the Total Environment*. 2021. V. 752. № 15. P. 141938.
16. *Tannenbaum L.V., Bazar M., Hawkins M.S.* et al. Rodent sperm analysis in field-based ecological risk assessment: pilot study at Ravenna army ammunition plant, Ravenna, Ohio // *Environmental Pollution*. 2003. V. 123. № 1. P. 21–29.
17. *Tannenbaum L.V., Thran B.H., Williams K.J.* Demonstrating ecological receptor health at contaminated sites with wild rodent sperm parameters // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2007. V. 53. № 3. P. 459–465.
18. *Lakoski K.A., Carron C.P., Cabot C.L., Saling P.M.* Epididymal maturation and the acrosome reaction in mouse sperm: response to zona pellucida develops coincident with modification of M42 antigen // *Biology of Reproduction*. 1988. V. 38. № 1. P. 221–233.
19. *Seed J., Chapin R.E., Clegg E.D.* et al. Methods for assessing sperm motility, morphology, and counts in the rat, rabbit, and dog: a consensus report // *Reproductive Toxicology*. 1996. V. 10. № 3. P. 237–244.
20. *Monteiro G.A., Papa F.O., Zahn F.S.* et al. Cryopreservation and fertility of ejaculated and epididymal stallion sperm // *Animal Reproduction Science*. 2011. V. 127. № 3–4. P. 197–201.
21. *Li H., Hung P., Suarez S.S.* Ejaculated mouse sperm enter cumulus-oocyte complexes more efficiently in vitro than epididymal sperm // *PLoS One*. 2015. V. 10. № 5. P. e0127753.
22. *Miska-Schramm A., Kapusta J., Kruczek M.* The effect of aluminum exposure on reproductive ability in the bank vole (*Myodes glareolus*) // *Biological Trace Element Research*. 2017. V. 177. № 1. P. 97–106.

23. *Llobet J.M., Colomina M.T., Sirvent J.J.* et al. Reproductive toxicology of aluminum in male mice // *Fundamental and Applied Toxicology*. 1995. V. 25. № 1. P. 45–51.
24. *Оленев Г.В.* Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // *Экология*. 2009. № 2. С. 103–115. [*Olenev G.V.* Determining the age of cyclomorphic rodents: Functional-ontogenetic determination, ecological aspects // *Russ. J. Ecol.* 2009. V. 40. № 2. P. 93–104.]
25. *Смирнов Г.Ю., Давыдова Ю.А.* Онтогенетические изменения морфологии сперматозоидов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // *Экология*. 2020. № 2. С. 156–159. [*Smirnov G.Yu., Davydova Yu.A.* Ontogenetic changes in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) sperm morphology // *Russ. J. of Ecol.* 2020. V. 51. № 2. P. 195–198.]
26. *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. [*Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu.* Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission // *Eurasian Soil Science*. 2017. V. 50. № 8. P. 977–990.]
27. *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. [*Trubina M.R., Vorobeichik E.L., Khantemirova E.V.* et al. Dynamics of forest vegetation after the reduction of industrial emissions: Fast recovery or continued degradation? // *Doklady Biological Sciences*. 2014. V. 458. № 1. P. 302–305.]
28. *Tayama K., Fujita H., Takahashi H.* et al. Measuring mouse sperm parameters using a particle counter and sperm quality analyzer: a simple and inexpensive method // *Reproductive Toxicology*. 2006. V. 22. № 1. P. 92–101.
29. *Kruczek M., Styrna J., Kapusta J.* Reproductive capacity of male bank voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) – age-dependent changes in functional activity of epididymal sperm // *Belgian Journal of Zoology*. 2013. V. 143. № 2. P. 131–141.
30. *Van der Horst G., Maree L., du Plessis S.S.* Current perspectives of CASA applications in diverse mammalian spermatozoa // *Reproduction, Fertility and Development*. 2018. V. 30. № 6. P. 875–888.
31. *Kotula-Balak M., Grzmil P., Chojnacka K.* et al. Do photoperiod and endocrine disruptor 4-tert-octylphenol effect on spermatozoa of bank vole (*Clethrionomys glareolus*)? // *General and Comparative Endocrinology*. 2014. V. 201. P. 21–29.
32. *Tourmente M., Villar-Moya P., Varea-Sánchez M.* et al. Performance of rodent spermatozoa over time is enhanced by increased ATP concentrations: the role of sperm competition // *Biological Reproduction*. 2015. V. 93. № 3. P. 64, 1–13.
33. *Gómez Montoto L., Sánchez M.V., Tourmente M.* et al. Sperm competition differentially affects swimming velocity and size of spermatozoa from closely related murine rodents: head first // *Reproduction*. 2011. V. 142. № 6. P. 819–830.
34. *Valverde A., Madrigal M., Caldeira C.* et al. Effect of frame rate capture frequency on sperm kinematic parameters and subpopulation structure definition in boars, analysed with a CASA-Mot system // *Reproduction in Domestic Animals*. 2019. V. 54. № 2. P. 167–175.
35. *Pahl T., McLennan H.J., Wang Y.* et al. Sperm morphology of the Rattini—are the interspecific differences due to variation in intensity of intermale sperm competition? // *Reproduction, Fertility and Development*. 2018. V. 30. № 11. P. 1434–1442.
36. *Lüpold S., Pitnick S.* Sperm form and function: what do we know about the role of sexual selection? // *Reproduction*. 2018. V. 155. № 5. P. 229–243.
37. *Rossi L.F., de la Sancha N.U., Luaces J.P.* et al. Morphological description and comparison of sperm from eighteen species of cricetid rodents // *Journal of Mammalogy*. 2018. V. 99. № 6. P. 1398–1404.
38. *Ward P.I.* Intraspecific variation in sperm size characters // *Heredity*. 1998. V. 80. № 6. P. 655–659.
39. *Gómez Montoto L., Sánchez M.V., Tourmente M.* et al. Sperm competition, sperm numbers and sperm quality in muroid rodents // *PLoS One*. 2011b. V. 6. № 3. P. 1–10/e18173.
40. *Šandera M., Albrecht T., Stopka P.* Variation in apical hook length reflects the intensity of sperm competition in murine rodents // *PLoS One*. 2013. V. 8. № 7. P. e68427.
41. *Tourmente M., Gomendio M., Roldan E.R.S.* Sperm competition and the evolution of sperm design in mammals // *BMC Evolutionary Biology*. 2011. V. 11. № 1. P. 1–10.
42. *Smirnov G.Yu., Modorov M.V., Davydova Yu.A.* Inter- and intraspecific variability of morphometric parameters of rodent spermatozoa // *Zoomorphology*. 2021. V. 140. № 3. P. 405–418. <https://doi.org/10.1007/s00435-021-00531-7>
43. *Громов В.С., Осадчук Л.В.* Забота о потомстве и секреция тестостерона у самцов лесных грызунов: сенситизация и андрогенная стимуляция родительского поведения // *Изв. РАН. Серия биологич.* 2015. № 4. С. 423–430.
44. *Амбарян А.В., Мальцев А.Н., Котенкова Е.В.* Взаимосвязь характеристик полового поведения и показателей конкурентоспособности спермы самцов у таксонов надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // *Жур. общ. биол.* 2015. Т. 76. № 3. С. 212–224.
45. *Tourmente M., Zarka-Trigo D., Roldan E.R.S.* Is the hook of muroid rodent's sperm related to sperm train formation? // *Journal of Evolutionary Biology*. 2016. V. 29. № 6. P. 1168–1177.
46. *Lüpold S., de Boer R.A., Evans J.P.* et al. How sperm competition shapes the evolution of testes and sperm: a meta-analysis // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2020. V. 375. № 1813. P. 1–10.
47. *Matsumoto A.M., Karpas A.E., Bremner W.J.* Chronic human chorionic gonadotropin administration in normal men: evidence that follicle-stimulating hormone is necessary for the maintenance of quantitatively normal spermatogenesis in man // *The Journal of Clin-*

- ical Endocrinology & Metabolism. 1986. V. 62. № 6. P. 1184–1192.
48. *Осипова О.В., Соктин А.А.* Моделирование процесса древней гибридизации рыжих и красных полевок в эксперименте // Докл. РАН. 2008. Т. 420. № 1. С. 139–141.
49. *Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Фокин М.В.* и др. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевыми (Rodentia, Cricetidae) // Докл. РАН. 2009. Т. 425. № 3. С. 415–418.
50. *Johnson S.L., Dunleavy J., Gemmell N.J., Nakagawa S.* Consistent age-dependent declines in human semen quality: a systematic review and meta-analysis // Ageing Research Rev. 2015. V. 19. P. 22–33.
51. *Ntemka A., Kiossis E., Boscios C.* et al. Impact of old age and season on Chios ram semen quality // Small Ruminant Research. 2019. V. 178. P. 15–17.
52. *Syntin P., Robaire B.* Sperm structural and motility changes during aging in the Brown Norway rat // Journal of Andrology. 2001. V. 22. № 2. P. 235–244.
53. *Wolf K.N., Wildt D.E., Vargas A.* et al. Age-dependent changes in sperm production, semen quality, and testicular volume in the black-footed ferret (*Mustela nigripes*) // Biology of Reproduction. 2000. V. 63. № 1. P. 179–187.
54. *Crosier A.E., Marker L., Howard J.* et al. Ejaculate traits in the Namibian cheetah (*Acinonyx jubatus*): influence of age, season and captivity // Reproduction, Fertility and Development. 2007. V. 19. № 2. P. 370–382.
55. *Martínez A.F., Martínez-Pastor F., Álvarez M.* et al. Sperm parameters on Iberian red deer: Electroejaculation and post-mortem collection // Theriogenology. 2008. V. 70. № 2. P. 216–226.
56. *Kozdrowski R., Dubiel A.* The effect of season on the properties of wild boar (*Sus scrofa* L.) semen // Animal Reproduction Science. 2004. V. 80. № 3–4. P. 281–289.
57. *Новиков Е.А., Мошкин М.П.* Роль стресса в модификации онтогенетических программ // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 3. С. 227–238.
58. *Осадчук Л.В., Клещев М.А.* Межлинейные различия показателей сперматогенеза у инбредных мышей // Морфология. 2016. Т. 149. № 2. С. 54–57.
59. *Смирнов Г.Ю., Давыдова Ю.А.* Влияние промышленного загрязнения среды обитания на встречаемость аномальных сперматозоидов у рыжей полевки (*Myodes glareolus*) // Экология. 2018. № 5. С. 403–408. [*Smirnov G.Yu., Davydova Yu.A.* Effect of industrial pollution of the environment on the frequency of abnormal spermatozoa in the bank vole, *Myodes glareolus* // Russ. J. of Ecol. 2018. V. 49. № 5. P. 459–463.]