

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2022

Влияние климата и рельефа на распространение лесных сообществ в разных ботанико-географических районах Южно-Уральского региона <i>Н. И. Федоров, С. Н. Жигунова, В. Б. Мартыненко, П. С. Широких, О. И. Михайленко</i>	411
Динамика сообществ криптогамных организмов на мертвой древесине после снижения выбросов медеплавильного завода <i>М. Р. Трубина, И. Н. Михайлова, А. П. Дьяченко</i>	421
О некоторых закономерностях распределения эпифитных лишайников по стволу дерева <i>Е. Э. Мучник, Е. Ю. Благовещенская</i>	430
Оценка состояния воспроизводства сиговых рыб в реке Худосей (Западная Сибирь) <i>Я. А. Кижеватов, В. Д. Богданов</i>	438
Соотношение биотопической и межгодовой изменчивости у рыжей полевки в трансформированных ветровалом и пожаром лесных биотопах Среднего Урала <i>А. Г. Васильев, Л. Е. Лукьянова, Ю. В. Городилова</i>	445
Современное состояние среды обитания и сообществ беспозвоночных правобережных мезенских притоков (Реки Кыма и Сула) <i>А. П. Новоселов, Е. Н. Имант, Ю. В. Новикова, С. Н. Артемьев, Н. В. Климовский, Н. Ю. Матвеев, А. Д. Матвеева</i>	458
Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов медеплавильного завода <i>А. В. Нестерков</i>	468

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА И РЕЛЬЕФА НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗНЫХ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНАХ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

© 2022 г. Н. И. Федоров^а*, С. Н. Жигунова^а, В. Б. Мартыненко^а,
П. С. Широких^а, О. И. Михайленко^б

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

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

*e-mail: fedorov@anrb.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 11.07.2022 г.

Принята к публикации 13.07.2022 г.

Сравнивали климатические характеристики и морфометрические показатели рельефа местообитаний лесных сообществ, описанных в системе эколого-флористической классификации, на Уфимском плато, а также на западном макросклоне и в центрально-возвышенной части Южного Урала. Установлено, что синтаксономические различия лесной растительности на этих территориях обусловлены прежде всего различиями температуры воздуха и количества летних осадков. Существующие прогнозы изменения климата предполагают увеличение среднегодовых и летних температур, а также увеличение количества зимних и уменьшение летних осадков. Это позволяет предположить, что в будущем на Южном Урале темнохвойные и темнохвойно-широколиственные леса будут обогащаться видами неморального комплекса, что в свою очередь приведет к увеличению их сходства с современными лесами Уфимского плато.

Ключевые слова: лесные сообщества, эколого-флористическая классификация, ГИС-технологии, BIOCLIM, морфометрические показатели рельефа, Южно-Уральский регион

DOI: 10.31857/S036705972206004X

В настоящее время во всем мире наблюдаются значительные преобразования состава, структуры и функций лесов, связанные с климатическими изменениями [1, 2]. Поэтому становится актуальным изучение взаимодействия между уровнями биоразнообразия и биотическими и абиотическими компонентами экосистем. Этим проблемам посвящено большое количество отечественных и зарубежных публикаций [3–6]. Леса Южно-Уральского региона (ЮУР) достаточно полно охарактеризованы с синтаксономической точки зрения, однако слабо изучена связь различных типов леса с ландшафтными и климатическими характеристиками местообитаний. Цель настоящей работы – анализ влияния климатических характеристик и морфометрических показателей рельефа на пространственную дифференциацию лесной растительности на уровне союзов на примере двух территорий ЮУР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследований были выбраны две крупные территории, различающиеся по физико-географическим и климатическим условиям, характеризующиеся высокой степенью облесенности и высоким уровнем разнообразия лесной растительности. Первая из них – территория горно-лесной зоны (ГЛЗ) Республики Башкортостан, включающая в себя западный макросклон и центрально-возвышенную часть Южного Урала (ЮУ) (рис. 1), ограниченная координатами 53°15′–54°23′ с.ш. и 56°30′–58°30′ в.д. и занимающая площадь около 9.5 тыс. км². Вторая – территория водоохранно-защитных лесов Павловского водохранилища на Уфимском плато (УП), ограниченная координатами 55°13′–56°07′ с.ш. и 56°16′–57°37′ в.д. и занимающая площадь около 2.3 тыс. км².

Основные лесные сообщества этих двух территорий относятся к 9 союзам эколого-флористиче-

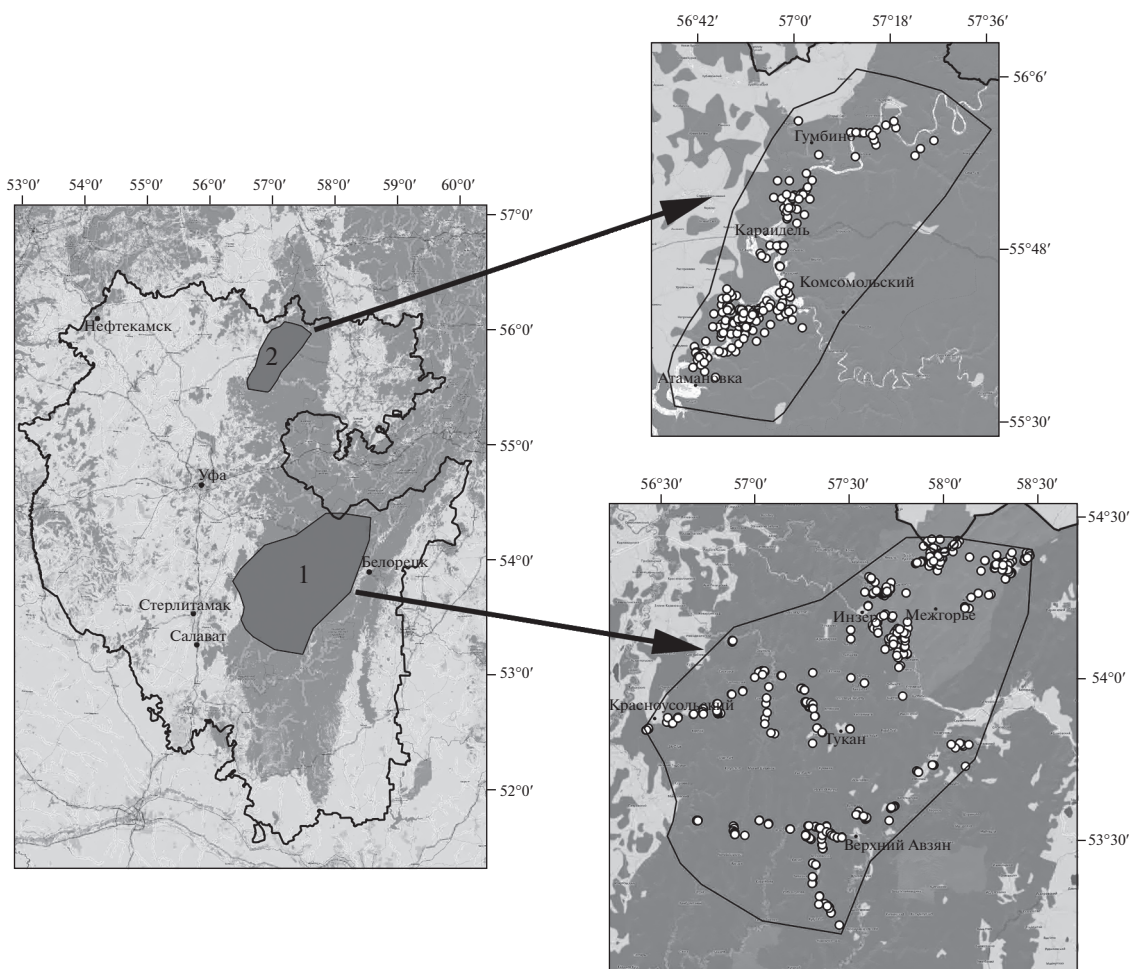


Рис. 1. Территории исследования влияния климатических характеристик и морфометрических показателей рельефа на распространение лесных сообществ: 1 – территория западного макросклона и центральной части Южного Урала (горно-лесная зона Республики Башкортостан); 2 – территория водоохранный-защитных лесов Уфимского плато; белыми кружками отмечены геоботанические описания лесной растительности.

ской классификации. Их синтаксономическое положение приведено ниже:

Класс QUERCETEA PUBESCENTIS Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959

Порядок QUERCETALIA PUBESCENTI-PETRAEAE Klika 1933

Союз *Lathyro pisiformis-Quercion roboris* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2015*

Класс CARPINO-FAGETEA Jakucs ex Passarge 1968

Порядок CARPINETALIA BETULI P. Fukarek 1968

Союз *Aconito lycoctoni-Tilion cordatae* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016

Подсоюз *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* Shirokikh et al. 2021*, **

* Сообщества, распространенные в ГЛЗ.

** Сообщества, распространенные на УП.

Подсоюз *Aconito septentrionalis-Tilenion cordatae* Shirokikh et al. 2021*

Класс ALNO GLUTINOSAE-POPULETEA ALBAE P. Fukarek et Fabijanić 1968

Порядок ALNO-FRAXINETALIA EXCELSIORIS Passarge 1968

Союз *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928*, **

Класс ASARO EUROPAEI-ABIETETEA SIBIRICAE Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016

Порядок ABIETETALIA SIBIRICAE (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006

Союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch, Grigoriev, Khaziakhmetov et Baisheva in Martynenko et al. 2008*, **

Класс BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE Ermakov et al. 1991

Порядок CHAMAECYTISO RUTHENICI-PINETALIA SYLVESTRIS Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000

Союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* Solomeshch et al. 2002*, **

Союз *Trollio europaei-Pinion sylvestris* Fedorov in Ermakov et al. 2000*

Класс VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядок PINETALIA SYLVESTRIS Oberd. 1957

Союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris* Martynenko 2009 prov. *, **

Союз *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962*

Порядок PICEETALIA EXCELSAE Pawłowski et al. 1928

Союз *Piceion excelsae* Pawłowski et al. 1928*, **

В качестве исходного материала было использовано 830 геоботанических описаний лесной растительности на пробных площадях размером 400 м², привязанных к системе единиц эколого-флористической классификации [14–16]. Геопривязанные описания были отражены на ГИС-карте в виде полигонов размером 20 × 20 м. Для расчета ландшафтных характеристик полигонов описаний использована цифровая модель рельефа SRTM Iarc_V3 с пространственным разрешением одна угловая секунда, доступная на сайте “USGS” (<https://earthexplorer.usgs.gov>). Расчеты проводили в программах QGIS 3.14 с поддержкой GRASS 7.8.3 и SAGA GIS 7.7.0 (модуль Basic Terrain Analysis). На основе цифровой модели рельефа были получены растровые слои, количественно отражающие следующие характеристики рельефа: высота над уровнем моря, индекс пересеченности [7], крутизна склона, индекс конвергенции/дивергенции [8], топографический индекс влажности [9], LS-фактор [10]; плановая кривизна и профильная кривизна [11], а также экспозиция склонов. Для местообитаний каждого союза были рассчитаны доли плоских и почти плоских поверхностей (до 4°), доли пологих (4°–10°), покатых (10°–20°), средней крутизны (20°–30°), крутых и очень крутых (более 30°) склонов согласно классификации склонов для горных территорий [12]. Доли различной крутизны инсолируемых и неинсолируемых склонов рассчитывали отдельно.

Для расчета климатических показателей были использованы растровые слои 19 биоклиматических переменных BIOCLIM с разрешением 30 угловых секунд, доступные на сайте глобальных климатических данных CHELSA [13]: bio1 – средняя годовая температура; bio2 – средний дневной диапазон; bio3 – изотермичность; bio4 – сезонность температуры (стандартное отклонение); bio5 – максимальная температура самого теплого месяца (в регионе исследований – июль); bio6 –

минимальная температура самого холодного месяца (январь); bio7 – годовой диапазон температуры; bio8 – средняя температура самого влажного квартала (июнь–август); bio9 – средняя температура самого сухого квартала (январь–март); bio10 – средняя температура самого теплого квартала (июнь–август); bio11 – средняя температура самого холодного квартала (декабрь–февраль); bio12 – годовое количество осадков; bio13 – количество осадков в самый влажный месяц (июль); bio14 – количество осадков в самый засушливый месяц (январь); bio15 – сезонность осадков (коэффициент вариации); bio16 – количество осадков в самом влажном квартале (июнь–август); bio17 – количество осадков в самом засушливом квартале (январь–март); bio18 – количество осадков в самом теплом квартале (июнь–август); bio19 – количество осадков в самом холодном квартале (декабрь–февраль).

Значения климатических и ландшафтных характеристик для полигонов описаний по растровым слоям оценивали с использованием модуля QGIS “Зональная статистика”. Для выявления вклада климатических и ландшафтных характеристик местообитаний в дифференциацию лесных сообществ на УП и в ГЛЗ был использован иерархический кластерный анализ (метод ближайшего соседа), в качестве меры различия – квадрат Евклидова расстояния. При проведении кластерного анализа применяли средние значения климатических характеристик и морфометрических показателей рельефа для каждого союза лесной растительности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты кластерного анализа различий местообитаний лесных сообществ на УП и в ГЛЗ по морфометрическим показателям рельефа и климатическим показателям представлены на рис. 2, а средние значения, определяющие различия местообитаний лесной растительности, с ошибкой среднего – в табл. 1, 2. В ряде случаев из-за вариабельности некоторых показателей, характеризующих местообитания, в которых выполняли геоботанические описания в пределах синтаксона, ошибка среднего достаточно велика, но тем не менее в силу значительных различий средних они могут быть использованы при интерпретации различия кластеров.

По морфометрическим показателям рельефа на УП наиболее обособлены пойменные леса союза *Alnion incanae*, встречающиеся в долинах небольших рек, впадающих в Павловское водохранилище (рис. 2а). Отличия обусловлены профильной кривизной, характеризующей вогнутые поверхности, на которых накапливаются мелкозем и почвенная влага (см. табл. 1). Почти также сильно обособлены сообщества союза *Caragano-Pinion*,

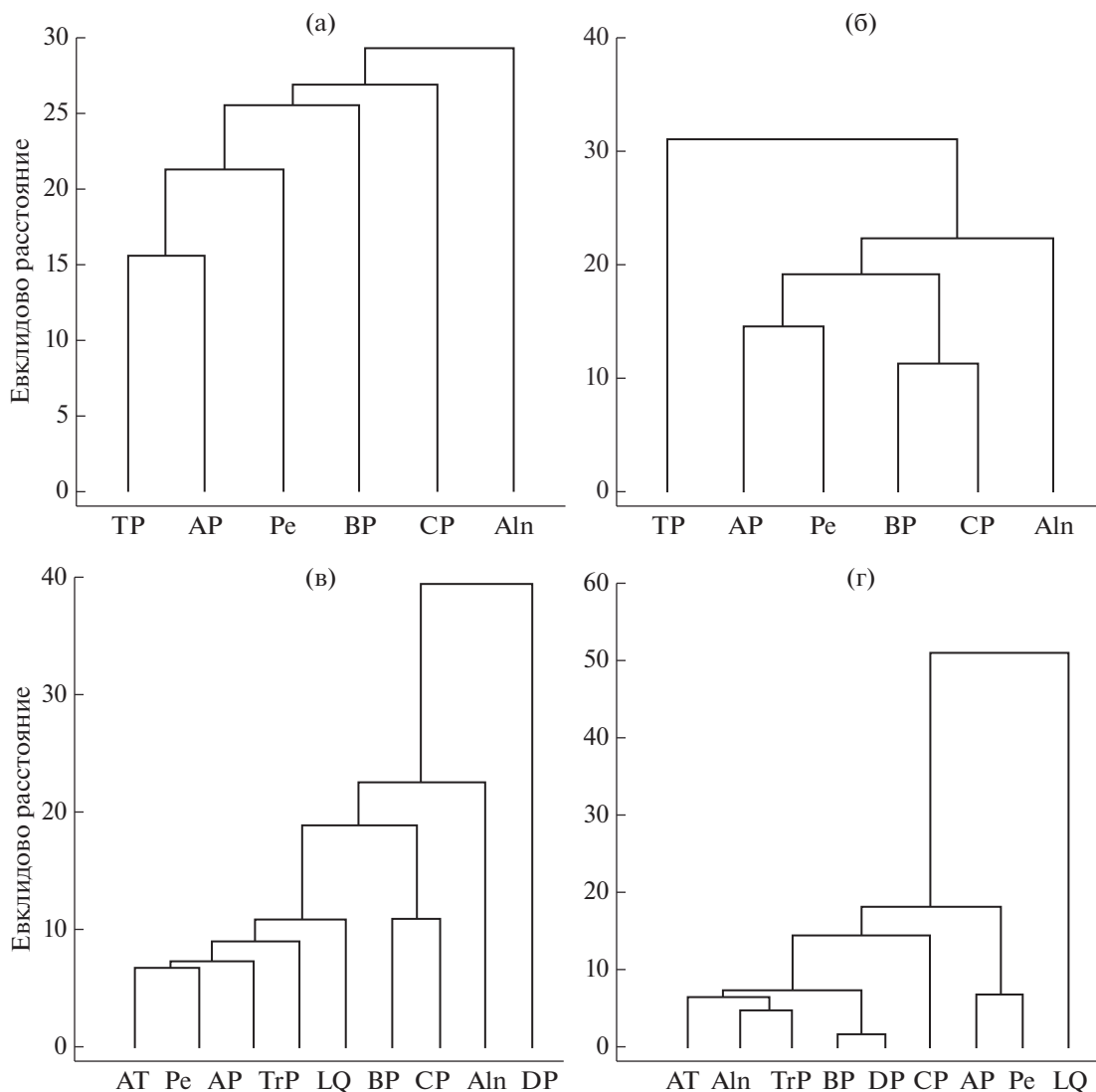


Рис. 2. Дендрограммы сходства/различия местообитаний сообществ союзов лесной растительности территорий водохозяйственно-защитных лесов Уфимского плато (а – по характеристикам рельефа, б – по климатическим характеристикам) и Западного макросклона и центральной части Южного Урала (в – по характеристикам рельефа, г – по климатическим характеристикам): TP – подсоюз *Tilio cordatae-Pinion sylvestris*; AT – союз *Aconito septentrionalis-Tilio cordatae*; Pe – союз *Piceion excelsae*; AP – союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*; TrP – союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; LQ – союз *Lathyro pisiformis-Quercion roboris*; BP – союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris*; CP – союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*; Aln – союз *Alnion incanae*; DP – союз *Dicrano-Pinion*.

представляющего собой остепненные травяные и кустарниковые сосняки и лиственничники, местообитания которых характеризуются высокими значениями индекса пересеченности и LS-фактора, а также приуроченностью к инсолируемым склонам.

Среди остальных наиболее обособлен союз *Brachypodio-Pinion*, который объединяет ксерофитные и ксеромезофитные травяно-зеленомошные сосновые и лиственнично-сосновые леса ЮУ. Его местообитания отличаются от местообитаний других союзов прежде всего отрицательным значением индекса конвергенции, который

указывает на сходящиеся потоки влаги и мелкозема. Также для этих местообитаний характерны большие значения топографического индекса влажности, который представляет собой соотношение водосборной площади и крутизны склона.

Последний кластер включает три союза: *Aconito-Tilio* (представленный на УП подсоюзом *Tilio-Pinenion*), *Aconito-Piceion* и *Piceion excelsae*. Подсоюз *Tilio-Pinenion* объединяет мезофитные сосновые леса с присутствием широколиственных пород в основном древесном ярусе и большим участием в травяном ярусе типичных видов неморальных широколиственных лесов. Его местообитания отли-

Таблица 1. Климатические характеристики и параметры рельефа местообитаний, определяющие различия местообитаний лесной растительности водоохранных лесов Уфимского плато

Параметры	Союзы					
	АТ	АР	Рс	ВР	СР	Аln
Ландшафтные индексы						
Индекс пересеченности	6.38 ± 0.49	8.38 ± 0.66	12.44 ± 0.68	10.30 ± 1.14	12.12 ± 1.74	9.17 ± 0.45
Индекс конвергенции/ дивергенции	1.15 ± 0.99	1.38 ± 0.52	0.57 ± 0.56	−2.47 ± 1.58	1.55 ± 1.13	0.07 ± 1.02
LS-фактор	4.33 ± 0.39	6.20 ± 0.6	9.08 ± 0.71	7.48 ± 0.98	10.01 ± 1.86	7.03 ± 0.49
Профильная кривизна (×100)	0.015 ± 0.016	−0.017 ± 0.019	−0.104 ± 0.03	−0.048 ± 0.031	−0.012 ± 0.058	−0.191 ± 0.035
Топографический индекс влажности	7.01 ± 0.23	6.51 ± 0.14	6.18 ± 0.18	8.19 ± 0.9	5.88 ± 0.29	6.62 ± 0.56
Доли местообитаний с различной крутизной и экспозицией						
Покатые инсолируемые склоны	0.19	0.11	0.05	0.16	0.33	0.75
Покатые неинсолируемые склоны	0.16	0.24	0.14	0.10	—	—
Средней крутизны неинсо- лируемые склоны	0.11	0.07	0.36	0.06	—	—
Крутые и очень крутые инсолируемые склоны	0.01	—	0.02	0.13	0.50	—
Крутые и очень крутые неинсолируемые склоны	0.03	0.18	0.29	0.16	0.17	—
Климатические параметры						
Среднегодовое количество осадков, мм/год	583.4 ± 4.78	563.3 ± 5.72	547.2 ± 5.32	556.3 ± 8.0	560.5 ± 13.49	567.6 ± 2.27
Среднее количество осадков в июле, мм	75.2 ± 0.66	73.4 ± 0.71	71.6 ± 0.60	70.3 ± 0.73	70.7 ± 1.25	77.9 ± 0.50
Среднее количество осадков в январе, мм	26.3 ± 0.25	25.1 ± 0.29	24.4 ± 0.31	25.4 ± 0.49	25.7 ± 0.73	24.6 ± 0.18
Среднее количество осадков в январе—марте, мм	82.5 ± 0.80	78.9 ± 0.91	76.5 ± 0.98	79.5 ± 1.59	80.6 ± 2.24	77.2 ± 0.57
Среднее количество осадков в июне—августе, мм	209.8 ± 1.71	204.3 ± 1.88	199.8 ± 1.57	197.7 ± 1.97	199.1 ± 3.41	214.8 ± 1.27
Среднее количество осадков в декабре—феврале, мм	96.0 ± 0.94	92.0 ± 1.02	88.9 ± 1.16	93.3 ± 1.69	94.5 ± 2.58	89.8 ± 0.68

Примечание: АТ — союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*; АР — союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*; Рс — союз *Piceion excelsae*; ВР — союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris*; СР — союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*; Аln — союз *Alnion incanae*.

чаются от местообитаний еловых лесов меньшим значением индекса пересеченности и более высоким значением топографического индекса влажности. Союз *Aconito-Piceion* объединяет темнохвойные и смешанные широколиственно-темнохвойные леса неморального типа, местообитания которых отличаются от других союзов низкими значениями индекса пересеченности, характерными для выровненных местообитаний в широ-

ких днищах логов и подножий склонов. Топографический индекс влажности высокий, но ниже, чем в местообитаниях, занятых сообществами подсоюза *Tilio-Pinenion*. Союз *Piceion excelsae* объединяет мезофитные темнохвойные зеленомошные леса. Для местообитаний, занятых сообществами данного союза, характерны высокие значения LS-фактора, отражающего эрозионные процессы, но ведущим показателем, отделяющим

Таблица 2. Климатические характеристики и параметры рельефа, определяющие различия местообитаний лесной растительности Западного макросклона и центрально-возвышенной части Южного Урала

Параметры	Союз								
	AT	AP	Aln	BP	CP	DP	LQ	Pe	TrP
Индекс пересеченности Индекс конвергенции/дивергенции	4.44 ± 0.212	5.57 ± 0.57	3.96 ± 1.392	9.29 ± 1.121	11.46 ± 1.0	13.36 ± 0.705	5.29 ± 1.373	5.38 ± 0.338	7.07 ± 0.737
	1.92 ± 0.582	1.47 ± 0.742	-8.44 ± 4.309	0.56 ± 2.225	0.34 ± 0.837	3.10 ± 1.95	4.23 ± 2.028	-1.06 ± 0.495	2.66 ± 0.774
	2.63 ± 0.168	3.77 ± 0.402	2.12 ± 0.825	5.35 ± 0.837	7.82 ± 1.377	9.21 ± 0.667	3.07 ± 0.940	3.99 ± 0.274	4.23 ± 0.588
LS-фактор	0.021 ± 0.004	0.034 ± 0.016	-0.018 ± 0.021	-0.008 ± 0.042	-0.012 ± 0.051	0.122 ± 0.064	0.048 ± 0.019	-0.011 ± 0.008	0.052 ± 0.012
Плановая кривизна (×100)	7.35 ± 0.131	7.85 ± 0.304	9.73 ± 1.152	6.36 ± 0.399	6.29 ± 0.332	5.14 ± 0.210	6.74 ± 0.50	8.09 ± 0.194	6.40 ± 0.235
Топографический индекс влажности	Доли местообитаний различной крутизны и экспозиции								
Пологие инсолируемые склоны	0.27	0.09	—	0.06	0.07	—	0.33	0.17	0.12
Покатые инсолируемые склоны	0.12	0.03	—	0.29	0.40	—	0.33	0.11	0.12
Средней крутизны инсолируемые склоны	0.03	0.05	0.08	0.24	0.20	0.50	0.17	0.07	0.09
Средней крутизны неинсолируемые склоны	0.02	0.09	0.08	0.06	0.07	0.25	—	0.10	0.07
Крутые и очень крутые инсолируемые склоны	0.01	—	—	—	0.07	0.25	—	—	0.07
Среднегодовая температура, °С Максимальная температура июля, °С Минимальная температура января, °С Средняя температура января—марта, °С Средняя температура июня—августа, °С Среднегодовое количество осадков, мм/год Среднее количество осадков в июле, мм Среднее количество осадков в январе, мм Среднее количество осадков в июне—августе, мм Количество осадков в декабре—феврале, мм	Климатические параметры								
	2.4 ± 0.05	0.8 ± 0.17	1.6 ± 0.24	2.3 ± 0.23	3.0 ± 0.22	2.6 ± 0.16	1.2 ± 0.28	0.1 ± 0.10	1.8 ± 0.09
	23.2 ± 0.06	21.3 ± 0.2	22.1 ± 0.27	23.0 ± 0.26	24.0 ± 0.28	23.3 ± 0.2	21.8 ± 0.31	20.4 ± 0.12	22.5 ± 0.1
	-17.1 ± 0.05	-18.4 ± 0.15	-17.8 ± 0.21	-17.1 ± 0.2	-16.6 ± 0.22	-16.8 ± 0.13	-18.0 ± 0.25	-19.0 ± 0.09	-17.7 ± 0.09
	-8.6 ± 0.06	-9.8 ± 0.15	-9.1 ± 0.2	-8.4 ± 0.2	-8.1 ± 0.2	-8.2 ± 0.13	-9.5 ± 0.29	-10.4 ± 0.09	-9.0 ± 0.09
	17.7 ± 0.06	15.8 ± 0.2	16.7 ± 0.27	17.5 ± 0.26	18.4 ± 0.26	17.8 ± 0.19	16.3 ± 0.31	15.0 ± 0.12	17.0 ± 0.1
	627.1 ± 5.09	607.4 ± 10.07	530.8 ± 21.21	607.8 ± 18.61	534.4 ± 11.84	589.5 ± 19.06	796.0 ± 22.32	592.3 ± 9.57	570.4 ± 9.95
	82.5 ± 0.62	92.0 ± 1.46	80.0 ± 2.34	85.5 ± 2.7	72.4 ± 2.22	84.2 ± 3.23	103.4 ± 2.95	91.9 ± 1.34	82.7 ± 1.2
	28.6 ± 0.24	23.6 ± 0.54	21.0 ± 0.85	25.4 ± 0.74	24.1 ± 0.92	24.2 ± 0.78	35.8 ± 1.04	22.7 ± 0.42	23.5 ± 0.65
	235.1 ± 1.8	258.2 ± 3.95	226.0 ± 6.74	242.7 ± 7.47	204.9 ± 5.96	239.3 ± 8.46	297.1 ± 8.22	257.9 ± 3.67	233.9 ± 3.3
94.8 ± 0.84	77.8 ± 1.78	69.6 ± 2.65	83.5 ± 2.46	80.3 ± 3.09	79.2 ± 2.67	116.7 ± 2.83	75.5 ± 1.39	76.6 ± 1.95	

Примечание: AT — союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*; Pe — союз *Piceion excelsoe*; AP — союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*; TrP — союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; LQ — союз *Lathyro pisiformis-Quercion roboris*; BP — союз *Brachypodio pinnati-Pinion sylvestris*; CP — союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*; Aln — союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*; DP — союз *Dicrano-Pinion*.

его от других союзов, является приуроченность к инсолируемым склонам.

На рис. 26 представлены результаты кластерного анализа этих же местообитаний лесных сообществ УП по климатическим характеристикам. В первый кластер входит подсоюз *Tilio-Pinenion*, который отличается от других союзов большим количеством осадков в январе и в целом в зимние месяцы (см. табл. 1). В пределах второго кластера для сообществ союза *Alnion incanae* характерно наибольшее количество летних и годовых осадков. В этот кластер входят еще четыре союза, разделяющиеся на два подкластера, включающих союзы сосновых лесов *Caragano-Pinion* и *Brachypodio-Pinion*, а также еловых лесов *Aconito-Piceion* и *Piceion excelsae*. Между собой эти подкластеры различаются по количеству осадков в летний и зимний периоды.

Результаты кластерного анализа местообитаний союзов лесной растительности ГЛЗ по ландшафтным характеристикам представлены на рис. 2в. На дендрограмме наиболее сильно от других союзов выделяется союз зеленомошных сосняков *Dicrano-Pinion*. Его местообитания отличаются наибольшими значениями индекса пересеченности, LS-фактора, плановой кривизны, крутизны склона и наименьшим значением индекса влажности (TWI) (см. табл. 2). В пределах следующего кластера по минимальным значениям индекса конвергенции и максимальным значениям TWI отделяется союз пойменных лесов *Alnion incanae*. Следующий подкластер образуют союзы ксерофитных и мезоксерофитных сосновых лесов *Caragano-Pinion* и *Brachypodio-Pinion*. От других союзов этого подкластера они отличаются более высокими значениями индекса пересеченности, LS-фактора, крутизны и инсолируемости склонов и меньшими значениями TWI.

В пределах оставшейся группы союзов по положению в рельефе наиболее близки местообитания еловых лесов *Piceion excelsae* и *Aconito-Piceion*. Местообитания союза *Aconito-Tilion* отличаются от местообитаний ельников меньшей крутизной склонов. Союз *Lathyro-Quercion* отличается от других союзов наибольшими значениями индекса конвергенции и приуроченностью к инсолируемым некрутым склонам. Союз *Trollio-Pinion* отделился по наибольшим значениям индекса пересеченности, LS-фактора, крутизны склона и наименьшим значениям TWI.

На дендрограмме, построенной по климатическим параметрам, обособленное положение занимает союз *Lathyro-Quercion*, для местообитаний которого характерно наибольшее количество зимних и летних осадков (рис. 2г). В следующем кластере выделяется подкластер еловых лесов двух союзов — *Piceion excelsae* и *Aconito-Piceion* — по более низким температурам летних и зимних

месяцев. Среди оставшихся союзов по более высоким значениям температуры летних и зимних месяцев и меньшему количеству летних осадков отделяется союз кустарниковых ксерофитных сосняков *Caragano-Pinion*. Различия остальных пяти союзов на дендрограмме незначительны. Тем не менее можно отметить, что союзы *Brachypodio-Pinion* и *Dicrano-Pinion*, представляющие собой зеленомошные сосняки, близки по климатическим показателям и отличаются от остальных союзов этого подкластера более высокой среднегодовой температурой и большим количеством летних осадков. Местообитания союза *Aconito-Tilion* отличаются от местообитаний союзов *Alnion incanae* и *Trollio-Pinion* более высокими показателями летних температур и годового количества осадков.

Сравнение местообитаний четырех союзов и одного подсоюза лесных сообществ, одновременно встречающихся на УП и в ГЛЗ, не выявило статистически достоверного отличия по ландшафтным характеристикам, но они статистически достоверно различались по ряду климатических параметров (табл. 3). Наибольшие климатические различия между УП и ГЛЗ характерны для местообитаний еловых лесов. По сравнению с другими союзами местообитания сообществ *Piceion excelsae* наиболее существенно отличаются по климатическим показателям: среднегодовая температура на УП выше на 3.3°C, чем в ГЛЗ. Кроме того, местообитания этого союза различаются по температуре летних и зимних месяцев и количеству летних и зимних осадков. Местообитания сообществ союза *Aconito-Piceion* на УП по сравнению с ГЛЗ характеризуются большей среднегодовой температурой, температурой летних и зимних месяцев и меньшим количеством летних и большим количеством зимних осадков.

По сравнению с ГЛЗ местообитания сообществ союза *Brachypodio-Pinion* и подсоюза *Tilio-Pinenion* на УП отличаются большей среднегодовой температурой, температурой зимних месяцев и меньшим количеством летних осадков. Минимальные различия по климатическим характеристикам между УП и ГЛЗ характерны для местообитаний сообществ союза *Caragano-Pinion*: среднегодовая температура местообитаний сообществ этого союза на УП выше, чем в ГЛЗ, только на 0.3°C. Местообитания союза также достоверно отличаются по средним показателям температуры летних и зимних месяцев.

ОБСУЖДЕНИЕ

На Уфимском плато ведущими климатическими факторами, определяющими пространственную дифференциацию лесной растительности, являются количество осадков в январе и за весь зимний период, которые обуславливают глубину

Таблица 3. Различия климатических характеристик местообитаний союзов лесной растительности на территории западного макросклона и центральной части Южного Урала и в водоохранным-защитных лесах Уфимского плато

Климатические характеристики	Уфимское плато	Горно-лесная зона	ДУП–ГЛЗ
Союз <i>Caragano fruticis</i>-<i>Pinion sylvestris</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.3 ± 0.07	3.0 ± 0.2	0.3
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.06	–8.1 ± 0.2	1.1
Средняя температура июня–августа, °С	18.7 ± 0.07	17.1 ± 0.8	1.6
Союз <i>Brachypodio pinnati</i>-<i>Pinion sylvestris</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.4 ± 0.03	2.3 ± 0.2	1.1
Минимальная температура января, °С	–15.6 ± 0.03	–17.1 ± 0.2	1.5
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.02	–8.4 ± 0.2	1.4
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.1 ± 0.03	–13.5 ± 0.2	1.4
Количество осадков в июле, мм	70.3 ± 0.7	85.5 ± 2.7	–15.2
Количество осадков в июне–августе, мм	198.2 ± 2.0	242.7 ± 7.5	–44.5
Подсоюз <i>Tilio cordatae</i>-<i>Pinenion sylvestris</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.30 ± 0.02	1.9 ± 0.04	1.4
Минимальная температура января, °С	–15.6 ± 0.02	–17.6 ± 0.04	2.0
Средняя температура января–марта, °С	–7.1 ± 0.02	–9.1 ± 0.04	2.0
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.1 ± 0.02	–14.1 ± 0.04	2.0
Количество осадков в июне–августе, мм	209.8 ± 1.7	235.3 ± 2.8	–25.5
Союз <i>Aconito septentrionalis</i>-<i>Piceion obovatae</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.50 ± 0.03	0.8 ± 0.17	2.7
Максимальная температура июля, °С	24.2 ± 0.03	21.2 ± 0.2	3.0
Минимальная температура января, °С	–15.5 ± 0.02	–18.4 ± 0.15	2.9
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.02	–9.8 ± 0.15	2.8
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.0 ± 0.02	–14.8 ± 0.14	2.8
Средняя температура июня–августа, °С	18.8 ± 0.03	15.8 ± 0.2	3.0
Количество осадков в июле, мм	73.4 ± 0.7	92.0 ± 1.5	–18.6
Количество осадков в июне–августе, мм	204.5 ± 1.9	258.2 ± 3.9	–53.7
Количество осадков в декабре–феврале, мм	92.0 ± 1.0	77.8 ± 1.8	14.2
Союз <i>Piceion excelsae</i>			
Среднегодовая температура, °С	3.4 ± 0.02	0.1 ± 0.1	3.3
Максимальная температура июля, °С	24.2 ± 0.03	20.4 ± 0.12	3.8
Минимальная температура января, °С	–15.6 ± 0.02	–19.0 ± 0.09	3.4
Средняя температура января–марта, °С	–7.0 ± 0.02	–10.4 ± 0.09	3.4
Средняя температура декабря–февраля, °С	–12.1 ± 0.02	–15.4 ± 0.09	3.3
Средняя температура июня–августа, °С	18.8 ± 0.03	15.0 ± 0.1	3.8
Количество осадков в июле, мм	71.6 ± 0.6	91.9 ± 1.3	–20.3
Количество осадков в июне–августе, мм	200.0 ± 1.6	257.9 ± 3.7	–57.9
Количество осадков в декабре–феврале, мм	88.9 ± 1.2	75.5 ± 1.4	13.4

Примечание: ДУП–ГЛЗ – разность показателей, рассчитанных для Уфимского плато и центральной части Южного Урала; достоверность различия средних оценивали на уровне значимости $p < 0.05$.

промерзания почвы и условия влагообеспеченности в начале сезонного развития древесной растительности. Эти климатические показатели считаются основными при дифференциации местообитаний сообществ неморальных сосново-

широколиственных лесов подсоюза *Tilio-Pinenion* от местообитаний других союзов. В условиях пересеченного рельефа УП к основным факторам дифференциации местообитаний союзов относятся профильная и плановая кривизна, крутизна

и экспозиция склонов, которые определяют накопление влаги, мелкозема и температурный режим почв.

В ГЛЗ в связи с выраженной высотной поясностью температурные перепады значительно выше, чем на УП. Максимальное различие среднегодовой температуры воздуха между местообитаниями сообществ разных союзов в ГЛЗ составляет 4,2°C, в то время как на УП всего 0,2°C. Максимальное различие местообитаний союзов по количеству среднегодовых осадков в ГЛЗ в 7,5 раза выше, чем на УП, и составляет 265 мм/год. В связи с этим в ГЛЗ климатические факторы играют большую роль в дифференциации лесной растительности, что соответствует литературным данным о значении зимних температур, а также количества летних и зимних осадков в распределении растительности на Южном Урале [17]. Ведущими параметрами рельефа в ГЛЗ являются показатели, определяющие снос или накопление влаги и мелкозема (плановая и профильная кривизна, LS-фактор, топографический индекс влажности).

По сравнению с УП показатели крутизны и экспозиции склонов в ГЛЗ играют меньшую роль при дифференциации растительных сообществ. При этом есть исключение. На дендрограмме, построенной по климатическим параметрам, наиболее сильно от местообитаний других союзов в ГЛЗ отличаются местообитания союза ксерофитных широколиственных лесов *Lathyro-Quercion*, приуроченные к вершинам хребтов и верхним частям инсолируемых склонов. Согласно полученным результатам, для этих местообитаний характерно наибольшее количество зимних и летних осадков. Обильные зимние осадки предотвращают вымерзание дубового подроста. В весенне-летний период поступающая влага не задерживается на крутых каменистых склонах и быстро испаряется вследствие особенностей рельефа и низкой сомкнутости древесного яруса. Таким образом, в отличие от других союзов ГЛЗ орографические факторы играют значительно большую роль в формировании условий местообитания сообществ союза *Lathyro-Quercion* на западном макросклоне ЮУ.

Среднегодовая, средняя зимняя и средняя летняя температуры воздуха в местообитаниях одних и тех же союзов на УП выше, чем в ГЛЗ: в ряде случаев среднегодовая разница превышает 3,4°C. Наибольшие температурные различия характерны для еловых лесов союзов *Piceion excelsae* и *Aconito-Piceion*, произрастающих в широком температурном диапазоне [18]. Кроме того, на УП количество летних осадков в местообитаниях еловых лесов этих союзов меньше на 50–60 мм летом и несколько больше зимой, чем в ГЛЗ.

У союзов *Caragano-Pinion*, *Brachypodio-Pinion* и подсоюза *Tilio-Pinenion* различия по количеству летних осадков между местообитаниями на УП и

в ГЛЗ меньше, а водный режим почв в значительной степени определяется особенностями рельефа. Наименьшие климатические различия характерны для ксерофитных кустарниковых сосняков союза *Caragano-Pinion*, представленных на УП и в ГЛЗ одной и той же ассоциацией *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 2002, приуроченной преимущественно к инсолируемым склонам (см. табл. 3).

Существующие прогнозы изменения климата предполагают увеличение среднегодовых и летних температур и количества зимних осадков, а также уменьшение количества летних осадков [19]. Это позволяет сделать вывод о том, что при реализации наиболее вероятного климатического сценария RCP4.5 [20] климатические условия в ГЛЗ будут постепенно приближаться к современным условиям на УП. В этом случае будет происходить обогащение темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесов в ГЛЗ видами неморального комплекса с постепенным формированием сообществ, флористически близких к сообществам этих союзов на УП в текущее время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Уфимском плато распространение большинства союзов лесной растительности определяется преимущественно особенностями рельефа. Исключение составляют сообщества подсоюза *Tilio-Pinenion*, на распространение которых сильное влияние оказывает большое количество зимних осадков, обеспечивающих меньшее промерзание почвы в зимний период, что способствует сохранению подроста широколиственных видов [21].

В горно-лесной зоне в области проведения исследований наиболее важными факторами в дифференциации местообитаний растительных сообществ являются температура воздуха и количество осадков. Крутизна и экспозиция склонов в ГЛЗ имеют меньшее значение по сравнению с УП. Основными параметрами рельефа, определяющими распределение лесной растительности в ГЛЗ, являются плановая и профильная кривизна, индекс пересеченности, LS-фактор, а также индекс влажности, отражающие снос или накопление влаги и мелкозема.

Согласно существующим прогнозам по изменению климата, можно ожидать усиление экспансии видов неморального комплекса в сообщества темнохвойных лесов западного макросклона и центрально-возвышенной части ЮУ, что впоследствии приведет к формированию сообществ, флористически близких к сообществам на УП в текущее время. Полученные результаты могут быть использованы при мониторинге климатиче-

ских изменений лесной растительности Южного Урала.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 22-14-00003), значительная часть геоботанических описаний была выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6. Мы признательны сотрудникам лаборатории геоботаники А.И. Соломещу и О.Ю. Жигуну, данные которых, помимо собственных, использованы нами в исследовании.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Palmer M.A., Ambrose R.F., Poff N.L.* Ecological theory and community restoration ecology // *Restoration Ecology*. 1997. № 5. P. 291–300.
2. *Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М.* и др. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // *Лесоведение*. 2015. № 4. С. 243–254.
3. Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Т. 2 / Отв. ред. Смирнова О.В. М.: Наука, 2004. 575 с.
4. *Крышень А.М.* Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.
5. *Chapin F.S., Callaghan T., Bergeron Y.* et al. Global Change and the Boreal Forest: Thresholds, Shifting States or Gradual Change? // *Ambio*. 2004. V. 3. № 6. P. 361–365. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.6.361>
6. *Shaffer G.P., Gosselink J.G.* The Mississippi river alluvial plain // *The world's largest wetlands. Ecology and conservation*. Cambridge: Univ. Press., 2005. P. 272–315.
7. *Riley S.J., DeGloria S.D., Elliot R.* A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity // *Intermountain Journal of Sciences*, 1999. V. 5. № 1–4. P. 23–27.
8. *Watkins R.* Terrain metrics and landscape characterization from bathymetric data: SAGA GIS Methods and Command Sequences // Report prepared for the Ecospacial Information Team, Coral Reef Ecosystem Division, Pacific Islands Fisheries Science Center, Honolulu, HI, under NOAA contract number WE-133F-15-SE-0518. 2015. 46 p.
9. *Sorensen R., Zinko U., Seibert J.* On the calculation of the topographic wetness index: evaluation of different methods based on field observations // *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 2006. № 10. P. 101–112. <https://doi.org/10.5194/hess-10-101-2006>
10. *Kinnell P.I.A.* Alternative Approaches for Determining the USLE-M Slope Length Factor for Grid Cells [Электронный ресурс] – 2005. Режим доступа: <http://soil.scijournals.org/cgi/content/full/69/3/674> (дата обращения: 17.03.2022).
11. *Свидзинская Д.* Основные геоморфометрические параметры: теория [Электронный ресурс] – 2013. Режим доступа: <https://gis-lab.info/qa/geomorphometric-parameters-theory.html> (дата обращения: 17.03.2022).
12. *Жучкова В.К., Раковская Э.М.* Методы комплексных физико-географических исследований: Учеб. пос. для студентов вузов. М., 2004. 368 с.
13. *Karger D.N., Conrad O., Böhrner J.* et al. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // *Sci. Data*. 2017. № 4. 20 p. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
14. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
15. *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde – 3 Aufl. Wien–New York: Springer-Verlag, 1964. 865 S.
16. *Вебер Х.Э., Моравец Я., Терция Ж.-П.* Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е изд. // *Растительность России*. 2005. № 7. С. 3–38.
17. *Шиятов С.Г.* Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УРО РАН, 2009. 216 с.
18. *Rodwell J.S., Dring J., Pignatti S.* et al. Phytosociological relationships of EUNIS habitats; scientific background to the EUNIS habitat classification. 2002. 115 p.
19. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2013. 1009 с.
20. IPCC. Climate Change 2021. The Physical Science Basis. IPCC Sixth assessment report [Электронный ресурс]. – 2021. Режим доступа: <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/> (дата обращения 25.01.2022).
21. Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / Под ред. Кулагина А.Ю. Уфа: Гилем, 2007. 448 с.

УДК 581.524:582.32:582.29:502.3

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ КРИПТОГАМНЫХ ОРГАНИЗМОВ НА МЕРТВОЙ ДРЕВЕСИНЕ ПОСЛЕ СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2022 г. М. Р. Трубина^{а, *}, И. Н. Михайлова^а, А. П. Дьяченко^б^аФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202^бУральский государственный педагогический университет, Россия 620091 Екатеринбург, просп. Космонавтов, 26

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

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 12.07.2022 г.

Принята к публикации 14.07.2022 г.

Исследована динамика видового состава мхов и лишайников на мертвой древесине пихты и ели в южнотаежных лесах Среднего Урала после почти полного прекращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской обл.). По сравнению с периодом высоких выбросов (1993–1994 гг.) число видов мхов в непосредственной близости от завода (1–2 км) к 2019 г. увеличилось с 1 до 27, лишайников – с 1 до 30. Тем не менее по сравнению с фоновой территорией видовое богатство мхов и лишайников остается сниженным, а видовой состав существенно отличается: отсутствуют многие виды, типичные для фоновой территории, и присутствуют виды, специфичные для нарушенной. В загрязненных местообитаниях выше доля видов с преимущественно половым воспроизводством.

Ключевые слова: сернистый ангидрид, тяжелые металлы, мхи, лишайники, эпиксильные сообщества, естественное восстановление, динамика, реколонизация, репродуктивные стратегии, Средний Урал

DOI: 10.31857/S0367059722060166

Оценка способности природных экосистем к восстановлению после сокращения/прекращения внешнего воздействия – одна из актуальных проблем современной экологии. Процессы реколонизации деградированных территорий после сокращения выбросов промышленных предприятий существенно различаются как между группами организмов [1], так и между видами в пределах конкретной группы из-за различий в способности к расселению [2, 3]. Криптогамные организмы имеют высокую колонизирующую способность благодаря огромному количеству образуемых мелких диаспор и значительной дальности их распространения [4, 5]. Однако успех колонизации зависит не только от характеристик диаспор (размер, дальность распространения) и расстояния от их источника [6], но и от ширины экологической ниши видов [7] и репродуктивной стратегии – преимущественного расселения с помощью генеративных или вегетативных диаспор, которые существенно различаются по выживаемости [8].

Мертвая древесина (МД) играет огромную роль в поддержании разнообразия криптогамных организмов в лесных экосистемах: число видов на ней может составлять до 84% от общего видового богатства [9, 10]. В то же время специальных исследований колонизации крупных древесных остатков после сокращения выбросов металлургических заводов не проводилось. Немногочисленные работы

по восстановлению криптогамных организмов на загрязненных территориях посвящены изменению разнообразия в напочвенном покрове [11, 12], на стволах живых деревьев [2] или без учета субстратной приуроченности [13–15].

Цель данной работы – анализ закономерностей заселения мхами и лишайниками мертвой древесины в елово-пихтовых лесах после почти полного прекращения выбросов крупного медеплавильного завода на Среднем Урале. Район исследований удобен для изучения восстановительной динамики рассматриваемых групп тем, что для него имеются данные о состоянии мохово-лишайниковых сообществ в период высоких выбросов (1993–1994 гг.). Надежно установлено, что в этот период в радиусе 1–2 км от завода эпиксильные сообщества криптогамных организмов на упавших стволах были представлены всего двумя видами – мхом *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. [16] и лишайником *Placynthiella uliginosa* (Schrader) Coppins & P. James [17]. Еще два вида лишайников (*Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda, *Trapeliopsis flexuosa* (Fr.) Coppins & P. James) были зарегистрированы на других типах МД – сухостое и пнях [17].

В течение первого десятилетия после почти полного прекращения выбросов в зоне максимального загрязнения в целом сохранялось крайне низкое видовое разнообразие мхов, хотя обнаруживали локальные участки с большим числом

видов [15]. Показано также активное заселение живых стволов деревьев эпифитными лишайниками в зоне бывшей “лишайниковой пустыни” вблизи завода [2]. Сведения о реколонизации мхами и лишайниками почвы и живых деревьев в сочетании с данными о более низком содержании тяжелых металлов в МД по сравнению с лесной подстилкой [18] позволили выдвинуть гипотезу о вероятном быстром заселении мхами и лишайниками МД на загрязненной территории, которая тестируется в настоящей работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на территории, подверженной длительному (с 1940 г.) атмосферному загрязнению выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного возле г. Ревды Свердловской области, в елово-пихтовых лесах подзоны южной тайги. Основные компоненты выбросов завода – оксиды серы и пылевые частицы с сорбированными на них металлами (Cu, Fe, Zn, Pb, Cd и др.) и металлоидами (As). В конце 1980-х годов объем выбросов (сернистый ангидрид и тяжелые металлы) составлял 140 тыс. т/год, в 1995–1998 гг. – 71–96 тыс. т/год, а после реконструкции предприятия в 2010 г. – 3–5 тыс. т/год [19]. Детальное описание района исследований, степени деградации и восстановительной динамики ряда компонентов экосистем опубликовано ранее [19–21].

В 2019 г. на четырех участках, заложенных в импактной (1 и 2 км от завода) и фоновой (30 и 31 км) зонах были обследованы поваленные деревья ели (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) 2-й и 3-й стадий разложения (по шкале П.В. Гордиенко). Эти стадии характеризуются следующими признаками: 2-я стадия – кора в основном сохранилась, древесина плотная с первыми признаками разложения; 3-я стадия – кора местами отпала, верхний слой древесины мягкий, наличие выраженного гниения. Характер и сила связи между диагностируемой стадией разложения валежа и его плотностью не зависят от зоны загрязнения, что позволяет использовать шкалы стадий разложения не только в фоновых условиях, но и в техногенно преобразованных лесах [22]. Выбор этих стадий обусловлен тем, что для них характерно наибольшее число эпиксильных видов мхов и лишайников [23, 24]. Всего обследовано 95 фрагментов МД: 56 – в импактной зоне (25 пихт и 31 ель) и 39 – в фоновой (21 пихта и 18 елей).

Виды мхов и лишайников регистрировали на стволе, ветвях и пне упавшего дерева как на остатках коры, так и на обнаженной древесине. Не идентифицируемые в полевых условиях образцы собирали для определения видовой принадлежности в лаборатории. Для этого использовали стандартные методики и определительные ключи [25–37].

Виды мхов и лишайников были разделены на две группы: с преимущественно половым и веге-

тативным типом воспроизводства. Для мхов подразделение выполнено на основе частоты образования спорофитов (виды с частым образованием спорофитов отнесены к видам преимущественно полового типа воспроизводства, с редким – к видам преимущественно вегетативного воспроизводства) [27, 28, 38]. Виды лишайников, формирующие соредии и/или изидии, отнесены к видам преимущественно вегетативного воспроизводства, виды без соредий и/или изидий, но формирующие апотеции – к видам полового воспроизводства.

Статистический анализ выполнен в программе PAST 4.12. Для сравнения видового состава сообществ использовали коэффициент сходства Жаккара. Дендрограммы сходства построены методом UPGMA.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика исследованных древесных остатков. В табл. 1 приведены размерные характеристики обследованного валежа пихты и ели. В фоновой зоне средний диаметр стволов ели значительно превышал диаметр стволов пихты (непараметрический *t*-тест с перестановками, 10000 перестановок, $P = 0.014$), но распределения были сходными (тест Колмогорова–Смирнова, $D = 0.37$; $P = 0.116$). Средняя длина стволов ели также превосходила длину стволов пихты ($P = 0.014$), но распределения значительно не различались ($D = 0.38$; $P = 0.088$). В импактной зоне средние значения и распределения по размерам между фрагментами разных видов деревьев значительно не различались.

Число видов и видовой состав. Всего в районе исследований на МД обнаружено 50 видов мхов (табл. 2) и 52 вида лишайников (табл. 3), в фоновой зоне – 47 и 42 вида соответственно, причем 46% всех видов мхов и 42.3% видов лишайников специфичны для фоновой зоны.

В фоновой зоне состав сообществ мхов несколько различается между МД разных видов деревьев (коэффициент сходства 0.68), хотя число видов сходно (41 и 38 на МД пихты и ели соответственно). Специфичных для пихты видов 9 (*Pylaisia polyantha*, *Plagiothecium latebricola* и др.), для ели – 6 (*Bryum rubens*, *Calliargon cordifolium* и др.).

В фоновой зоне число видов лишайников на ели (33) выше, чем на МД пихты (26, коэффициент сходства 0.41), что во многом определяется высоким разнообразием сохраняющихся после падения дерева эпифитов на ветвях: для МД ели на фоновой территории специфичны 16 видов, из которых 7 обнаружены именно на ветвях (*Bryoria nadvornikiana*, *Evernia mesomorpha*, *Hypocnemis leucococca*, *Hypogymnia tubulosa*, *Lecanora pulicaris*, *Mycoblastus fucatus*, *Tuckermopsis chlorophylla*).

В импактной зоне выявлено 27 видов мхов и 30 видов лишайников. Число видов лишайников на удалениях 1 и 2 км не различается (по 23 вида на каждом участке), тогда как видовое богатство мхов

Таблица 1. Размеры исследованных древесных остатков

Размерные характеристики	Фоновая зона		Импактная зона	
	пихта	ель	пихта	ель
Длина ствола, м				
среднее арифметическое \pm SE	10.5 \pm 1.0	20.6 \pm 2.4	12.5 \pm 0.9	13.4 \pm 1.3
размах	5.2–20.0	4.4–29.9	4.2–24.7	5.2–28.8
Диаметр ствола, см				
среднее арифметическое \pm SE	14.4 \pm 1.6	25.1 \pm 3.8	16.9 \pm 1.9	20.6 \pm 2.4
размах	5.3–29.0	7.0–56.1	7.0–44.6	7.2–55.4

на удалении 1 км существенно ниже, чем на удалении 2 км (4 и 27 видов соответственно, см. табл. 2). Коэффициенты сходства фоновой и импактной зон составили 0.48 (мхи) и 0.39 (лишайники).

Вблизи завода отсутствует целый ряд типичных для фоновой территории эпиксильных мхов (*Dicranum fuscescens*, *Rhizomnium punctatum*, *Jochenia pallescens* и др.). Интересно, что лишь в импактной зоне отмечены два редких для Урала вида мхов, которые в обычных условиях произрастают либо только на сырой почве (*Physcomitrella patens*), либо на почве и экскрементах (*Tayloria tenuis*), а также *Bryum pallescens* – типичный для Южного Урала, но редкий для Среднего [39]. В отличие от фоновой территории в импактной зоне число видов мхов на МД ели (25) значительно выше, чем на МД пихты (14), коэффициент сходства равен 0.44.

В импактной зоне не обнаружены очень чувствительные к загрязнению эпифитные лишайники, сохраняющиеся на фоновой территории на ветвях валежа (*B. nadvornikiana*, *E. mesomorpha*, *Fuscidea arboricola*, *H. tubulosa*) и остатках коры (*Lepraria* spp.), а также эпибриофитные лишайники рода *Peltigera*. В то же время здесь выше разнообразие видов рода *Cladonia*, многие из которых известны как эпигейные, типичные для сухих местообитаний (*C. crispata*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. ochrochlora*, *C. rei*) [32]. Среди этих видов *C. rei* – вид, предпочитающий антропогенные местообитания [32]. Только на импактной территории обнаружен высокотолерантный вид *P. uliginosa*, переходящий на МД с отмершего мха, а также эксплерент *Tuckermanopsis sepincola*, характерный для открытых местообитаний и активно заселяющий живые стволы на бывших загрязненных территориях [2]. В импактной зоне МД ели и пихты по числу видов почти одинаковы (26 и 24 вида соответственно).

Описанные закономерности хорошо отражены на дендрограммах сходства (рис. 1). Как для мхов, так и лишайников выделяется кластер фоновой территории. Значительная доля видов лишайников, специфичных для импактной территории, определила образование кластера импактной зоны, т.е. сходство внутри зон загрязнения выше, чем сходство на МД одного вида дерева в разных зонах. Видовой состав мхов на МД ели в импактной зоне ближе к фоновой зоне, а наименее богатые видами сообщества МД пихты им-

пактной зоны обособлены. Для мхов сходство между МД разных видов деревьев выше на фоновой территории, а для лишайников – на импактной.

Вклад видов с разной репродуктивной стратегией.

В фоновой зоне мхи с разным типом воспроизводства представлены почти одинаковым числом видов: первая группа (преимущественно половое воспроизводство) – 24 вида, вторая (преимущественно вегетативное воспроизводство) – 23. Соотношение групп не зависит от видовой принадлежности МД (рис. 2а). В импактной зоне преобладают виды 1-й группы (19 видов), тогда как из 2-й отмечены только 8 видов. Доля видов первой группы в импактной зоне на МД пихты составила 71.4%, ели – 68%. Все специфичные для импактной зоны виды мхов принадлежат к первой группе.

В сообществах лишайников фоновой территории преобладают виды второй группы (69%) (см. рис. 1б). Однако на загрязненной территории соотношение меняется на противоположное: доля видов первой группы составляет 57%. При этом в импактной зоне доля типов размножения примерно одинакова на МД обоих видов деревьев, а в фоновой зоне на МД ели отмечена более высокая доля вегетативно размножающихся видов (см. рис. 2б). Это обусловлено упоминавшимся выше присутствием эпифитов на ветвях, большинство которых – соредиозные виды (*B. nadvornikiana*, *E. mesomorpha*, *F. arboricola*, *H. tubulosa*), и видами рода *Lepraria*. Из 10 специфичных для импактной зоны видов 9 принадлежат к первой группе.

ОБСУЖДЕНИЕ

В фоновой зоне видовое богатство мхов (42 вида) и лишайников (47) сходно. Хотя детальный анализ взаимодействий мхов и лишайников не входил в наши задачи, необходимо отметить их разнонаправленность. С одной стороны, относительно быстро растущие мхи, формирующие высокую биомассу, очевидно являются и более сильными конкурентами за субстрат по сравнению с лишайниками. С другой стороны, мхи могут быть субстратом для эпибриофитных видов лишайников [40]. В нашем исследовании это лишайники рода *Peltigera*, которые отмечены на МД только в фоновых местообитаниях.

Таблица 2. Список видов мхов на мертвой древесине пихты (П) и ели (Е) на разных удалениях от СУМЗа

Вид	Тип воспро- изводства	Удаление от завода и субстрат							
		1 км		2 км		30 км		31 км	
		П	Е	П	Е	П	Е	П	Е
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	1	–	–	+	+	–	–	+	–
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	1	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	2	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	1	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	1	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>Bryum caespiticium</i> Hedw.	1	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>B. pallescens</i> Schleich. ex Schwägr.	1	–	–	+	+	–	–	–	–
<i>B. rubens</i> Mitt.	2	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) H.A. Crum	1	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	2	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Campylophyllopsis sommerfeltii</i> (Myrin) Ochyra	1	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	1	–	–	–	+	–	+	–	–
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	2	–	–	–	–	+	–	+	+
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	2	–	–	–	–	+	–	+	+
<i>Dicranum fuscescens</i> Turner	2	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>D. majus</i> Turner	2	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>D. montanum</i> Hedw.	2	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>D. polysetum</i> Sw.	2	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>D. scoparium</i> Hedw.	1	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Bruch, Schimp. et W. Gümbel) Hedenäs	2	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Herzogiella turfacea</i> (Lindb.) Z. Iwats.	1	–	–	+	–	–	+	–	–
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Ochyra et Stebel	2	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	2	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Jochenia pallescens</i> (Hedw.) Hedenäs	1	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>Oncophorus wahlenbergii</i> Brid.	1	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Physcomitrella patens</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	1	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	1	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>P. drummondii</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	1	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>P. elatum</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	2	–	–	–	–	+	–	+	+
<i>P. ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.	2	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>P. medium</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	1	–	–	–	–	+	+	+	–
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	2	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>P. laetum</i> Bruch, Schimp. et W. Gümbel	2	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>P. latebricola</i> Bruch, Schimp. et W. Gümbel	2	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	2	+	–	–	+	+	+	+	+
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	1	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polytrichum longisetum</i> Sw. ex Brid.	2	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	2	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	1	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	1	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	2	–	–	–	–	+	+	–	–
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.J. Kop.	2	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	1	+	–	+	+	+	+	+	+
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov et Huttunen	1	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>S. populeum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	1	–	–	–	+	+	–	+	+
<i>S. reflexum</i> (Starke) Ignatov et Huttunen	1	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>S. starkei</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen	1	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	1	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Tayloria tenuis</i> (Dicks. ex With.) Schimp.	1	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	2	+	–	+	+	+	+	+	+
Всего видов		4	1	13	25	34	30	35	32

Примечание. Здесь и в табл. 3 типы воспроизводства: 1 – преимущественно половое, 2 – преимущественно вегетативное.

Таблица 3. Список видов лишайников на мертвой древесине пихты (П) и ели (Е) на разных удалениях от СУМЗа

Вид	Тип воспро- изводства	Удаление от завода и субстрат							
		1 км		2 км		30 км		31 км	
		П	Е	П	Е	П	Е	П	Е
<i>Absconditella lignicola</i> Vězda & Pišút	1	+	–	–	+	+	+	+	+
<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.	1	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Bacidina phacodes</i> (Körb.) Vězda	1	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Bryoria nadvornikiana</i> (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	2	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Catinaria atropurpurea</i> (Schaer.) Vězda & Poelt	1	–	–	–	+	+	+	–	–
<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner ex Sm.) Mig.	1	–	–	+	–	–	+	–	+
<i>Cladonia botrytes</i> (Hag.) Willd.	1	+	+	–	–	–	+	–	–
<i>C. cenotea</i> (Ach.) Schaerer	2	–	–	–	–	–	+	+	+
<i>C. chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	2	+	+	+	+	–	–	+	–
<i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	2	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. crispata</i> (Ach.) Flot.	1	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.	2	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. furcata</i> (Huds.) Schrad.	1	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd.	1	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. ochrochlora</i> Flk.	2	+	–	+	+	–	–	–	–
<i>C. rei</i> Schaer.	2	+	+	+	+	–	+	+	–
<i>Dimerella pineti</i> (Ach.) Vězda	1	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	2	–	–	–	–	–	+	–	+
<i>Fuscidea arboricola</i> Coppins & Tønsberg	2	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>F. pusilla</i> Tønsberg	2	–	–	–	–	–	+	+	+
<i>Hypocomyce caradocensis</i> (Leight. ex Nyl.) P. James & Gotth. Schneid.	1	+	+	+	+	+	–	–	–
<i>H. leucococca</i> R. Sant.	2	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	2	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. tubulosa</i> (Schaer.) Hav.	2	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.	1	–	–	–	–	–	+	–	+
<i>Lepraria elobata</i> Tønsberg	2	–	–	–	–	–	+	–	+
<i>L. incana</i> (L.) Ach.	2	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Lepraria</i> sp.	2	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Micarea denigrata</i> (Fr.) Hedl.	1	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>M. myriocarpa</i> V. Wirth and Vězda ex Coppins	1	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>M. prasina</i> s.l.	1	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mycobilimbia carnealbida</i> (Müll. Arg.) S. Ekman et Printzen	1	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Mycoblastus alpinus</i> (Fr.) Hellb.	2	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>M. fucatus</i> (Stirt.) Zahlbr.	2	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Parmelia sulcata</i> Tayl.	2	–	–	+	+	–	+	+	+
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	2	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>P. hyperopta</i> (Ach.) Vain.	2	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	1	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>P. polydactylon</i> (Neck.) Hoffm.	1	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>P. praetextata</i> (Flörke ex Sommerf.) Zopf.	2	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>Pycnora sorophora</i> (Vain.) Hafellner	2	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Placynthiella dasaea</i> (Stirton) Tønsberg	2	–	+	–	–	–	+	–	–
<i>P. icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James	1	+	+	+	+	–	–	–	+
<i>P. uliginosa</i> (Schrader) Coppins & P. James	1	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Rinodina degeliana</i> Coppins	2	–	–	+	–	–	+	+	+
<i>Ropalospora viridis</i> (Tønsberg) Tønsberg	2	+	–	–	+	–	+	–	–
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vězda	1	+	+	+	+	–	+	+	–
<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins & P. James	2	+	+	+	+	–	–	+	–
<i>T. granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch	2	+	+	–	+	–	–	–	+
<i>Tuckermanopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale	2	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>T. sepincola</i> (Ehrh.) Hale	1	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.–E. Mattsson & M.J. Lai	2	+	+	–	+	–	+	+	+
Всего видов		19	20	17	19	10	26	24	24

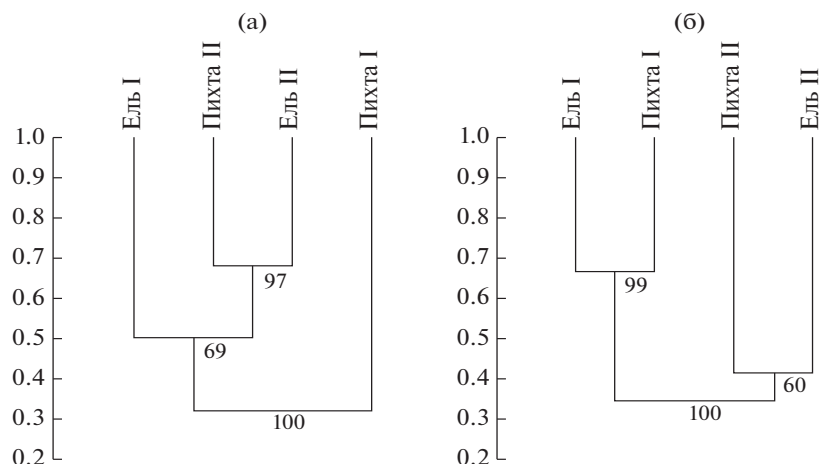


Рис. 1. Дендрограммы сходства видового состава мхов (а) и лишайников (б) на мертвой древесине ели и пихты в разных зонах нагрузки (I – импактная, II – фоновая). Использован коэффициент Жаккара и метод UPGMA. В основаниях кластеров показаны цифры бутстреп-поддержки (% от 1000 повторностей).

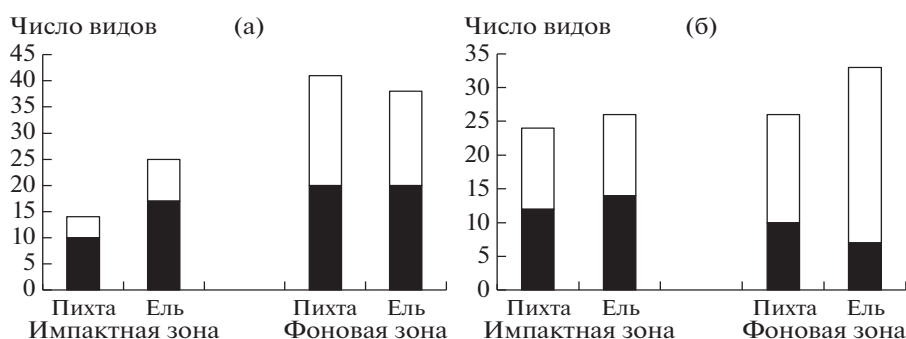


Рис. 2. Число видов мхов (а) и лишайников (б) на мертвой древесине ели и пихты в разных зонах нагрузки. Черная заливка – число видов с преимущественно половым типом воспроизводства, без заливки – число видов с преимущественно вегетативным типом воспроизводства.

Влияние вида дерева на состав эпиксильных сообществ в пределах одного биотопа изучено недостаточно. Описанные в литературе различия между субстратами [10, 23] связывают не столько с видом дерева, сколько с комплексом факторов местообитания (тип растительного сообщества, высота над уровнем моря, продолжительность стадии разложения и др.). Наши данные свидетельствуют о большей субстратной дифференциации лишайников по сравнению с мхами на фоновой территории. Пихта и ель принадлежат к одной группе – хвойные деревья с кислой корой, поэтому лишайнобиота живых деревьев этих видов форофитов сходна [41, 42]. Обнаруженные нами субстратные различия в видовом составе лишайников в значительной степени обусловлены большим количеством ветвей на валеже ели по сравнению с пихтой. Скорость биологического разложения ветвей низка по сравнению со стволовой древесиной, что связано с расположением субстрата относительно поверхности земли [43]. Поэтому после падения дерева именно на ветвях

дольше сохраняются сформировавшиеся при жизни дерева сообщества эпифитов. Кроме того, большее видовое богатство лишайников на МД ели может быть связано с более крупными размерами фрагментов по сравнению с пихтой.

Ключевой результат работы заключается в том, что после сокращения, а затем почти полного прекращения выбросов завода произошло быстрое увеличение видового богатства эпиксильных сообществ криптогамных организмов. По сравнению с периодом высоких выбросов (1993–1994 гг.) к 2019 г. число видов мхов увеличилось с 1 до 27, лишайников – с 1 до 30. Такая высокая скорость восстановления контрастирует со стабильно низким видовым разнообразием травяно-кустарничкового яруса на загрязненной территории, несмотря на сокращение выбросов [19]. Вероятно, в загрязненных местообитаниях МД – это более “привлекательный” субстрат для криптогамных организмов благодаря более низким концентрациям металлов и более высокому содержанию воды в древесных остатках по срав-

нению с лесной подстилкой [18]. Присутствие редких видов мхов в импактной зоне может быть связано с низкой заселенностью стволов, т.е. отсутствием межвидовой конкуренции.

Число видов лишайников на МД в импактной зоне (30 видов) выше, чем на живых деревьях: на стволах пихты на удалении 1 и 2 км в 2018 г. было зарегистрировано 8 и 13 видов эпифитных лишайников соответственно [2]. Все эти эпифитные виды отмечены и на МД, за исключением очень чувствительного *E. mesomorpha*.

Представляет интерес разница в скорости реколонизации МД мхами и лишайниками наиболее загрязненного участка (1 км от завода). Число видов мхов на удалении 1 км существенно уступает таковому на удалении 2 км, тогда как число видов лишайников на этих удалениях сходно. Возможно, определенную роль в замедлении заселения играет более высокий уровень токсикантов в субстрате и большее расстояние до ближайших источников диаспор. Однако ведущая роль, вероятно, принадлежит микроклимату. На удалении 1 км значительно сильнее выражено разрушение древесного и травяно-кустарничкового ярусов [19]. Показано [44], что там происходит некоторая аридизация микроклимата: среднесуточная температура, измеренная на высоте 2 м, на 0.7–1.0°C превышает фоновые значения. В травяном ярусе этот эффект еще более выражен: максимальная суточная температура на 3°C, а суточный диапазон температур на 4.3°C превышают аналогичные показатели для фоновой территории [45]. Это приводит к снижению содержания воды в МД на импактной территории по сравнению с фоновой, что показано для древесных остатков 4-й стадии разложения [18]. Вполне вероятно, что именно дефицит влаги лимитирует развитие мхов. Лишайниковые же сообщества отвечают на аридизацию ростом доли ксерофитов (например, многие виды рода *Cladonia*, а также и *T. sepincola* – вид, часто встречающийся на обработанной древесине в открытых местообитаниях). Несмотря на пойкилогидридность и мхов, и лишайников, различия в степени их толерантности к высыханию велики [46]. Анализ градиентов увлаженности разного масштаба (от уровня ствола до высотных градиентов) показал преобладание мхов в наиболее влажных местообитаниях, которое сменяется доминированием лишайников в более сухих [40, 47].

Субстратная дифференциация мхов и лишайников в импактной зоне разнонаправлена: эпиксильные сообщества лишайников на разных типах субстрата характеризуются близким числом видов и более сходным видовым составом, чем в фоновой зоне, тогда как дифференциация сообществ мхов на разных типах субстрата в этой зоне, наоборот, резко выражена. Поскольку, как уже упоминалось, различия видового состава лишайников на МД ели и пихты в фоновой зоне в первую очередь определяются наличием эпифитов на ветвях ели, большинство из которых очень

чувствительны к загрязнению, их отсутствие в импактной зоне автоматически ведет к повышению сходства между МД разных видов деревьев.

Можно предположить, что причины более высокого видового богатства мхов на МД ели связаны с особенностями ее коры: значительная часть мхов предпочитает грубую кору с высоким содержанием воды [8]. В условиях аридизации деградированных территорий различия во влагоемкости между грубой корой ели и гладкой корой пихты могут возрастать, что влияет на формирование сообществ мхов.

Роль репродуктивной стратегии видов в успешности реколонизации деградированных территорий неоднозначна. С одной стороны, споры полового размножения имеют меньшие размеры и соответственно большую дальность рассеивания, с другой – их выживаемость ниже, чем выживаемость вегетативных проагул [8]. Спорам лишайников, кроме того, для развития таллома необходимо наличие совместимого фотобионта. По нашим данным, на импактной территории эпиксильные сообщества и мхов, и лишайников характеризуются более высоким участием видов с преимущественно половым воспроизводством, при этом большинство специфичных для импактной зоны видов – с преимущественно половым воспроизводством. На первый взгляд это противоречит данным, полученным для окрестностей цинкоплавильного завода в г. Палмертон, США: после прекращения выбросов заселение сильно загрязненных участков происходило преимущественно вегетативно размножающимися видами лишайников (58% от общего числа видов) [13]. Однако в районе Палмертона рассматривали эпифитные, эпигейные и эпилитные лишайники, а эпиксильных видов обнаружено не было. В то же время именно для эпиксильных лишайников в целом характерно преобладание видов с половым воспроизводством, особенно выраженное для облигатных эпиксильных, у которых доля таких видов достигает 75% [48]. Для анализа преимуществ разных репродуктивных стратегий при реколонизации деградированных территорий пока недостаточно данных и необходимо дальнейшее накопление информации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тестируемая гипотеза полностью подтвердилась: сокращение выбросов на загрязненной территории инициировало значительное увеличение видового богатства эпиксильных мхов (с 1 до 27) и лишайников (с 1 до 30). Однако, несмотря на положительные сдвиги, число видов на МД в импактной зоне остается сниженным по сравнению с фоновой, а видовой состав сообществ существенно отличается от фоновых как за счет отсутствия многих видов, типичных для фоновых местообитаний, так и присутствия видов, специфичных для импактных территорий.

Данное исследование следует рассматривать лишь как первый этап изучения закономерностей

реколонизации мертвой древесины криптогамными организмами. Для дальнейшего анализа необходима детальная оценка влияния физико-химических факторов МД (в том числе содержания токсикантов) на качественные и количественные характеристики эпиксильных сообществ, а также комплексные исследования, рассматривающие восстановление местообитания в целом.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000076-9).

Выражаем глубокую признательность О.В. Дуле, В.С. Микрюкову и И.Е. Бергману за предоставление характеристик древесных остатков, а также Е.Л. Воробейчику за ценные замечания в ходе работы над рукописью.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Работа выполнена без участия людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРА

1. *Воробейчик Е.Л.* Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41. [*Vorobeichik E.L.* Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. № 1. P. 1–39. doi: 10.1134/S1067413622010118] <https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
2. *Михайлова И.Н.* Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2020. № 1. С. 43–45. [*Mikhailova I.N.* Dynamics of epiphytic lichen communities in the initial period after reduction of emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2020. V. 51. № 1. P. 38–45. doi: 10.1134/S1067413620010075] <https://doi.org/10.31857/S0367059720010072>
3. *Трубина М.Р.* Уязвимость видов травяно-кустарничкового яруса к загрязнению выбросами медеплавильного завода: роль различий в способе распространения диаспор // Экология. 2020. № 2. С. 90–100. [*Trubina M.R.* Vulnerability to copper smelter emissions in species of the herb-dwarf shrub layer: role of differences in the type of diaspore dispersal // Russ. J. Ecol. 2020. V. 51. № 2. P. 107–117. doi: 10.1134/S1067413620020125] <https://doi.org/10.31857/S0367059720020122>
4. *Frahm J.-P.* Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses) // Biodiversity and Conservation. 2008. V. 17. № 2. P. 277–284. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2801-3_4
5. *Barbé M., Fenton N. J., Bergeron Y.* So close and yet so far away: long-distance dispersal events govern bryophyte metacommunity reassembly // Journal of Ecology. 2016. V. 104. № 6. P. 1707–1719. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12637>
6. *Huisemekers V., Dopagne C., Vanderpoorten A.* How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? // Diversity and Distributions. 2008. V. 14. P. 483–492. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00454.x>
7. *Johansson V., Ranius T., Snäll T.* Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics // Ecology. 2012. V. 93. P. 235–241. <https://doi.org/10.2307/23143903>
8. *Löbel S., Rydin H.* Trade-off and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes // Functional Ecology. 2010. V. 24. P. 887–897. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01705.x>
9. *Dittrich S., Jacob M., Bade C.* et al. The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest // Plant Ecology. 2014. V. 215. № 10. P. 1123–1137. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0371-6>
10. *Staniaszek-Kik M., Chmura D., Żarnowiec J.* What factors influence colonization of lichens, liverworts, mosses and vascular plants on snags? // Biologia. 2019. V. 4. P. 375–384. <https://doi.org/10.2478/s11756-019-00191-5>
11. *Черненко Т.В., Кабиров П.Р., Басова Е.В.* Восстановительные сукцессии северотаежных ельников при снижении аэротехногенной нагрузки // Лесоведение. 2011. № 6. С. 49–66.
12. *Урбанавичюс Г.Р., Боровичев Е.А., Ершов В.В.* Криптогамные организмы – пионеры восстановления северотаежных лесов при снижении промышленного загрязнения // Лесоведение. 2021. № 2. С. 195–207. <https://doi.org/10.31857/S0024114821020108>
13. *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.
14. *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>
15. *Трубина М.Р., Дьяченко А.П.* Современное состояние мохового покрова лесов после сокращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода // Поволжский экологич. журн. 2020. № 4. С. 477–491. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>
16. *Гольдберг И.Л.* Изменение мохового покрова южнотаежных темнохвойных лесов в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1997. № 6. С. 468–470. [*Gol'dberg I.L.* Changes in the moss layer of southern taiga dark coniferous forests under conditions of technogenic pollution // Russ. J. Ecol. 1997. № 6. P. 168–170.]
17. *Пауков А.Г.* Закономерности стационального распределения лишайников в условиях антропогенной нагрузки // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Мат-лы конф. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1995. С. 116–118.
18. *Mikryukov V.S., Dulya O.V., Bergman I.E.* et al. Sheltering role of well-decayed conifer logs for forest floor fungi in long-term polluted boreal forests // Frontiers in Microbiology. 2021. V. 12. P. 729244. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.729244>
19. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной рас-

- тельности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khan-tirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russ. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507. doi: 10.1134/S1067413614060150] <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
20. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
 21. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. [Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.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. doi: 10.1134/S1064229317080130] <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
 22. Бергман И.Е. Применимость шкал разложения валежа на техногенно-загрязненных территориях Среднего Урала // Лесоведение. 2020. № 3. С. 250–264. <https://doi.org/10.31857/S0024114820020047>
 23. Харпухаева Т.М., Мухортова Л.В. Динамика взаимодействия лишайников и стволового валежа в лесных экосистемах Восточного Прибайкалья // Сибирский экологич. журн. 2016. Т. 23. № 1. С. 148–163. <https://doi.org/10.15372/SEJ20160115>
 24. Рыковский Г.Ф., Малько М.С., Сакович А.А. Эпиксильный компонент бриофлоры Полесского региона // Разнообразие растительного мира. 2021. № 3 (10). С. 5–27.
 25. Абрамова А.Л., Савич-Любичская Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 715 с.
 26. Бардунов Л.В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 319 с.
 27. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. М.: КМК, 2003. С. 1–608.
 28. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2. М.: КМК, 2004. С. 609–960.
 29. Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э. и др. Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales – Grimmiales. М.: КМК, 2017. 560 с.
 30. Мельничук В.М. Определитель листовых мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, 1970. 442 с.
 31. Савич-Любичская Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхлоплодные мхи. Л.: Наука, 1970. 824 с.
 32. Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л.: Наука, 1978. 305 с.
 33. Определитель лишайников России. Вып. 7. СПб.: Наука, 1998. 166 с.
 34. Определитель лишайников России. Вып. 8. СПб.: Наука, 2003. 277 с.
 35. Пауков А.Г., Трапезникова С.Н. Определитель лишайников Среднего Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского гос. ун-та им. А.М. Горького, 2005. 207 с.
 36. Coppins B.J. A taxonomic study of the lichen genus *Micarea* in Europe // Bull. of the British Museum (Natural History). Botany series. 1983. V. 11. № 2. P. 17–214.
 37. Tønsberg T. The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway // Sommerfeltia. 1992. V. 14. № 1. P. 1–336.
 38. Hill M.O., Preston C.D., Bosanquet S.D.S., Roy D.B. BRYOATT – Attributes of British and Irish Mosses, liverworts and hornworts – with information on native status, size, life form, life history, geography and habitat. Abbots Ripton, UK: The Centre of Ecology and Hydrology (СЕН), 2007. 88 p.
 39. Дьяченко А.П., Дьяченко Е.А. Мхи горных экосистем Урала. Екатеринбург: Изд-во “Раритет”, 2016. 648 с.
 40. Sillett S.C., Antoine M.E. Lichens and bryophytes in forest canopies / Eds. Lowman M.D., Rinker H.B. Forest canopies. Elsevier Academic Press, 2004. P. 151–174.
 41. Шахметова З.М. Эпифитные лишайники Предуралья и Урала в пределах Пермского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2011. 24 с.
 42. Скирин Ф.В., Скирина И.Ф. Эколого-субстратная приуроченность эпифитных лишайников пихтово-еловых и кедрово-широколиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня // Turczaninowia. 2012. Т. 15. № 1. С. 70–79.
 43. Капица Е.А., Трубицына Е.А., Шорохова Е.В. Биогеогенный ксилолиз стволов, ветвей и корней лесообразующих пород темнохвойных северотаежных лесов // Лесоведение. 2012. № 3. С. 51–58.
 44. Belskii E., Belskaya E. Thermal effect of the Middle Ural copper smelter (Russia) and growth of birch leaves // Environ. Sci. Pollut. Res. 2021. V. 28. P. 26064–26072. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-12327-1>
 45. Золотарев М.П., Нестерков А.В. Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов: реакция на загрязнение выбросами Среднеуральского медеплавильного комбината // Экология. 2015. №1. С. 48–56. [Zolotarev M.P., Nesterkov A.V. Arachnids (Aranei, Opiliones) in meadows: response to pollution with emissions from the Middle Ural copper smelter // Russ. J. Ecol. 2015. V. 46. №1. P. 81–88. <https://doi.org/10.1134/S1067413614060162> <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-3-5-27> <https://doi.org/10.7868/S036705971406016X>
 46. Lakatos M. Lichens and Bryophytes: Habitats and Species / Eds. Lüttge U., Beck E., Bartels D. Plant Desiccation Tolerance. Ecological Studies. V.215. Berlin, Heidelberg: Springer, 2011. P. 65–87. https://doi.org/10.1007/978-3-642-19106-0_5
 47. Frahm J.-P. Climatic habitat differences of epiphytic lichens and bryophytes // Cryptogamie–Bryologie. 2003. V. 24. № 1. P. 3–14.
 48. Spribille T., Thor G., Bunnell F. et al. Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia // Ecography. 2008. V. 31. № 6. P. 741–750. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05503.x>

УДК 582.29+630*181.351(470.311)

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ПО СТВОЛУ ДЕРЕВА

© 2022 г. Е. Э. Мучник^а, *, **, Е. Ю. Благовещенская^б^аИнститут лесоведения Российской академии наук,
Россия 143030 Московская обл., Одинцовский г.о., п/о Успенское, ул. Советская, 21^бМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия 119234 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

*e-mail: emuchnik@outlook.com

**e-mail: eu.muchnik@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.03.2022 г.

После доработки 27.04.2022 г.

Принята к публикации 25.05.2022 г.

Изучено распределение эпифитных лишайников по высоте ствола для свежеспаваленных берез и елей на территории природного заказника в Московской области. Показано, что положение на стволе дерева значимо влияет на число выявляемых видов лишайников, которое монотонно возрастает с увеличением высоты. Для обеих пород форофитов характерно высокое разнообразие лишайнобиоты в нижней и верхней частях ствола (и особенно в кроне). От основания вверх по стволу происходит смена доминирующих видов лишайников. Отмечено, что именно в верхней части стволов сосредоточены находки охраняемых в Московской области видов родов *Bryoria* и *Usnea*.

Ключевые слова: лишайнобиота, биоразнообразие, градиент высоты, хвойно-широколиственные леса, ель, береза, охраняемые виды, Московская область

DOI: 10.31857/S0367059722060117

В процессе большинства лихенологических исследований эпифитные лишайники собирают и учитывают лишь до высоты 2–2.5 м на стволе дерева. Тем самым значительная часть информации о биологическом разнообразии лишайников остается недоступной — по разным оценкам [1–3] не учитывается от половины до двух третей от общего видового богатства лишайнобиоты. Однако подобные данные могут быть очень важны как для оценки общего биоразнообразия лесных сообществ, так и для целей выявления редких видов и проведения биоиндикационных исследований.

Наличие неоднородного высотного распределения лишайников по стволу форофита отмечалось неоднократно [4–11]. Тем не менее подробных исследований разнообразия лишайников по градиенту высоты по-прежнему немного. Например, при обследовании хвойных лесов Америки показана смена преобладающих формаций с мхового на лишайниковый покров при движении вверх по стволу [12–14], кроме того, в старовозрастных лесах доминирующие виды родов *Hurogymnia* и *Platismatia* произрастают только в верхней части крон [12]. Также в кроне деревьев часто оказываются сосредоточены находки редких и охраняемых видов лишайников [3, 12, 13]. Показано [2], что состав лишайнобиоты верхней части кроны деревьев в еловых и сосновых лесах гораздо более информативен для оценки пылевого загрязнения.

Однако детальных исследований разнообразия эпифитных лишайников на разной высоте ствола дерева проводилось крайне мало [6], что связано с объективными методическими трудностями: для обследования деревьев по всей высоте вплоть до ветвей кроны необходимы специальное дорогостоящее оборудование либо вырубка “модельных” деревьев, причем последний метод наносит ощутимый вред лесному сообществу, особенно в случае достаточной для статистической обработки выборки. Наилучшие условия для исследований распределения лишайников по высоте ствола складываются на недолгое время после ветровалов, когда довольно много свежих валежных деревьев разных пород и классов возраста оказываются доступными для сборов эпифитной лишайнобиоты по всем высотам. Цель данной работы — выявление закономерностей распределения эпифитных лишайников по высоте ствола на примере свежеспаваленных деревьев на территории заказника “Звенигородская биологическая станция МГУ и карьер “Сима””. Рабочая гипотеза

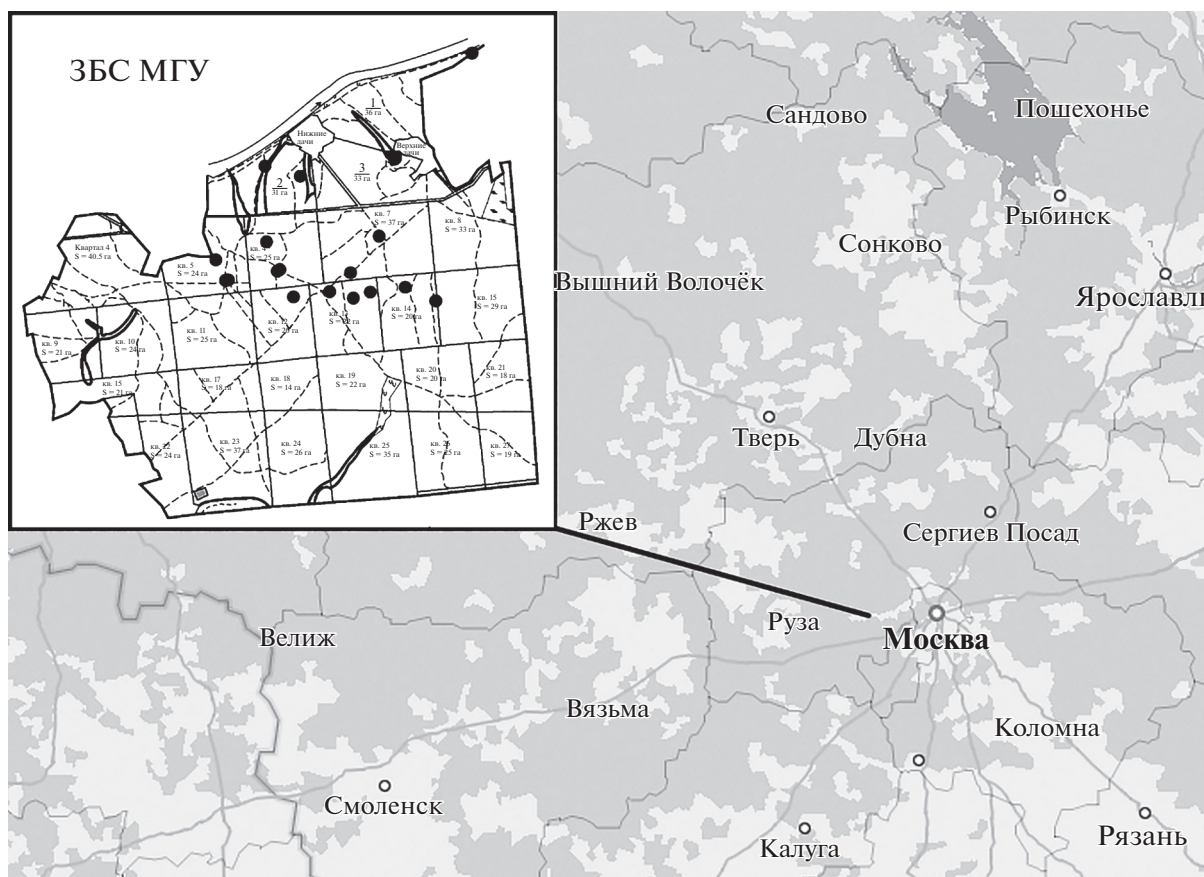


Рис. 1. Географическое положение территории обследования и точки сбора лишайнологических материалов.

за: видовое разнообразие и встречаемость эпифитных лишайников на разных высотах одного и того же форофита значительно различаются; в распределении разнообразия эпифитных лишайников по стволам форофитов разных видов предполагались некоторые общие тенденции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Комплексный заказник регионального значения “Звенигородская биостанция МГУ и карьер “Сима”” (далее ЗБС МГУ) площадью 1116.3 га расположен на западе Московской области на правом берегу р. Москвы (рис. 1). Климат умеренно континентальный, средняя месячная температура колеблется от -10.6°C в январе до $+17.2^{\circ}\text{C}$ в июле, сумма осадков за год превышает 700 мм. В заказнике сохраняются типичные для региона естественные условия и процессы, а режим эксплуатации максимально приближен к заповедному [15]. Территория относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов. Растительный покров очень разнообразен: хвойные сосновые и еловые древостои сочетаются с дубово-липовыми насаждениями, ольшаниками, болотами и лугами. Основная лесообразующая

порода – ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.) – в последние годы выпадала вследствие деятельности короеда-типографа (*Ips tyrographus* L.). Кроме того, на фоне поражения короедом в 2016 и 2017 гг. леса заказника были повреждены сильным ветровалом.

Сбор и камеральная обработка материала. В течение двух полевых сезонов (2016–2017 гг.) на территории комплексного заказника ЗБС МГУ проведены сборы эпифитных лишайников на свежих валежных деревьях в субнеморальном ельнике возрастом более 100 лет. Всего обследовано 10 поваленных стволов ели (*Picea abies*) и 13 стволов березы (*Betula pendula* Roth) в нескольких кварталах заказника (см. рис. 1, врезка).

Сбор лишайников осуществляли у основания ствола, на уровне 5 м высоты и далее с шагом в 5 м. Для березы отбор лишайников проводили вплоть до начала разветвления ствола, далее отдельно учитывали лишайники кроны (как основных ветвей, так и мелких веточек); для ели отбор проводили аналогично, с поправкой на то, что ветвления стволовой части не происходит, в качестве начала кроны рассматривали первые живые ветви (мутовку или часть мутовки) [16]. Собранный ма-

териал (289 образцов) определяли с помощью общепринятых лихенологических методик [17]. Номенклатура упомянутых видов лишайников соответствует современной сводке [18].

Анализ данных. Для сравнения видового состава лишайнобиот на ели и березе использовали коэффициент Сьеренсена (K_S) [19]. Поскольку оказалось, что состав лишайников на ели и березе заметно различается, то дальнейшие анализы проводили для этих пород раздельно. Для выявления влияния фактора положения на стволе дерева на число видов лишайников был проведен однофакторный дисперсионный анализ (ДА) для отдельных пород деревьев. На основании коэффициента K_S была составлена матрица расстояний, где в качестве расстояния использовали значение $1 - K_S$, и проведен кластерный анализ; в качестве метода объединения использовали метод “дальнего соседа” (метод полной связи).

Обилие лишайников не учитывали, но для оценки биоразнообразия был введен дополнительный косвенный показатель обилия, вычисляемый следующим образом: наличие вида на определенной высоте конкретного дерева принимали за “находку”. Таким образом, каждому виду на конкретной породе дерева могло быть приписано некоторое число “находок” – от 1 в случае однократного обнаружения до суммарного количества всех проанализированных высот по всем деревьям данной породы (75 для березы и 48 для ели). Данное число и рассматривали как показатель абсолютного обилия вида. Для вычисления относительного обилия (p_i) число “находок” конкретного вида делили на сумму “находок” всех видов по данной породе дерева (181 для березы и 89 для ели). На основе полученных данных строили графики распределения обилия видов. Используя аналогичный метод для отдельных высот деревьев определенной породы, вычисляли индекс разнообразия Шеннона (H) и индекс доминирования Симпсона (D) [19] для каждой высоты.

Анализ проводили в программах Microsoft Excel 2010 и Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суммарно на березе выявлено 37 видов эпифитных лишайников, на ели – 23. Коэффициент сходства между породами составил 51%. В качестве преобладающих видов отмечены: на березе – *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Cladonia coniocraea* и *Melanohalea olivacea*, на ели – *H. physodes* и *P. sulcata*, *Cladonia digitata* и *H. tubulosa* (рис. 2).

Однофакторный ДА показал значимость фактора положения на стволе дерева для числа выявляемых видов как на березе ($F = 65.6$; $df = 6$; $p < 0.01$), так и на ели ($F = 25.6$; $df = 6$; $p < 0.01$). Сле-

Таблица 1. Значения индекса разнообразия Шеннона (H) и индекса доминирования Симпсона (D) для эпифитной лишайнобиоты на разной высоте ствола

Индекс	Порода	Уровень высоты					
		основание	5 м	10 м	15 м	20 м	крона
H	Береза	2.90	2.25	2.39	1.44	3.21	3.33
	Ель	2.50	1.51	2.09	1.63		2.87
D	Береза	0.18	0.32	0.31	0.42	0.15	0.14
	Ель	0.22	0.50	0.35	0.38		0.18

довательно, лишайнобиота на разном уровне ствола характеризуется различным видовым богатством. Суммарно наибольшее число видов выявляется в кроне (16 видов для березы и 10 для ели). Аналогичные данные для стволов деревьев достаточно неоднородны, хотя можно сказать, что первые 10 м ствола дают схожие значения суммарного числа видов (8–10 для березы и 5–7 для ели). Более наглядную картину показал анализ числа видов, выявляемых в среднем на *одном* дереве: среднее число видов монотонно возрастает в направлении от основания к кроне, что особенно выражено у березы (рис. 3).

Разнообразие лишайников заметно различается для разных уровней высот на стволах и берез, и елей (табл. 1, рис. 4, 5). При движении от основания вверх по стволу происходит смена преобладающих видов. Это можно установить, если для каждого уровня высоты выделить виды, обнаруживаемые на данной высоте более чем на половине исследованных деревьев (рис. 6). Основным видом для основания ствола березы является *C. coniocraea*, который уже на высоте 5 м встречается в 2 раза реже и лишь один раз отмечен на высоте 10 м. По всей высоте ствола встречается *Hypogymnia physodes*, достигая 100% встречаемости на уровне 15 м и несколько снижая свое присутствие далее. Только с 10 м отмечен *Parmelia sulcata*, но далее встречается на всех высотах обследованных берез. Наконец, *Melanohalea olivacea* обнаружен только с высоты 20 м, но при этом преобладает в ветвях кроны. Исключительно в кроновой части на березе отмечены следующие виды: *Cetraria sepincola*, *Evernia prunastri*, *Lecanora circumborealis*, *L. pulicaris*, *L. symmicta*, *Naevia punctiformis*, *Usnea dasypoga*, *Vulpicida pinastri*. У ели в основании ствола чаще встречаются виды рода *Cladonia*, а в верхней части в число доминантов входит *Parmelia sulcata*.

Для ели приведены данные по соответствию известных предпочтений лишайников к условиям освещенности и на какой высоте мы их обнаруживаем (табл. 2).

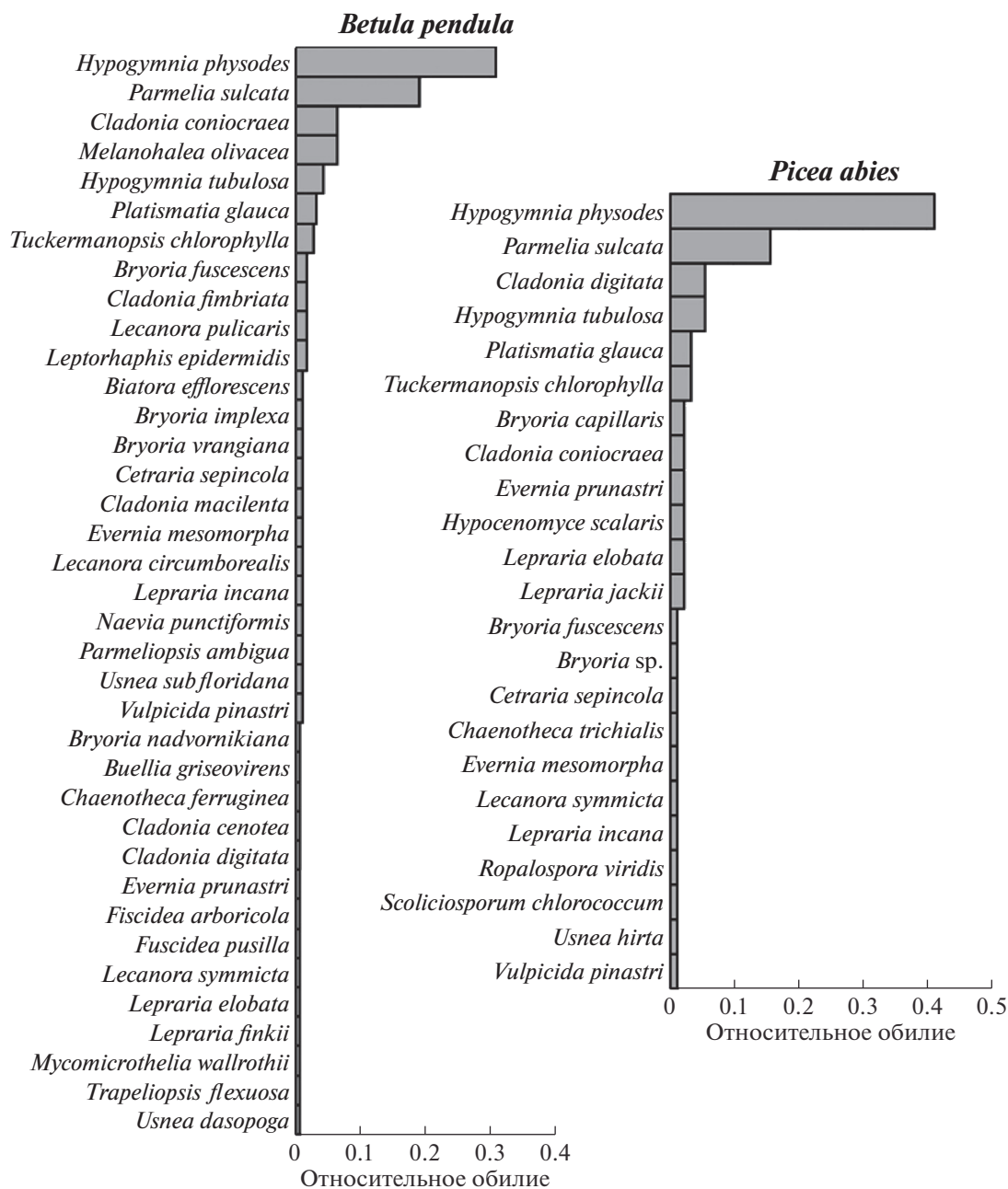


Рис. 2. Относительное обилие лишайников на *Betula pendula* и *Picea abies*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленное различие лишайнобиот березы и ели обусловлено разными свойствами коры, что соответствует данным некоторых авторов [21]. Так как оба форофита принадлежат группе деревьев с “кислой” корой ($\text{pH} < 4.7$) [22], в различии видового состава эпифитных лишайников предположительно бóльшую роль играют такие факторы, как структура поверхности и стабильность коры [4], а также микроклимат в кронах и подкороновой части [23].

Несмотря на то, что в нижней части дерева в среднем встречается меньше лишайников (см. рис. 3), видовой состав от дерева к дереву может меняться, что и дает сравнительно высокие значения суммарного видового богатства лишайнобиоты. Таким образом, видовой состав лишайников в основании ствола варьирует сильнее, чем в кроне. Так, для высоты 15 м на березе отмечено низкое разнообразие лишайников ($H = 1.44$) и максимальное значение индекса доминирования ($D = 0.42$), т.е. лишайнобиота на данном уровне представлена преимущественно самыми распро-

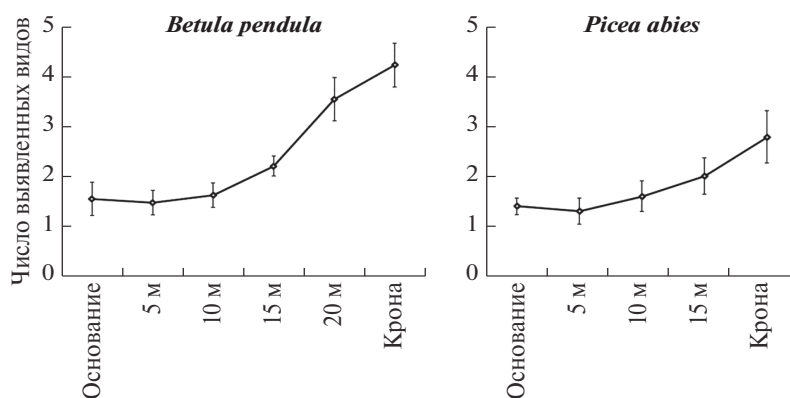


Рис. 3. Среднее число выявляемых видов лишайников на *Betula pendula* и *Picea abies* (полосы погрешности указывают на ошибку среднего).

страненными лишайниками. В целом разнообразие лишенобиоты выше у березы, что в значительной степени связано с большим числом выявленных на данном форофите видов. Для обеих пород деревьев характерно высокое разнообразие лишайников в нижней и верхней частях ствола (и особенно в кроне) и некоторое “падение” в средней части. Особенно наглядно это иллюстрирует число видов лишайников, обнаруженных только на конкретной высоте – “маркеров высоты” (см. рис. 4).

Наблюдаемая вертикальная зональность распределения лишайников по стволу дерева обусловлена различиями в микроклиматических условиях – влажности, освещенности, химических и физических свойств покровных тканей дерева [4, 21–24]. Если рассматривать стволы березы и ели, то на первое место, вероятно, выходит освещенность с поправкой на особенности микроклимата именно комлевой части стволов. В обоих случаях верхняя часть ствола кластеризуется вместе с кроной (см. рис. 5), а в нижней части стволов ели и березы мы наблюдаем некоторые различия. Для ели уровень основания ствола формирует отдельную кладу, что обусловлено произрастанием видов рода *Cladonia* только в основании ствола. Напротив, характер коры березы в сочетании с тем, что ствол исходно мог иметь не жестко вертикальное положение, позволяет видам *Cladonia* довольно высоко подниматься по стволу, обеспечивая объединение позиций основания и высоты в 5 м.

То, что *Parmelia sulcata* тяготеет к верхней части деревьев (см. рис. 6), отмечали и другие авторы [4, 6, 7], и в ряде случаев она действительно отмечается как доминант [4, 7]. Доминирующие позиции вида *Hypogymnia physodes* также широко известны [4, 7 и др.]. Безусловно, этот вид в умеренно континентальном климате хвойно-широколиственной подзоны более толерантен к фактору освещенности: его интервалы в баллах для этого фактора должны составлять не 3–4 (как в

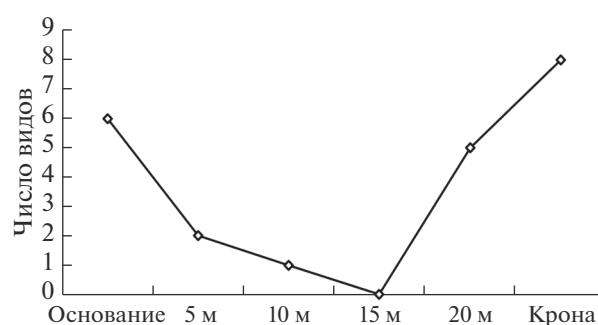


Рис. 4. Число видов лишайников, которые были выявлены на *Betula pendula* только на определенном уровне высоты.

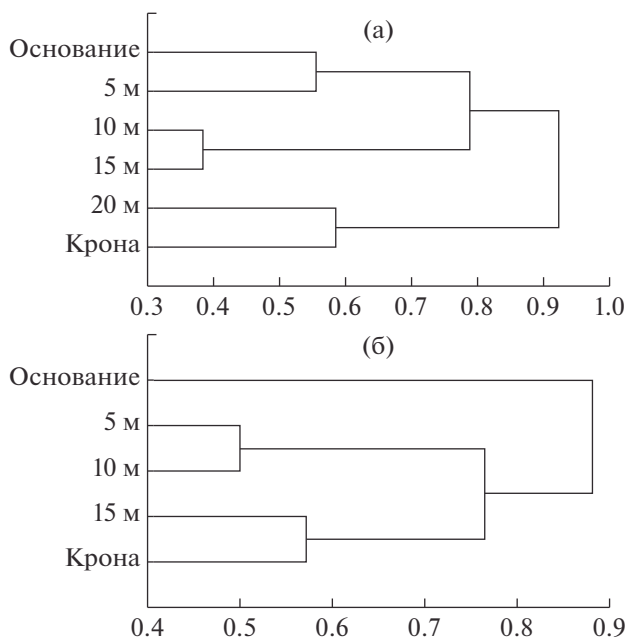


Рис. 5. Дендрограмма сходства видовых составов лишайников на разной высоте ствола *Betula pendula* (а) и *Picea abies* (б). В качестве метода объединения использовали метод “дальнего соседа” (метод полной связи). По оси абсцисс: $1-K_S$.

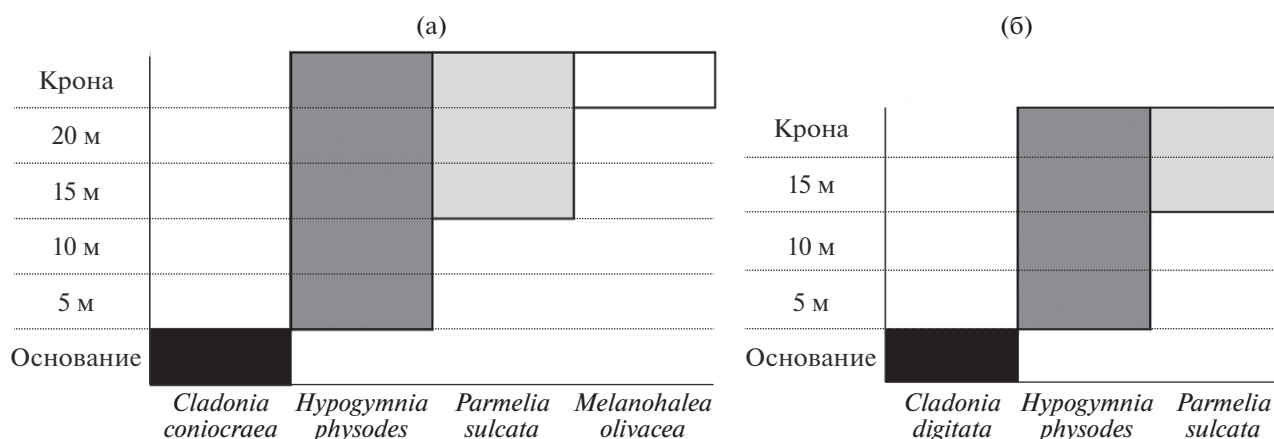


Рис. 6. Диаграмма распределения доминантных лишайников на разной высоте стволов *Betula pendula* (а) и *Picea abies* (б); пояснения в тексте.

Средиземноморье – по [20]), а минимум 2–4, максимум 2–5 баллов. Шире этот интервал (правда, только в сторону увеличения освещенности) и у *H. tubulosa*, составляя не 3 балла, а минимум 3–4,

максимум 3–5. Высокие требования к освещенности у этого вида послужили причиной того, что при маршрутных лишайнологических исследованиях его собирали нечасто, долгое время он счи-

Таблица 2. Вертикальное распределение некоторых лишайников по стволам елей (виды расположены в порядке возрастания требований к условиям освещенности – приведен диапазон по 5-балльной шкале [20])

Вид лишайника	Экологические требования по фактору освещенности местообитания	Диапазоны высот на стволах ели			
		основание	5–10 м	15 м	крона
<i>Chaenotheca trichialis</i>	1–3	+			
<i>Lepraria jackii</i>	2–3	+			
<i>Scoliosporum chlorococcum</i>	2–3		+		
<i>Lepraria elobata</i>	2–4	+	+		
<i>Lepraria incana</i>	2–4	+			
<i>Hypogymnia tubulosa</i>	3			+	+
<i>Hypogymnia physodes</i>	3–4	+	+	+	+
<i>Cladonia coniocraea</i>	3–4	+			
<i>Cladonia digitata</i>	3–4	+			
<i>Ropalospora viridis</i>	3–4		+		
<i>Lecanora symmicta</i>	3–4		+		
<i>Tuckermanopsis chlorophylla</i>	3–4			+	+
<i>Parmelia sulcata</i>	3–5		+	+	+
<i>Platismatia glauca</i>	3–5		+		+
<i>Vulpicida pinastri</i>	3–5		+		
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	3–5		+		
<i>Bryoria capillaris</i>	3–5			+	+
<i>Evernia prunastri</i>	3–5			+	+
<i>Bryoria fuscescens</i>	3–5				+
<i>Usnea hirta</i>	4–5				+
<i>Cetraria sepincola</i>	4–5				+
<i>Evernia mesomorpha</i>	4–5				+

тался редким в Московской области и был даже занесен в список охраняемых [25]. Тем не менее, как видно на рис. 2, данный вид входит в состав наиболее часто встречающихся, но только начиная с высоты 15 м на ели (см. табл. 2), а на березе — с высоты 10 м. В целом экологические предпочтения некоторых видов в отношении фактора освещенности, очевидно, варьируют в зависимости от природно-климатической зоны.

В основании обеих пород деревьев остаются виды рода *Cladonia*, относящиеся к числу сравнительно теневыносливых. Их отношение к освещенности составляет 2–4 балла [20], а если говорить о *C. digitata* в условиях Московской области, где он предпочитает очень затененные и затененные условия, более справедлива оценка в 1–3 балла. Характерно, что более теневыносливый вид рода *Cladonia* отмечен для ели, имеющей меньшую сквозистость кроны, что приводит к заметному снижению освещенности в основании ствола.

Отметим, что охраняемые в настоящее время на территории Московской области [26] виды как на березе, так и на ели отмечены, начиная с высоты 10 м (*Bryoria fuscescens*) и 20 м (*B. capillaris*, *B. implexa*, *B. nadvornikiana*, *B. vrangiana*, *Usnea dasopoga*, *U. hirta*, *U. subfloridana*). Это коррелирует с данными [3, 13, 27], показывающими, что в кроне деревьев часто оказываются сосредоточены находки редких и охраняемых видов лишайников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обследование позволило выявить некоторые закономерности вертикального распределения эпифитных лишайников на стволах берез и елей. Несмотря на небольшую степень сходства видового состава эпифитов березы и ели, обусловленную различиями физических и химических свойств коры, в распределении видового богатства эпифитных лишайников по высоте стволов обеих пород форофитов наблюдаются некоторые общие тенденции.

Подтвердилась гипотеза о значимом различии видового разнообразия и встречаемости эпифитных лишайников на разных высотах одного и того же форофита. Для обеих пород форофитов характерно высокое разнообразие лишайников в нижней и верхней частях ствола (и особенно в кроне), а в средней части наблюдается снижение этого показателя. Отметим, что в нижней части каждого конкретного ствола обычно развивается меньше видов лишайников, чем в верхней, но при этом видовой состав от дерева к дереву сильно варьирует, что и дает сравнительно высокие значения суммарного видового богатства основания ствола.

От основания вверх по стволу происходит смена доминирующих видов. На березе доминанты меняются в следующем порядке: *Cladonia coni-*

ocraea (основание) — *Hypogymnia physodes* (5–10 м) — *H. physodes*, *Parmelia sulcata* (10–20 м) — *H. physodes*, *P. sulcata*, *Melanohalea olivacea* (крона). Аналогичный ряд доминантов для ели выглядит несколько иначе: *Cladonia digitata* (основание) — *Hypogymnia physodes* (5–10 м) — *H. physodes*, *Parmelia sulcata* (15 м — крона). На смену доминантов, по-видимому, наибольшее влияние оказывает фактор освещенности: эта зависимость лучше видна в распределении по высоте лишайников ели, имеющей вечнозеленую крону. Находки *H. tubulosa* на стволах ели исключительно в верхней части (начиная с 15 м и в ветвях кроны) свидетельствуют о большей “фотофильности” этого вида в умеренно континентальном климате хвойно-широколиственной подзоны, чем в Средиземноморье.

Существенным для природоохранной деятельности фактом является сосредоточение в верхней части стволов и кронах находок охраняемых в регионе видов родов *Bryoria* и *Usnea*, что необходимо учитывать при определении их реальной встречаемости и численности популяций в Московской области.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института лесоведения РАН АААА-А19-119053090074-7 “Структура, динамика и производительность естественных и искусственных лесных сообществ в Центре Русской равнины” и темы государственного задания МГУ № 121032300081-7. Авторы признательны к.б.н. И.Д. Инсаровой за ценные замечания и рекомендации при подготовке статьи.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Boch S., Müller J., Prati D. et al. Up in the tree — the overlooked richness of bryophytes and lichens in tree crowns // PLoS ONE. 2013. V. 8. №12. P. e84913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084913>
2. Marmor L., Törro T., Saag L. et al. Lichens on *Picea abies* and *Pinus sylvestris* — from tree bottom to the top // Lichenologist. 2013. V. 45. №1. P. 51–63. <https://doi.org/10.1017/S0024282912000564>
3. Kiebacher T., Keller C., Scheidegger C., Bergamini A. Hidden crown jewels: the role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures // Biodivers. Conserv. 2016. V. 25. P. 1605–1624. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1144-4>
4. Hale M.E. Vertical distribution of cryptogams in a red maple swamp in Connecticut // Bryologist. 1965. V. 68. № 2. P. 193–197.

5. *Holien H.* The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in Central Norway with emphasis on the relationship to site and stand parameters // *Nordic J. Bot.* 1997. V. 17. № 1. P. 55–76.
6. *Caruso A., Thor G.* Importance of different tree fractions for epiphytic lichen diversity on *Picea abies* and *Populus tremula* in mature managed boreonemoral Swedish forests // *Scand. J. Forest Res.* 2007. V. 22. № 3. P. 219–223.
<https://doi.org/10.1080/02827580701346031>
7. *Fritz Ö.* Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation // *Biodivers. Conserv.* 2009. V. 18. № 2. P. 289–304.
<https://doi.org/10.1007/s10531-008-9483-4>
8. *Теплых А.А.* Пространственная и возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Pseudovernia furfuracea* (L.) Zopf в условиях верхового болота // Научные труды Государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. 2008. Вып. 3. С. 143–158.
9. *Lie M.H., Arup U., Grytnes J.-A., Ohlson M.* The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests // *Biodivers. Conserv.* 2009. V. 18. № 13. P. 3579–3596.
<https://doi.org/10.1007/s10531-009-9661-z>
10. *Яцына А.П.* Структура эпифитных лишайниковых сообществ *Pinus sylvestris* L. в Беларуси // *Веснік ВДУ.* 2013. № 1. С. 45–49.
11. *Nadyeina O., Dymytrova L., Naumovych A.* et al. Distribution and dispersal ecology of *Lobaria pulmonaria* in the largest primeval beech forest of Europe // *Biodivers. Conserv.* 2014. V. 23. № 13. P. 3241–3262.
<https://doi.org/10.1007/s10531-014-0778-3>
12. *McCune B.* Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in Western Oregon and Washington // *Bryologist.* 1993. V. 96. № 3. P. 405–411.
13. *Rosso A.L., McCune B., Rambo T.R.* Ecology and conservation of a rare, old-growth associated canopy lichen in a silvicultural landscape // *Bryologist.* 2000. V. 103. № 1. P. 117–127.
14. *Ellyson W.J.T., Sillet S.C.* Epiphyte communities on Sitka spruce in an old-growth redwood forest // *Bryologist.* 2003. V. 106. № 2. P. 197–211.
[https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2003\)106\[0197:ECOSSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2003)106[0197:ECOSSI]2.0.CO;2)
15. Сборник материалов X рабочего совещания комиссии по изучению макромицетов и VI микологической школы-конференции “Мицелиальный образ жизни и эколого-трофические группы грибов” / Ред. Воронина Е.Ю., Дьяков М.Ю., Попов Е.С. М., 2014. 82 с.
16. *Анучин Н.П.* Лесная таксация. Изд. 5-е, доп. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
17. *Степанчикова И.С., Гагарина Л.В.* Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций // Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. С. 204–219.
18. *Westberg M., Moberg R., Myrdal M.* et al. Santesson’s checklist of fennoscandian lichen-forming and lichenicolous fungi. Uppsala University: Museum of Evolution, 2021. 933 p.
19. *Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
20. *Nimis P.L., Martellos S.* ITALIC – The information system on Italian Lichens. Version 6.0. 2021. University of Trieste, Dept. of Biology. URL: <http://dryades.units.it/italic>, accessed on 27.12.2021.
21. *Peciar V.* Epiphytische Moosgesellschaften der Slowakei // *Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comeniae. Botanika.* 1965. V. 9. № 12. P. 371–470.
22. *Du Rietz G.E.* Om fattigbark – och rikbarsamhällen // *Svensk Bot. Tidskr.* 1945. V. 39. № 1. P. 147–150.
23. *Campbell J., Coxson D.S.* Canopy microclimate and arboreal lichen loading in subalpine spruce-fir forest // *Can. J. Bot.* 2001. V. 79. № 5. P. 537–555.
<https://doi.org/10.1139/cjb-79-5-537>
24. *Корчиков Е.С.* Лишайники Самарской Луки и Красносамарского лесного массива. Самара: “Самарский университет”, 2011. 320 с.
25. Красная книга Московской области. 2-е изд. / Отв. ред. Варлыгина Т.И., Зубакин В.А., Соболев Н.А. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 828 с.
26. Красная книга Московской области. 3-е изд., переработ. и дополн. / Отв. ред. Варлыгина Т.И., Зубакин В.А., Никитский Н.Б., Свиридов А.В. Московская обл.: ПФ “Верховье”, 2018. 810 с.
27. *McCune B., Rosentreter R., Ponzetti J.M., Shaw D.C.* Epiphyte habitats in an old conifer forest in Western Washington, U.S.A. // *Bryologist.* 2000. V. 103. № 3. P. 417–427.
[https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2000\)103\[0417:ENIAOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2000)103[0417:ENIAOC]2.0.CO;2)

УДК 597.552.51:639.2.03(282.256.26)

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА СИГОВЫХ РЫБ В РЕКЕ ХУДОСЕЙ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2022 г. Я. А. Кижеватов^а, *, В. Д. Богданов^а, **^аФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail Yan@ipae.uran.ru

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

Поступила в редакцию 30.06.2022 г.

После доработки 04.07.2022 г.

Принята к публикации 07.07.2022 г.

Река Худосей – единственный приток среднего течения р. Таз (Западная Сибирь), пригодный для размножения и зимовки сиговых рыб в условиях естественных заморозов, продолжающихся ежегодно с ноября по апрель. Воспроизводство сиговых рыб в р. Худосей изучено впервые. Исследования проведены в 2002, 2003, 2017–2022 гг. Описаны основные нерестилища сиговых рыб. Установлено, что скат личинок на нижней границе нерестилищ начинается с первым подъемом воды и заканчивается в период ледохода. Отмечен особый природный фактор – замор от промерзания перекатов на нерестилищах, вызывающий полную гибель инкубируемой икры. Оценен высокий потенциал р. Худосей в воспроизводстве сиговых рыб, сопоставимый с потенциалом уральских нерестовых притоков Нижней Оби. Выявлено, что увеличение уровня воспроизводства сиговых рыб р. Таз может происходить за счет миграции рыб из Оби.

Ключевые слова: сиговые рыбы, нерестилища, размножение, личинки, покатная миграция, численность, смертность икры, климатические и гидрологические факторы

DOI: 10.31857/S0367059722060063

Для всех проходных и полупроходных форм рыб характерна покатная миграция молоди, получившая название “скат”. Массовая покатная миграция ранних личинок характерна для сиговых рыб и налима, а мальков и сеголеток – для лососевых и осетровых рыб. Покатные миграции могут быть массовыми и у некоторых туводных рыб [1, 2]. У всех видов скат является приспособлением к распределению молоди по местам нагула. Покатная миграция молоди рыб десяти семейств, среди которых нет сиговых (Coregonidae), подробно рассмотрена Д.С. Павловым [3]. Автор на большом фактическом и литературном материале показана адаптивная природа миграций, способствующих расселению вида, увеличению площади нагула и в конечном счете сбалансированному функционированию популяций в колеблющихся условиях среды.

К механизмам, обеспечивающим покатную миграцию и распределение личинок по местам нагула, относятся: 1) врожденные реакции (способность сразу после вылупления выходить в поток) и морфологические особенности личинок, способствующие пелагическому распределению в потоке (большие жировые запасы, относительно высокая вагильность); 2) возможность пассивного ската при наличии течения; 3) видоспеци-

фичное поведение личинок во время ската [4]. Имеются обширные данные по покатной миграции личинок сиговых рыб уральских и восточно-сибирских рек. Зарубежная литература по данной теме отсутствует либо содержит информацию из публикаций советских и российских ученых [5].

Покатная миграция личинок обских видов сиговых подробно описана В.Д. Богдановым [4, 6–10]. Установлено, что у речных сиговых рыб покатная миграция личинок проходит на разных реках однотипно, что связано со сходством биологических аспектов размножения: осенним нерестом и весенним вылуплением личинок в период прохождения паводковой волны [9]. Существующие различия ската на разных реках определяются экологическими особенностями условий среды (динамикой освещенности, скорости течения и температуры воды, удаленностью нерестилищ от мест нагула).

Река Таз – одна из самых крупных рек Западной Сибири, имеющая большое значение в воспроизводстве ценных сиговых рыб: пеляди (*Coregonus peled* (Gmelin, 1789)), сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788)), чира (*Coregonus nasus* (Pallas, 1776)), муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas, 1814)) и нельмы (*Stenodus leucichthys nelma* (Guldenstadt, 1772)).

Природно-климатические условия в бассейне р. Таз отличаются крайней суровостью, что связано с расположением вблизи Полярного круга в лесотундровой зоне, близостью Карского моря, множественной мерзлотой и высокой заболоченностью.

Информация о покатной миграции личинок сиговых рыб в притоках реки до начала наших исследований отсутствовала. Единственные краткие сведения о воспроизводстве сиговых рыб в бассейне реки, включающие оценку покатной миграции личинок в 2001–2003 гг., приведены Я.А. Кижеватовым [11, 12] лишь для р. Ратты, тогда как существует восемь нерестовых притоков (реки Печалька, Толька, Ватылька, Каралька, Бол. и Мал. Ширта, Покалька). Таким образом, воспроизводство сиговых рыб в р. Таз, несмотря на ее большую роль в формировании биоресурсов сиговых рыб Западной Сибири, практически не изучено.

В середине прошлого века в литературе сообщалось, что в р. Худосей на нерестилища, расположенные на 200–300 км вверх по ее течению, мигрируют пелядь, сиг-пыжьян и чир [13, 14]. Муксун, нельма и тугун в этой реке не размножаются. В ряде работ [12–15] приводятся сведения об особом значении водотока в воспроизводстве пеляди. Исследования покатной миграции личинок сиговых рыб в р. Худосей проведены впервые и позволяют оценить значение самой крупной нерестовой реки бассейна р. Таз в воспроизводстве сиговых рыб.

Цель настоящей работы – на основе многолетних данных определить границы нерестилищ, выявить особенности покатной миграции, динамику численности личинок и оценить потенциал воспроизводства сиговых рыб в р. Худосей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Худосей – единственный приток нижнего и среднего течения р. Таз, где могут размножаться и зимовать сиговые рыбы. Большая часть акватории р. Таз в зимнее время находится под действием экстремальных природно-климатических факторов. Основным лимитирующим фактором является зимний замор – резкое уменьшение содержания растворенного кислорода в воде начиная с ноября вследствие поступления вод с дефицитом кислорода [13–16], охватывающий всю русловую часть р. Таз от верховий до Тазовской губы и большинство притоков. Истоки р. Худосей расположены в болотах южной части Нижнеенисейской (Верхнетазовской) возвышенности. Длина водотока составляет 409 км, площадь водосборного бассейна 11.2 тыс. км² [17]. В бассейне реки нет населенных пунктов и не проводятся масштабные геологические изыскания, поэтому загрязнение воды и грунтов отсутствует. Влияние браконьерского промысла на сиговых рыб может быть значитель-

ным в период массового нерестового хода – с конца августа до середины октября.

Расходы воды в р. Худосей имеют сезонную цикличность, свойственную большинству сибирских рек [17]. Минимальные расходы наблюдаются в феврале–марте. Пик водности приходится на весенний паводок в конце мая–начале июня и продолжается 1–2 недели, затем происходит постепенное понижение уровня воды. Расходы воды повышаются в периоды осадков. Заморные явления в нижнем течении р. Худосей развиваются ежегодно в ноябре–декабре, после прекращения поверхностного стока и начала преобладания в стоке обескислороженных болотных вод.

В период ската личинок в районе учетных створов скорость течения может изменяться на стрежне от 0.3 до 1.2 м/с, а вода прогревается от 0.4 до 4°C. Расход воды в период пика ската личинок в р. Худосей достигает 500–800 м³/с.

Учет покатных личинок. В р. Худосей исследования покатной миграции личинок сиговых рыб проведены в 2002–2003, 2017–2019, 2021, 2022 гг. на створах, расположенных ниже нерестилищ. Учетный створ в 2003, 2021 и 2022 гг. организован на расстоянии 50 км от устья р. Худосей выше места впадения р. Покалька. В 2003 г. учеты проведены на спрямленном участке русла ниже выхода Карсавинской протоки в 15 км от устья р. Худосей. С 2017 г. по 2019 г. исследования проведены на учетном створе, который находится в районе устья р. Кентыльки на нижней границе нерестилищ сиговых рыб.

При сборе материала по дрейфу икры и скату личинок применяли метод учета стока [4, 18]. Всего за период исследований собрано 204 пробы.

Для оценки распределения покатной молоди, независимо от скорости течения потока, использовали формулу, предложенную Д.С. Павловым [1–3]:

$$M_{100} = \frac{m \times 100}{Q_{\text{лов}}}, \quad (1)$$

где M_{100} – количество рыб в 100 м³; m – среднее число рыб в пробах за расчетный период времени; $Q_{\text{лов}}$ – расход воды через сетку = SVt (м³/с); S – площадь входного отверстия (м²); V – скорость течения в сетке (м/с); t – время лова (с).

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

$$N = \frac{Q_p m T}{Q_{\text{лов}}}, \quad (2)$$

где N – общее число личинок; Q_p – средний расход воды в реке за расчетный период времени (м³/с); T – расчетный период времени (с), составляющий обычно 6, 12 или 24 ч.



Рис. 1. Карта-схема р. Худосей: 1 – выявленные нерестилища; 2 – расположение учетных створов.

Общая погрешность применяемого метода не превышала 40%, чаще была близка к 30% [4, 18]. Эффективность фильтрации ловушки рассчитывается эмпирически, по авторской методике [4, 18]. Видовую принадлежность личинок устанавливали по разработанному В.Д. Богдановым определителю [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание нерестилищ сиговых рыб. Потенциальные нерестилища сиговых рыб в бассейне р. Худосей находятся в среднем и верхнем течении реки на участке от 220 до 380 км (рис. 1) между устьями притоков Поштаькы и Лимпыпитылькы, расположенных на Верхнетазовской возвышенности. Типичные нерестилища – участки русла с горным характером течения, каменными перекатами с субстратом из валунов, гальки и крупнозернистого песка. Обычные места инкубации икры – плесы с каменно-песчаным субстратом. Нерестилища находятся на участках реки, расположенных на высоте более 50 м над ур. м. Ниже притока Лимпыпитылькы нерестилищ нет, так как русло реки приобретает черты мелкого равнинного водотока с заиленным дном, с постоянным поступлением обескислороженных болотных вод, критически уменьшающих содержание растворенного кислорода в реке при минимальных расходах воды в зимнюю межень и, особенно, в начале весны.

В нижнем и частично среднем течении р. Худосей принимает притоки, чья водосборная площадь включает сток с обширных заболоченных пространств лесотундры. Наиболее крупные из них – реки Кашкы, Покалькы, Кентылькы, в которых нерестилища сиговых рыб отсутствуют. Вода этих притоков насыщена гуминовыми кислотами.

Интенсивность осенних дождевых паводков влияет на распределение сиговых рыб по нерестилищам. В многоводные сезоны с продолжительными осенними осадками сиговые рыбы размножаются на верхних участках нерестилищ.

Покатная миграция личинок сиговых рыб. В 2002 г. скат личинок начался 17 мая (рис. 2). Первыми были отмечены личинки пеляди и сига-пыжьяна. Интенсивность ската возрастала с началом подъема уровня воды и достигла своего пика (более 8000 экз/100 м³) с началом ледохода, затем постепенно снижалась, оставаясь, однако, высокой (более 300 экз/100 м³) до окончания ледохода. Пик ската пеляди пришелся на 25 мая, пыжьяна – на 24–26 мая, чира – на 24 мая. Общая численность личинок различных видов, скатившихся с нерестилищ в р. Худосей в 2002 г., была значительной, сопоставимой с современной численностью генераций обских сиговых рыб [7]. Среди покатной молодежи отмечены представители 3 видов сиговых рыб: пелядь, сиг-пыжьян, чир. Особенно высока численность личинок пеляди (табл. 1). Всего в 2002 г. скатилось 1.94 млрд личинок сиговых рыб.

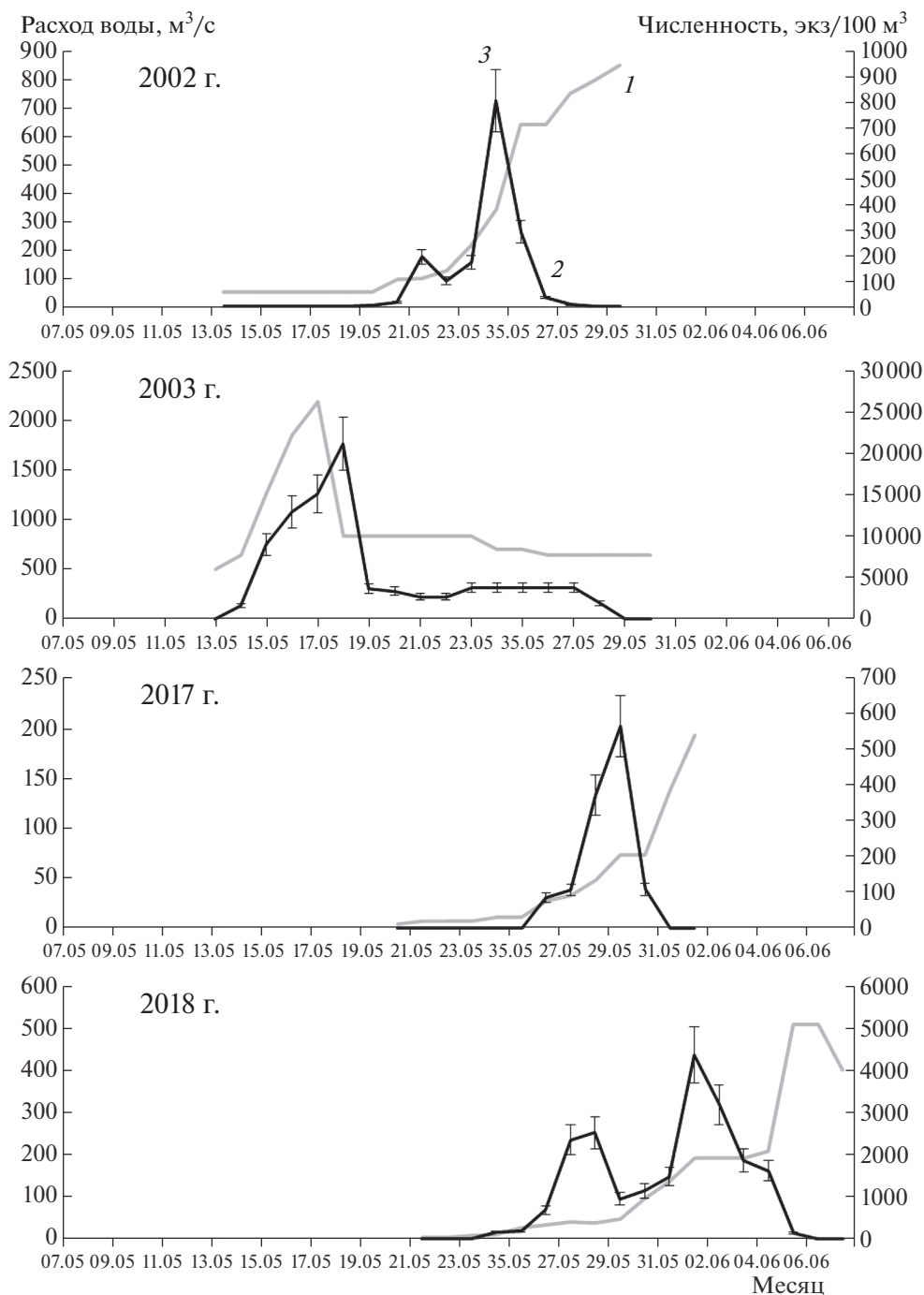


Рис. 2. Зависимость интенсивности ската личинок сиговых рыб от расходов воды в разные годы, р. Худосей: 1 – расходы воды на учетном створе, $\text{м}^3/\text{с}$; 2 – численность личинок в 100 м^3 , экз/100 м^3 ; 3 – пределы погрешности.

В 2003 г. скат личинок начался 13 мая. Нарастание их численности проходило одновременно с подъемом воды, пик произошел 18 мая. Отмечены представители 3 видов: пелядь, сиг-пыжьян, чир. Как и в 2002 г., по численности преобладала пелядь – 90.5%. Покатная миграция личинок чира и сига-пыжьяна прекратилась на 7–8 дней раньше, чем у пеляди. Интенсивность ската ли-

чинок в потоке в пик достигала 2710 экз/100 м^3 . Снижение плотности личинок произошло резко, одновременно с началом ледохода. Общая численность покатной молоди сиговых рыб уменьшилась почти в 2 раза в сравнении с прошлым годом. В дрефте встречались погибшие и живые икринки.

В 2017 г. скат живых личинок сиговых рыб отсутствовал. В уловах с 20 мая по 1 июня была от-

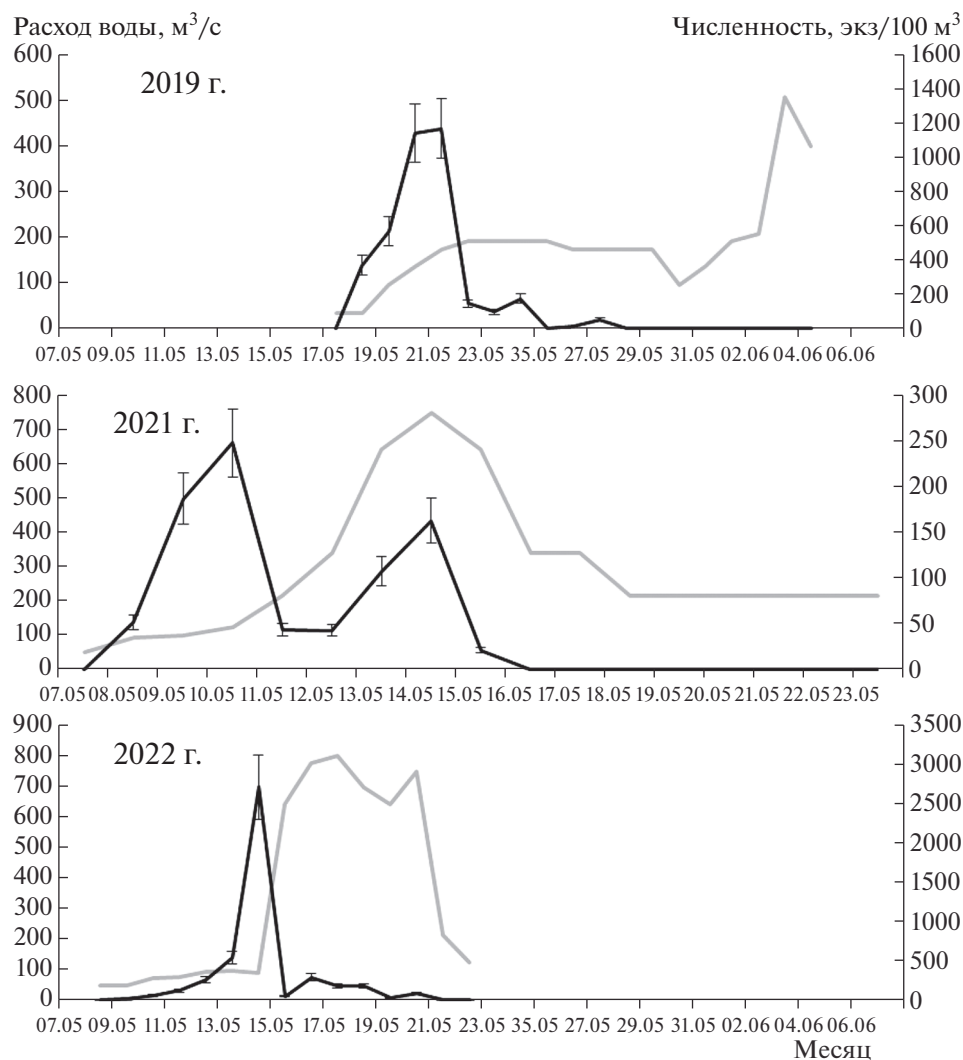


Рис. 2. Окончание.

мечена только погибшая икра чира, пеляди и сига-пыжьяна. Преобладала икра чира, что может быть связано с лучшей ее сохранностью из-за особенностей размножения вида в период ледостава (размножение в заторах шуги), тогда как среди нерестящихся производителей преобладала пелядь. Интенсивность ската была невелика, плотность погибшей икры в потоке не превышала 570 экз/100 м³.

В 2018 г. скат начался 24 мая и закончился 5 июня. Учтено около 300 млн личинок сиговых рыб трех видов. Среди пократной молодежи преобладала пелядь. Отмечена мертвая икра чира. Из-за холодной и затяжной весны ледовый покров на нижних и верхних нерестилищах вскрывался неравномерно, поэтому были отмечены два пика интенсивности пократной миграции. Основная масса личинок скатилась до начала ледохода. Интенсивность ската возрастала по мере подъема уровня воды и достигла своего пика (до 4400 экз/100 м³) с началом ледохода.

В 2019 г. скат личинок продолжался с 18 по 28 мая. Численность личинок пеляди впервые за все время наблюдений оказалась меньше, чем сига-пыжьяна. Плотность личинок в потоке достигала 1140 экз/100 м³. Учтено 153 млн пократных личинок сиговых рыб двух видов. Наступление тепла было резким, и основная масса ранней молодежи скатилась до начала ледохода. Впервые за период исследований среди пократных личинок отсутствовал чир.

В 2021 г. первые подвижки льда начались одновременно с подъемом воды 9 мая, ледоход начался 11 мая при низких расходах воды и не сопровождался ледовыми заторами. После прохождения ледохода начались заморозки, и расходы воды упали. Пократная миграция личинок сиговых рыб началась 8 мая и завершилась 18 мая, т.е. большинство личинок скатилось после ледохода. Отмечены два пика интенсивности ската. Численность пократных личинок пеляди и сига-пыжьяна была

Таблица 1. Численность и видовой состав покатных личинок и икры сиговых рыб, млн экз.

Река	Год	Пелядь	Сиг-пыжьян	Чир	Численность мертвой икры
Худосей	2002	1885.7	55.3	0.37	0
Покалькы		0	0	0	0
Худосей	2003	935.0	30.8	67.5	19.2
Худосей*	2017	4.6	1.6	12.3	18.5
Кентылькы	2018	0	0	0	0
Худосей		212.0	78.3	9.7	0
Худосей	2019	74.3	78.5	0	0
Худосей	2021	18.5	7.6	0	0
Худосей	2022	543.4	70.8	9.9	0.3
Покалькы		0	0	0	0

* В учетах отмечена только погибшая икра.

минимальной за период исследований, а личинки чира отсутствовали. Максимальная плотность личинок в потоке не превышала 250 экз/100 м³.

В 2022 г. из-за непрочного и тонкого льда на стрежне, сформировавшегося к началу мая, и аномально теплой погоды первые подвижки льда на р. Худосей начались 8 мая сразу при появлении заберегов. На учетном створе ледоход проходил при небольших расходах воды и слабых ледовых заторах. Интенсивный подъем воды продолжался в течение 6 сут. Скат личинок продолжался до 22 мая. Отмечен один пик интенсивности ската: плотность личинок в потоке достигала 2710 экз/100 м³. Численность покатных личинок пеляди и сига-пыжьяна существенно повысилась по сравнению с последними тремя годами, впервые с 2018 г. отмечены личинки чира.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Установлено, что р. Худосей является местом массового размножения сиговых рыб бассейна р. Таз. Нерестилища в р. Худосей находятся на удаленных от мест нагула участках с высокими скоростями течения и песчано-галечным или галечным грунтом. Качество нерестилищ обеспечивает благоприятные условия для развития отложенной икры. Потенциальные нерестилища расположены в русле р. Худосей на участке от устья р. Лимпыттылькы до перекатов выше устья р. Пошталькы. Места размножения отсутствуют в нижнем течении и притоках р. Худосей. Вероятно, небольшие по площади нерестилища могут находиться лишь в северном притоке – р. Чатылькы, что требует проверки.

Производители сиговых рыб могут использовать все потенциальные нерестилища. Распределение производителей по нерестилищам и гидрологические особенности реки в весенний период определяют характер покатной миграции личинок сиговых рыб.

Скат личинок с нерестилищ происходит в период паводковой волны. Характер покатной миграции личинок традиционный для сиговых рыб: одновременно с подъемом воды начинается постепенное нарастание численности личинок, пик ската наблюдается при резком увеличении расхода воды непосредственно перед ледоходом, снижение интенсивности миграции происходит быстрее, чем нарастание. При одновременном ледоходе на всем протяжении реки личинки скатываются за короткий период времени и формируют один пик ската. Если сроки ледохода в верхней части нерестилищ отстают от нижней части или происходит неодновременное вскрытие северных и южных притоков, проявляются два пика ската. Покатная миграция личинок сиговых рыб заканчивается спустя несколько дней после ледохода.

Самое раннее начало покатной миграции на р. Худосей отмечено 8 мая, самое позднее – 24 мая. Большая часть личинок скатывается за 2–3 сут, скат может продолжаться 10 – 13 сут. В пик ската за три дня скатывается около 80% личинок.

Среди покатной молодежи в р. Худосей обычно доминируют личинки пеляди, следующие по численности виды – сиг-пыжьян и чир, что соответствует соотношению видов среди производителей во время нерестового хода [12]. В последние годы общая численность ранней молодежи пеляди и сига-пыжьяна снизилась. Выявлены значительные изменения абсолютной численности покатных личинок сиговых рыб. В сравнении с началом 2000-х гг. численность покатных личинок пеляди к 2021 г. снизилась в 100 раз, сига-пыжьяна – в 10 раз, а скат личинок чира прекратился. Наиболее вероятная причина резкого снижения численности сиговых рыб – чрезмерный промысел на путях миграций по руслу р. Таз.

Численность покатной молодежи сиговых рыб весной 2022 г., вопреки тенденции последних лет, резко возросла. Это связано с заходом обских производителей сиговых рыб в р. Таз в 2021 г., причем основу стада пеляди и сига-пыжьяна со-

ставляли особи 2017 г. рождения (генерации, которые должны были отсутствовать в бассейне р. Таз из-за полной гибели икры, послужили маркером).

Вероятно, гибель инкубируемой икры в р. Худосей происходит с определенной регулярностью, так как среди сиговых рыб отсутствует короткоцикловый тугун. Заморные явления от промерзания нерестилищ также отмечены в притоке Ратта [11].

Общая численность личинок различных видов, скатившихся с нерестилищ в р. Худосей, может быть значительной и сопоставимой с численностью личинок в самом крупном нерестовом притоке нижней Оби – Северной Сосьве [9].

ВЫВОДЫ

1. Покатная миграция личинок сиговых рыб на нижней границе нерестилищ в р. Худосей проходит с закономерностью, выявленной ранее на других нерестовых реках: скат начинается с первым подъемом воды и заканчивается непосредственно перед ледоходом или сразу после него.

2. Скат личинок сиговых рыб в притоках р. Худосей не обнаружен.

3. Потенциал р. Худосей в воспроизводстве сиговых рыб очень большой. Численность скатившейся молоди может достигать величин, сопоставимых с генерациями сиговых рыб нерестовых притоков Нижней Оби.

4. За последние 20 лет уровень воспроизводства сиговых рыб в р. Худосей снизился. К 2019 – 2021 гг. прекратилось размножение чира, численность покатной молоди пеляди уменьшилась в 100 раз, сига-пыжьяна – в 10 раз.

5. При возникновении условий для образования заморы и промерзания перекатов в районе нерестилищ в р. Худосей происходит полная гибель икры сиговых рыб.

6. Увеличение уровня воспроизводства сиговых рыб р. Таз может происходить за счет рыб Оби, как это произошло в 2022 г.

Работа выполнена по госзаданию ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН (№ АААА-А19-119031890085-3), а также при поддержке администрации ЯНАО и Красноселькупского района, ГКУ “Ямалспас” Красноселькупского ПСО, Государственного природного заповедника “Верхне-Тазовский”, за что авторы выражают им благодарность.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторы подтверждают, что в работе при использовании живых организмов в качестве объектов исследования соблюдались правовые и этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
2. Павлов Д.С. Миграции рыб во внутренних водоемах и их связь с течением // Журн. общей биологии. 1986. Т. 47. С. 173–182.
3. Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
4. Богданов В.Д. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 55–79.
5. Jokikokko E., Huhmarniem A., Leskelä A., Vähä V. Migration to the sea of river spawning whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) fry in the northern Baltic Sea // Advances in Limnology V. 63. (2012). P. 117–125. <https://doi.org/10.1127/advlim/63/2012/117>
6. Богданов В.Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск, 1987. 60 с.
7. Богданов В.Д. Современное состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 9. С. 33–37.
8. Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Особенности ската личинок сиговых рыб в низовьях р. Северной Сосьвы // Морфологическая характеристика некоторых видов рыб Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1984. С. 11–28.
9. Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Экологические аспекты ската личинок сиговых рыб при длительном миграционном пути // Экология, 2012. № 4. С. 290–297.
10. Богданов В.Д., Мельниченко С.М., Мельниченко И.П. Скат личинок сиговых рыб в районе нерестилищ на р. Манья (бассейн Нижней Оби) // Вопр. ихтиологии. Т. 31. 1991. С. 776–782.
11. Кижеватов Я.А., Дедков Е.Б. К вопросу воспроизводства сиговых рыб и налима в р. Ратте (бассейн р. Таз) // Научный вестник. Вып. 1. Экологические исследования на Ямале: итоги и перспективы. Салехард, 2005. С. 56–60.
12. Кижеватов Я.А. К вопросу о воспроизводстве рыбных ресурсов в бассейне р. Таз // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2011. № 2. С. 18–26.
13. Москаленко Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Тюменское кн. изд-во, 1958. 251 с.
14. Москаленко Б.К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 182 с.
15. Тунев В.Е. Экологические особенности, динамика численности и промысел пеляди *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) Тазовского бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2015. 18 с.
16. Головкин Г.А. Заморные условия в Тазовском бассейне и их влияние на рыб и промысел // Изв. ВНИОРХ. Л., 1948. Т. 25. Вып. 2. С. 105–124.
17. Атлас Ямало-Ненецкого автономного округа. Омск: ФГУП “Омская картографическая фабрика”, 2004. 304 с.
18. Богданов В.Д. Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 54 с.

УДК 574.3:575.2:599.32

СООТНОШЕНИЕ БИОТОПИЧЕСКОЙ И МЕЖГОДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ВЕТРОВАЛОМ И ПОЖАРОМ ЛЕСНЫХ БИОТОПАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

© 2022 г. А. Г. Васильев^а, *, Л. Е. Лукьянова^а, Ю. В. Городилова^а

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

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

Поступила в редакцию 28.01.2022 г.

После доработки 23.06.2022 г.

Принята к публикации 05.07.2022 г.

Оценивали проявления биотопической и межгодовой форм изменчивости у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в биотопах, возникших после ветровала и последующего лесного пожара на территории Висимского заповедника (Средний Урал). С помощью методов геометрической морфометрии провели сравнение изменчивости формы нижней челюсти и морфофункциональных мандибулярных индексов в одновозрастных выборках сеголеток, отобранных в климатически различные смежные годы в зонах ветровала и гари. Между ними выявлены существенные морфогенетические различия и функциональные особенности мандибул. Межгодовые климатогенные различия сопоставимы по величине с биотопическими, но имеют другую направленность в общем морфопространстве. На гари размах климатогенной изменчивости формы мандибул выше, чем в зоне ветровала. В год с дождливым летом усилилась морфофункциональная дифференциация полевок обоих биотопов, связанная с трофическими предпочтениями зверьков. Высокая фенотипическая пластичность, выявленная в разные годы в восстанавливающихся биотопах, прямо указывает на присутствие у зверьков ценопопуляций исторически возникших преадаптаций индивидуального развития в виде спектра адаптивных модификаций морфогенеза к определенным флуктуациям климата и биотопическим последствиям природных катастроф – ветровала и пожара.

Ключевые слова: ветровал, лесной пожар, рыжая полевка, популяция, изменчивость, морфогенез, геометрическая морфометрия

DOI: 10.31857/S0367059722060178

В последние годы часто оцениваются отдаленные последствия различных антропогенных воздействий на изменчивость локальных популяций модельных видов [1–8]. В то же время проблема косвенного влияния последствий природных катастроф на изменчивость изучена недостаточно [9–11]. В отличие от антропогенных и техногенных воздействий, с которыми природные популяции за время своего существования практически не сталкивались, природные катастрофы: ураганы, наводнения, ветровалы, пожары и др., напротив, многократно влияли на условия обитания видов и считаются естественными факторами. На многие из них у видов животных должны были исторически сформироваться системные адаптивные реакции на ценотическом [10], популяционном [2, 6] и индивидуальном [12, 13] уровнях, которые в первую очередь затрагивают процессы индивидуального развития. Поэтому можно ожидать, что в отличие от антропогенных воздействий природные катастрофические явления должны вызывать вполне определенные модифи-

кационные переключения развития, компенсирующие негативные изменения среды, смену растительного состава биотопов и формирующие адаптивные перестройки морфогенеза.

При ветровале происходит резкое изменение исходных биотопических условий: изменяется состав растительных сообществ, временно формируются многочисленные убежища для мелких млекопитающих, привлекаются древоразрушающие грибы, насекомые и микроорганизмы, которые способствуют утилизации выпавшего древо-стоя. Высохшая древесина во многом является причиной возникновения в последующие годы на месте ветровала лесного пожара (сухие грозы, антропогенные причины). При пожаре происходит неизбирательная элиминация растительности и локального населения многих видов животных, в том числе мелких млекопитающих. В дальнейшем, по мере восстановления растительности, на гарь за счет набега из прилегающих не тронутых пожаром участков проникают мелкие млекопитающие, и заново происходит формирование их локального

сообщества. Сходный процесс наблюдается после массовой неизбирательной дератизации [11].

Ранее мы неоднократно обнаруживали в популяциях переключения индивидуального развития в ответ на разную полноту состава сообщества [14], на неизбирательную элиминацию [11], а также на разные фазы динамики численности (соответственно разную плотность и уровень стресса). Такие стресс-индуцированные переключения программы развития могут проявляться при восстановлении локальных популяций как адаптивная морфогенетическая реакция на новые изменившиеся экологические условия.

Подобные эффекты встречаются не только у грызунов и имеют более общий характер, поскольку обнаружены и у другой группы мелких млекопитающих — землероек (*Soricidae*). Так, А.В. Бадяев с соавт. [15, 16] установили, что после локальных сплошных вырубок перестойного леса в штате Монтана (США) с последующим выжиганием оставшегося лесного дебриса представители локальных сообществ землероек (*Sorex*) испытывают в измененных открытых биотопах сильный стресс, вызывающий повышенную эмбриональную смертность, снижение численности, аномалии и нестабильность развития (в том числе возрастание флуктуирующей асимметрии (ФА) нижней челюсти). В.М. Захаровым с соавт. [17] также была выявлена связь уровня ФА с динамикой численности популяции обыкновенной бурозубки в Финляндии: нестабильность развития, маркируемая ФА, возрастала на спадах численности при неблагоприятных условиях. Таким образом, стресс индивидуального развития мелких млекопитающих при резких изменениях условий обитания в локальных биотопах может существенно влиять на состояние, численность и стабильность развития популяций животных, выступая как общебиологический фактор, действие которого может усиливаться при климатических и антропогенных изменениях, а также под влиянием природных катастроф. Дальнейшее изучение данной тематики на модельных видах мелких млекопитающих может потенциально пролить свет на решение проблемы механизмов мозаичной эволюции [16, 18].

Представляет интерес оценить проявление морфогенетических эффектов в природных модельных ценопопуляциях в условиях измененных природных биотопов, формирующихся после природных катастрофических воздействий. До сих пор не ясно, как проявляется биотопическая изменчивость в климатически разные годы: одинаково ли направлены межгодовые морфогенетические изменения в ценопопуляциях разных биотопов или в первую очередь проявляется биотопическая специфика? На природных модельных ценопопуляциях грызунов, обитающих в контрастных биотопах, возникших после таких

природных катастроф, как ветровал и лесной пожар, представляется возможность решить эти задачи.

Оценка изменчивости формы и размеров биологических объектов может быть получена методами геометрической морфометрии [19–23], которые допускают возможность морфогенетической интерпретации выявляемых различий формы [23–25] и позволяют использовать данный подход для оценки воздействия на морфогенез определенных климатических или биотопических условий.

Цель настоящей работы — анализ морфогенетических эффектов нарушения условий обитания рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в лесных биотопах (главным образом изменения состава растительности) под влиянием двух природных катастрофических явлений — ветровала (1995 г.) и последующего пожара (1998 г.) в Висимском заповеднике на Среднем Урале. В качестве объекта для работы была выбрана нижняя челюсть, поскольку изменчивость ее формы и размеров тесно связана с функциональными нагрузками при обработке кормовых объектов и трофической грызунов [14, 26, 22]. Последнее позволяет, как было показано ранее [11, 14, 27], оценить морфофункциональные различия между ценопопуляциями рыжей полевки, связанные с их трофическими предпочтениями.

Особое внимание уделяли изучению морфогенетических и функциональных реакций на контрастные экологические условия двух смежных лет в двух ценопопуляциях вида, населяющего трансформированные биотопы — зону ветровала и пирогенную зону — зарастающую гарь. Речь в данном случае идет не об отдаленных морфологических последствиях изменения биотопических условий, а об оценке дарвиновской определенной изменчивости и фенотипической пластичности, отражающих проявление характерных модификаций морфогенеза в разных экологических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Краниологический материал для изучения влияния биотопических и климатогенных эффектов на морфогенез нижней челюсти в популяции рыжей полевки представлен выборками, собранными в Висимском государственном природном биосферном заповеднике (Средний Урал, Свердловская обл.: 57°28' с.ш., 60°00' в.д.) в августе 2003 и 2004 гг. в зоне ветровала, произошедшего в июне 1995 г., и пирогенной зоне — гари, возникшей после лесного пожара в июне 1998 г.

Отлов животных проведен Л.Е. Лукьяновой методом стандартных ловушко-линий с использованием в трансекте 100 проволочных капканчиков, расставленных на расстоянии 10 м друг от

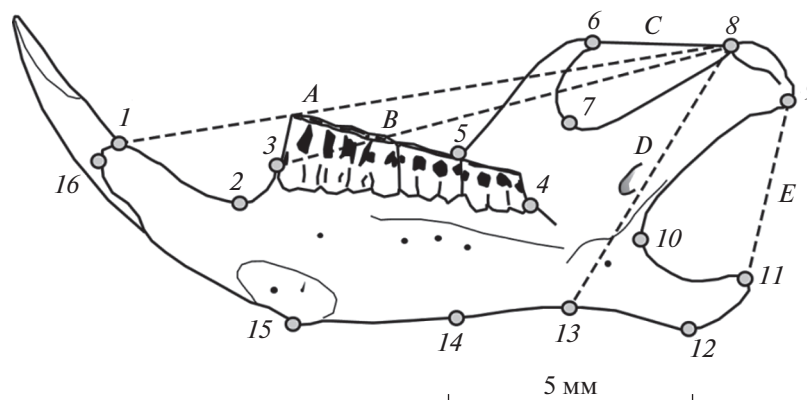


Рис. 1. Размещение меток-ландмарков (landmarks) (1–16) на лингвальной стороне нижней челюсти рыжей полевки и пять исходных промеров (A–E) для расчетов мандибулярных морфофункциональных индексов (*TI*, *TM*, *MI*, *MM*, *AM*) [по 27, 30].

друга на 5 сут. Проверку ловушек осуществляли ежедневно в утренние часы. Оценку относительной численности проводили в пересчете на 100 лов.-сут. Для характеристики погодных условий разных лет использовали данные метеостанции “Висим”.

В работе использованы краниологические коллекции, хранящиеся в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН. Все изученные выборки представлены сеголетками обоих полов (ювенильные и зимовавшие особи исключены). Объем изученного материала составил 70 экз. (зона ветровала (В): 2003 г. – 11 экз., 2004 г. – 16 экз.; пирогенная зона (П): 2003 г. – 33 экз., 2004 г. – 10 экз.).

Для сравнения формы и размеров нижней челюсти применили методы геометрической морфометрии с использованием фотографий правых ветвей нижней челюсти рыжей полевки с лингвальной стороны, полученных с помощью планшетного сканера при оптическом разрешении 1200 dpi. На изображениях с помощью программ tpsUtil [28] и tpsDig2 [29] разместили по 16 ландмарков (landmarks), характеризующих изменчивость формы (shape) нижней челюсти (рис. 1).

Для оценки морфофункциональных особенностей нижней челюсти использовали пять промеров: *A* – сочленовно-резцовый, *B* – сочленовно-молярный, *C* – темпорально-сочленовный, *D* – сочленовно-массетерный и *E* – сочленовно-угловой (см. рис. 1). По промерам вычислили морфофункциональные мандибулярные индексы [см. 27, 30, 31]: *TI* – темпорально-резцовый, *TM* – темпорально-молярный, *MI* – массетерно-резцовый, *MM* – массетерно-молярный и *AM* – ангулярно-массетерный. Расчет индексов провели по формулам [23, 27]: $TI = C/A$; $TM = C/B$; $MI = D/A$; $MM = D/B$ и $AM = E/D$. Поясним, что индексы *TI* и *TM* характеризуют интенсивность продольных режуще-жевательных движений, а индексы *MI* и

MM – интенсивность движений, связанных с грызением, раздавливанием и дроблением кормовых объектов. Предложенный ранее индекс *AM* косвенно характеризует интенсивность поперечных жевательных движений, которые связаны с поперечным перетиранием корма [26, 30].

Вычисление прокрустовых координат (Procrustes coordinates) выполнили с помощью генерализованного Прокрустова анализа – GPA [19] на основе метода наименьших квадратов. Центроидный размер (centroid size – CS), косвенно характеризующий размер объекта, вычисляли как корень квадратный из суммы квадратов дистанций от центра объекта до каждой из ландмарков [19]. Предварительная двукратная повторная расстановка ландмарков не выявила значимых смещений оценок, связанных с влиянием ошибок оператора [32].

Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценили с помощью канонического анализа прокрустовых координат. Множественные межгрупповые сравнения по центроидному размеру и отдельным каноническим переменным провели методом однофакторного дисперсионного анализа (One-Way ANOVA). Для оценки возможных аллометрических эффектов изменения формы мандибул выполнили анализ главных компонент (Principal components) прокрустовых координат в каждой из четырех выборок и оценили регрессионные зависимости между центроидными размерами и значениями PC1 в соответствующих выборках.

Для оценки вклада канонических переменных в межгрупповые различия, связанные с погодными условиями и принадлежностью к биотопу, провели многомерный непараметрический двухфакторный дисперсионный анализ PERMANOVA. Значимость межгрупповых различий оценивали по факторам год (Y) и биотоп (B) с учетом их взаимо-

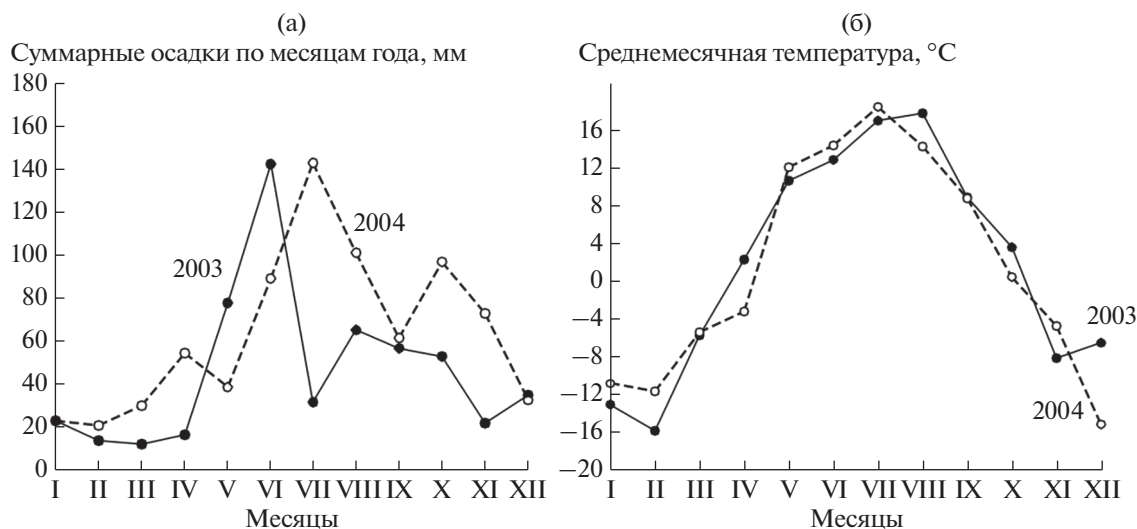


Рис. 2. Динамика суммарных осадков по месяцам (а) и среднемесячных значений температуры (б) в Висимском заповеднике на Среднем Урале в 2003 и 2004 гг.

действия ($Y \times B$). Расчет выполнен в программе PAST 4.06 [33] с использованием евклидовой метрики и перестановочного теста (Permutation test) при 10000 повторных реплик. Влияние каждого экологического фактора на форму мандибул оценили на основе линейного дискриминантного анализа с вычислением его значимости на основе теста T^2 Хотеллинга. Параллельно попарно вычислили прокрустовы дистанции d и уровни их значимости.

Показатель внутригруппового морфоразнообразия (morphological disparity) рассчитали на основе анализа паттерна ближайших соседних ординат (nearest neighbour point pattern analysis) внутри полигонов изменчивости выборок (convex hulls) [34, 35] для первых двух канонических переменных (CV1 и CV2). Оценили показатель R – отношение средней дистанции между ближайшими соседними ординатами ($MNND$ – mean nearest neighbor distance) к величине ожидаемой средней ближайшей дистанции ($ExpNND$ – expected nearest neighbor distance). Если $R < 1$, то выражена кластеризация ординат, при $R = 1$ – пуассоновский тип рассеивания, а при $R > 1$ – сверхрассеивание (overdispersion). Последний случай при возрастании $MNND$ интерпретировали как увеличение внутригруппового морфоразнообразия [35], а с позиций геометрической морфометрии как расширение веера морфогенетических траекторий особей в морфопространстве – эффект стресса развития, приводящего к его нестабильности [23]. Оценку нулевой гипотезы о равенстве $MNND$ значению $ExpNND$ при равной плотности ординат полигона изменчивости провели на основе Z -критерия ближайшего соседа [34]. Вероятные краевые эффекты рассеивания ординат для поли-

гонов изменчивости компенсировали методом Доннелли [36].

Статистические расчеты, включая использование методов геометрической морфометрии, выполнили с помощью пакетов программ TPS [28, 29], MorphoJ 1.6d [22] и PAST 4.06 [33].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экологическая специфика лет сравнения обусловлена разной динамикой выпадения осадков весной и летом 2003 и 2004 гг. на фоне сходной среднемесячной динамики температуры (рис. 2). Если в 2003 г. значительное количество осадков наблюдалось в мае и июне, а июль и август были засушливыми, то на следующий год в мае осадков было в 2 раза меньше, но все летние месяцы были дождливыми. При этом динамика среднемесячных температур в эти годы была практически одинакова (см. рис. 2).

Центроидные размеры (CS) нижней челюсти у изученных групп сеголеток рыжей полевки на разных участках и в разные годы были близки и статистически не различались (F-критерий Уэлша = 1.86; d.f. = 24.74; $p = 0.1063$). Половые различия по центроидному размеру мандибул были также незначимы (F-критерий Уэлша = 3.07, d.f. = 67.42; $p = 0.0843$), что позволило объединить выборки по полу при использовании центроидных размеров. Специальный предварительный дискриминантный анализ прокрустовых координат нижней челюсти самцов и самок рыжей полевки на объединенных выборках разных лет не выявил значимых различий между полами (T^2 Хотеллинга = 67.77; $F = 1.15$; $p = 0.3368$), что также позволяет проводить дальнейшее исследование

Таблица 1. Итоги канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки, в выборках 2003 и 2004 гг. из ценопопуляций участков ветровала и гари Висимского заповедника

Биотоп, год, показатель	Каноническая переменная		
	CV1	CV2	CV3
Центроиды выборок ($\pm SE$)			
Зона ветровала, 2003	-1.646 ± 0.315	1.911 ± 0.329	-1.255 ± 0.279
Зона ветровала, 2004	-1.978 ± 0.243	0.137 ± 0.167	1.458 ± 0.230
Пирогенная зона, 2003	2.098 ± 0.183	-0.047 ± 0.175	0.036 ± 0.175
Пирогенная зона, 2004	-1.947 ± 0.245	-2.167 ± 0.408	-1.072 ± 0.369
Итоги канонического анализа			
Λ Уилкса (Wilks' Λ)	0.0497	0.2491	0.6188
Собственные числа	4.1746	1.3267	0.8523
Каноническая корреляция	0.87	0.71	0.62
Доля дисперсии, %	64.70	20.54	14.76
Критерий χ^2	159.04	73.66	28.08
Число степеней свободы (d.f.)	84	54	15
Уровень значимости, p	<0.0001	0.0002	0.0211

на объединенных по полу выборках. Отсутствие половых различий по форме мандибул обнаружено нами в 2003 г. на фазе высокой численности и в соседней сылвинской популяции рыжей полевки, локализованной в 70 км юго-западнее Висимского заповедника [14].

В канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, включили объединенные по полу выборки 2003 и 2004 гг. как из зоны ветровала, так и пирогенной зоны. Результаты сравнения представлены в табл. 1 и на рис. 3. Значимые различия проявились вдоль первых двух канонических переменных — CV1 и CV2 (см. табл. 1). Различия вдоль третьей канонической оси формально статистически достоверны, но лишь на первом уровне значимости, поэтому являются статистически слабо обоснованными. Межгрупповая дисперсия вдоль первых двух канонических осей составляет 85.24% от общей, что позволяет достаточно надежно интерпретировать различия вдоль этих двух переменных.

Полигоны изменчивости всех четырех выборок занимают свои собственные области морфопространства вдоль двух первых канонических переменных (см. рис. 3). Наиболее удалена от других выборка 2003 г. из пирогенной зоны.

В 2003 г. ценопопуляции из участков ветровала и гари различаются в наибольшей степени. В 2004 г. межгрупповые различия выражены меньше, но полигоны изменчивости выборок из обеих ценопопуляций существенно смещаются в морфопространстве. В большей степени это наблюдается для особей, обитающих на гари. Интересно отме-

тить, что направление смещения полигонов в сравниваемые годы и в обеих ценопопуляциях существенно различается. На рис. 3 стрелками указаны разные направления смещений центроидов в зависимости от экологических условий разных лет и для выборок, принадлежащих ценопопуляциям разных биотопов. Так, полигоны изменчивости обеих выборок 2003 г. из разных биотопов размещены в верхней и правой областях морфопространства, а выборки 2004 г. смещены вниз и в левую область. С другой стороны, если провести секущую диагональ из левого нижнего угла в правый верхний, то пары выборок из одних и тех же биотопов, но разных лет сбора будут размещены на разных сторонах (левой и правой) общего морфопространства.

Многомерный непараметрический дисперсионный анализ PERMANOVA по значениям трех канонических переменных (CV1–CV3) позволил оценить их взаимный вклад в межгрупповые различия с учетом влияния двух экологических факторов: условий года и принадлежности к биотопу (табл. 2). Из таблицы следует, что по совокупности всех трех канонических переменных факторы условий года (Y), принадлежности к биотопу (B) и их взаимодействия (Y × B) оказывают значимое влияние на межгрупповую изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки. Доли межгрупповой дисперсии, обусловленной влиянием обоих основных факторов, близки по величине: если на влияние условий года приходится 25.6%, то на влияние условий биотопа — 25.2%. Поскольку взаимодействие факторов практически не выражено (доля дисперсии — 2.5%), направления меж-

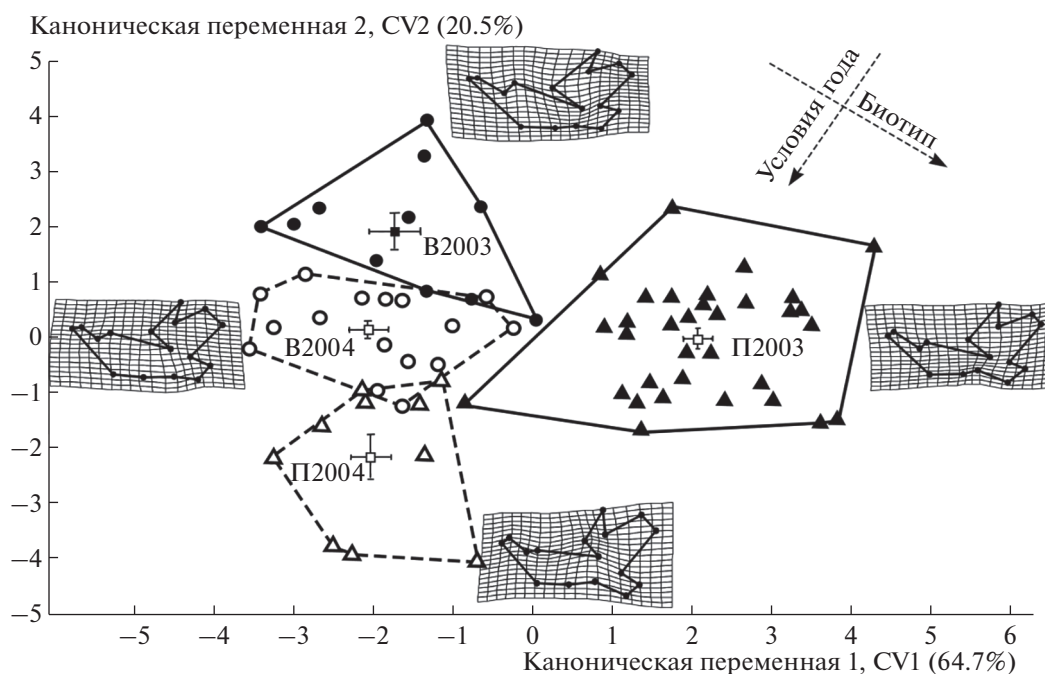


Рис. 3. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки в Висимском заповеднике в разные годы (2003–2004 гг.) в зоне ветровала (B2003, B2004) и пирогенной зоне (П2003, П2004). Здесь и на рис. 4, 5 контуры конфигураций ландмарков деформационных решеток соответствуют минимальным и максимальным значениям вдоль осей.

групповой изменчивости, обусловленные факторами год (Y) и биотоп (B), почти ортогональны в плоскости морфопространства, как показано стрелками на рис. 3. Это означает, что они влияют на межгрупповую изменчивость независимо друг от друга.

Прямая оценка межгрупповых различий, связанных с влиянием упомянутых экологических факторов, была осуществлена с помощью линейного дискриминантного анализа. В результате установлено, что межгодовые различия проявились в наибольшей степени (Прокрустова дистанция $d = 0.0162$; обобщенная дистанция Махаланобиса $D^2 = 8.940$; T^2 Хотеллинга = 146.08; $p = 0.0004$). Несколько меньше выражены разли-

чия между выборками двух контрастных биотопов – ветровала и гари ($d = 0.0135$; $D^2 = 8.845$; $T^2 = 146.73$; $p = 0.0004$). Межгодовые (рис. 4) и биотопические (рис. 5) различия формы нижней челюсти носят до некоторой степени противоположный характер по направлению изменений конфигурации мандибул. Сплайны конфигураций нижней челюсти на деформационных решетках, приведенных на рисунках, соответствуют крайним – максимальному (справа) и минимальному (слева) – значениям дискриминантной функции.

В 2003 г. нижняя челюсть рыжих полевков имеет относительно широкое тело, горизонтально вытянутый угловой отросток, утонченный венечный отросток, смещенный кзади (см. рис. 4). В

Таблица 2. Двухфакторный непараметрический многомерный дисперсионный анализ (PERMANOVA) влияния факторов условий года (Y), биотопа (B) и их взаимодействия ($Y \times B$) на изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти рыжей полевки в Висимском заповеднике на Среднем Урале (2003–2004 гг.)

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы, d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости, p
Год (Y)	0.75553	1	0.75553	36.17	0.0001
Биотоп (B)	0.74473	1	0.74473	35.65	0.0001
Взаимодействие (Y × B)	0.07349	1	0.07349	3.52	0.0001
Остаточная	1.37970	66	0.02089		
Общая	2.95245	69			

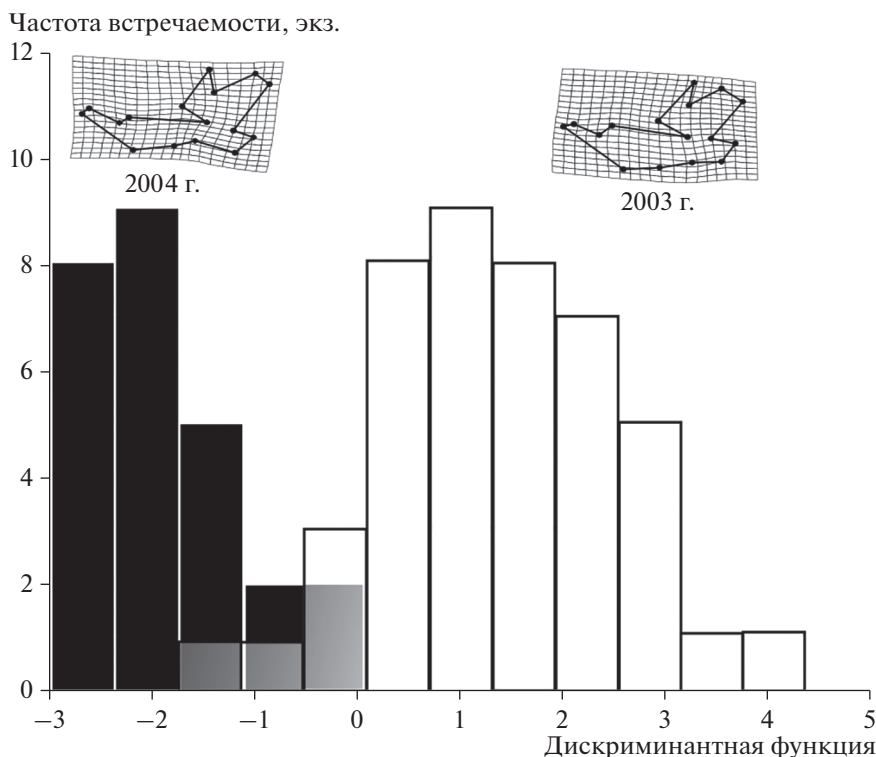


Рис. 4. Результаты линейного дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки в Висимском заповеднике в 2003 и 2004 г.

2004 г. она характеризуется большей грацильностью, имеет относительно узкое тело, прогиб кверху в массетерной области на стыке с угловым отростком, отклоненным книзу, а также смещение кпереди венечного отростка. Последнее было характерно и для другого вида – малой лесной мыши, обитавшей в неблагоприятных условиях [5]. При сравнении биотопических различий в форме нижней челюсти (см. рис. 5) сходные варианты строения, т.е. относительно утолщенное тело мандибулы с горизонтально направленным угловым отростком и смещением кзади венечного отростка, наблюдаются у зверьков в зоне ветровала.

Ранее было показано [27, 28, 30], что по комплексу морфофункциональных мандибулярных индексов можно оценить особенности кормообработывающей активности грызунов. Поэтому представляло интерес оценить морфофункциональные особенности мандибул у зверьков обеих микропопуляций и их трансформации в разные годы, которые связаны с изменением локальных кормовых условий.

Сравнивали значения мандибулярных индексов в тех же двух аллохронных парах синтопных выборок рыжей полевки из зоны ветровала и пирогенной зоны по тем же оцифрованным изображениям лингвальной стороны нижнечелюстных ветвей. Результаты сравнения приведены в табл. 3

и частично на рис. 6. Из табл. 3 следует, что значения индексов во внутрипопуляционных группировках слабо различаются по показателям *MI* и *MM*, т.е. по степени грызушей активности. Для показателей *TI*, *TM* и *AM*, связанных с разными проявлениями жевательной активности, различия выражены в большей степени. В частности, при сравнении межгрупповых различий в изменчивости индексов *TI* и *AM* (см. рис. 6) в зоне ветровала от 2003 г. к 2004 г. значимо возрос индекс *AM*, т.е. усилилась способность к поперечной жевательной активности. В то же время в пирогенной зоне от 2003 г. к 2004 г. значимо увеличились средние значения индексов *TI* и *TM*, т.е. в этом биотопе у полевок возросла продольная жевательная активность.

В заключение оценили проявление внутрigrуппового морфоразнообразия по показателю *MNND* в сравниваемых ценопопуляциях рыжей полевки в смежные годы (табл. 4). Напомним, что показатель *MNND* был рассчитан по значениям первых двух канонических переменных (*CV1* и *CV2*). Поскольку канонический анализ характеризует изменчивость наименее варьирующих признаков, но максимально различающих выборки друг от друга, в данном случае имеется возможность оценить стабильность протекания морфогенеза на примере изменчивости формы ниж-

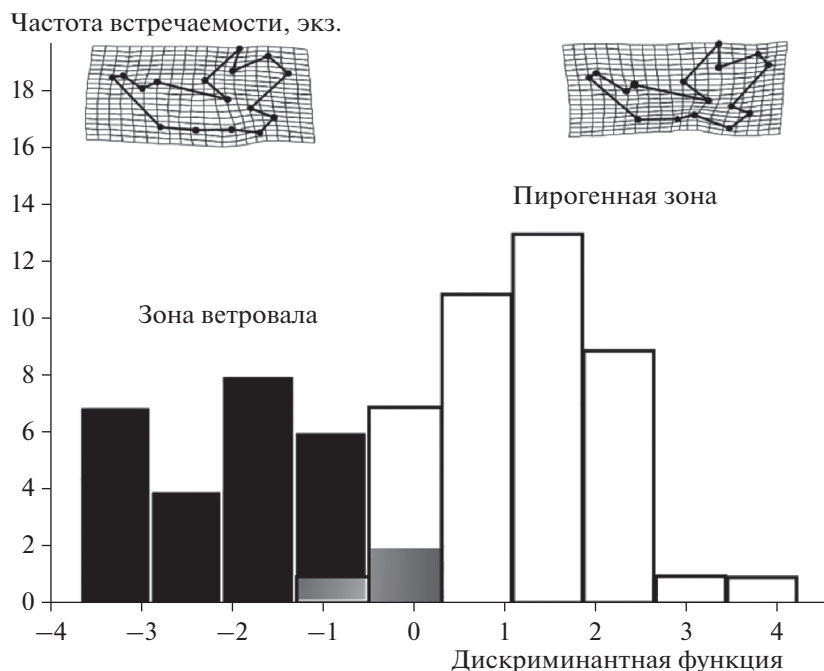


Рис. 5. Результаты линейного дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки Висимского заповедника, на участках ветровала и гари.

ней челюсти в морфопространстве для каждой из сравниваемых групп зверьков [см. 23, 25].

Судя по данным табл. 4, показатель *MNND*, характеризующий морфоразнообразие локальных группировок рыжей полевки по форме мандибулы, у зверьков в зоне ветровала значимо выше ($t = 2.1$), чем в этом же году на гари. Величина *R*-отношения для выборок из зоны ветровала в оба смежных года значимо выше 1.0 (см. табл. 4), что указывает на сверхрасеивание (*overdispersion*) ординат в морфопространстве. Напротив, в выборках на гари в оба смежных года величина *R*-отношения статистически не отличается от 1.0 (см. табл. 4), т.е. формально соответствует случайному пуассоновскому распределению. Таким образом, развитие на гари осуществляется случайно в пределах нормы в отличие от зоны ветровала, где, вероятно, полевки в онтогенезе испытывали стресс.

ОБСУЖДЕНИЕ

Относительно сухое лето 2003 г. и дождливое лето 2004 г. (см. рис. 2) в Висимском заповеднике обусловили различия в эти годы в сезонной динамике растительного покрова. Соответственно эти обстоятельства должны были проявиться и в динамике численности вида в сравниваемые годы: если в 2003 г. популяция в целом была на пике численности, то в 2004 г. намечался некоторый ее спад [37]. В 2003 г. пик численности вида наблюдался на Среднем Урале и в соседней сывинской популяции из окрестностей д. Шигаево вблизи пос. Сылва [14].

Ранее нами было показано [14], что половые различия у сеголеток рыжей полевки на Среднем Урале почти не выражены в благоприятные годы при высокой численности вида и поливидовом составе сообщества грызунов, но усиливаются в

Таблица 3. Значения морфофункциональных мандибулярных индексов с учетом их стандартных ошибок ($\pm SE$) в аллохронных выборках (2003–2004 гг.) рыжей полевки в зоне ветровала (В) и пирогенной зоне (П) Висимского заповедника на Среднем Урале

Выборка, год (экз.)	Морфофункциональные мандибулярные индексы				
	<i>TI</i> $\pm SE$	<i>TM</i> $\pm SE$	<i>MI</i> $\pm SE$	<i>MM</i> $\pm SE$	<i>AM</i> $\pm SE$
В2003 (11)	0.220 \pm 0.005	0.284 \pm 0.007	0.553 \pm 0.007	0.714 \pm 0.006	0.586 \pm 0.008
В2004 (16)	0.231 \pm 0.003	0.295 \pm 0.004	0.557 \pm 0.003	0.713 \pm 0.005	0.610 \pm 0.006
П2003 (33)	0.224 \pm 0.003	0.287 \pm 0.003	0.559 \pm 0.002	0.717 \pm 0.003	0.595 \pm 0.005
П2004 (10)	0.242 \pm 0.006	0.308 \pm 0.007	0.555 \pm 0.004	0.707 \pm 0.005	0.596 \pm 0.006

неблагоприятные годы при низкой численности и олиговидовом составе сообщества, т.е. при численном доминировании вида в сообществе. Отсутствие половых различий по CS нижней челюсти обнаружено нами в том же 2003 г. [14] в соседней, удаленной на 70 км к юго-западу сылвинской популяции вида при относительно высокой численности. Поэтому отсутствие у сеголеток выраженных половых различий в висимской популяции рыжей полевки не является особым случаем и косвенно указывает на относительно благоприятные условия развития вида в сравниваемые годы.

При расчете линейной регрессии первой главной компоненты (PC1), вычисленной по прокрустовым координатам, по отношению к логарифмам значений центроидных размеров (CS) между этими переменными не была выявлена значимая зависимость для выборки из зоны ветровала (доля предсказанной изменчивости 5.48% при $p = 0.2250$). Однако обнаружена регрессионная зависимость в выборках пирогенной зоны (доля предсказанной изменчивости 45.62% при $p < 0.0001$). Полученные результаты прямо указывают на отсутствие существенного влияния аллометрии на изменчивость формы мандибул в зоне ветровала, но наличие такового в пирогенной зоне. Возможно, этот аллометрический ростовой механизм, влияющий на характерное нелинейное изменение формы нижней челюсти при увеличении ее размеров, связан с повышенной миграцией группы быстро созревающих и растущих сеголеток на участок восстанавливающейся гари. Подобный экологический эффект биотопической фильтрации (habitat filtering) данной группы сеголеток [38] вполне вероятен, но для проверки требует дальнейших исследований.

В предыдущих исследованиях на этом виде, проведенных в сходном биотопе вблизи дер. Шигаево Шалинского района Свердловской области, было установлено [14], что полигоны изменчивости формы нижней челюсти практически не перекрываются в морфопространстве при разных уровнях численности, а также при полном и не-

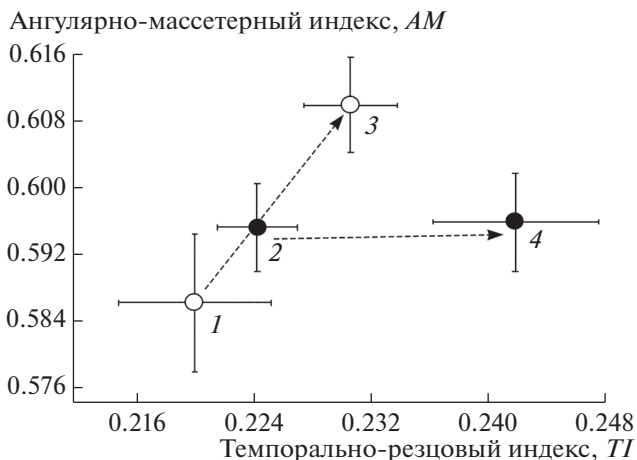


Рис. 6. Ординация средних значений с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) морфофункциональных мандибулярных индексов *TI* (темпорально-резцового) и *AM* (ангулярно-массетерного) для аллохронных выборок рыжей полевки из зоны ветровала (1 – 2003 г., 3 – 2004 г.) и пирогенной зоны (2 – 2003 г., 4 – 2004 г.) в Висимском заповеднике (Средний Урал).

полном составе сообщества грызунов. Последнее согласуется с полученными для Висимского заповедника данными. И в этом случае полигоны изменчивости настолько разобщены друг от друга в морфопространстве, что можно говорить об отчетливо выраженном модификационном переключении морфогенеза нижней челюсти у полевков сравниваемых ценопопуляций.

В пирогенной зоне у рыжей полевки преобладает грацильный вариант строения нижней челюсти со смещенным кпереди венечным отростком. Выше уже отмечалось, что такой вариант характерен для импактных поселений данного вида, а также для малой лесной мыши в техногенно измененных условиях [5, 11]. Оба рассмотренных выше варианта строения мандибулы – и в зоне ветровала, и в пирогенной зоне – могут быть интерпретированы как характерные биотопические модификации морфогенеза нижней челюсти рыжей полевки. Другими словами, в локальных посе-

Таблица 4. Внутригрупповое морфоразнообразие (morphological disparity) в аллохронных (2003–2004 гг.) выборках рыжей полевки в двух характерных биотопах на территории Висимского заповедника – ветровальной (В) и пирогенной (П) зонах

Выборка	$MNND \pm SE$	$ExpD \pm SE$	R	Z	p	n
Зона ветровала						
B2003	0.782 ± 0.205	0.478 ± 0.015	1.63	3.51	0.0005	11
B2004	0.454 ± 0.052	0.336 ± 0.006	1.35	2.38	0.0174	16
Пирогенная зона						
П2003	0.347 ± 0.048	0.303 ± 0.002	1.15	1.45	0.1461	33
П2004	0.616 ± 0.218	0.483 ± 0.016	1.28	1.45	0.1474	10

лениях вида в разных биотопах и в годы с разными погодными условиями происходят определенные переключения морфогенеза, реализующие характерные фенотипические черты мандибул.

Поскольку ветровалы и последующие за ними лесные пожары — характерные природные катастрофические явления, относящиеся к естественным неблагоприятным экологическим факторам, с которыми этот лесной вид за время своего существования многократно встречался, то рыжая полевка, по-видимому, способна определенным образом переключать морфогенез на ранних этапах онтогенеза. При этом используется исторически сложившийся пул наследующихся модификаций, которые адекватны возникающим экологическим условиям.

В “Летописи природы Висимского государственного природного биосферного заповедника за 2003 год” отмечено, что в зоне ветровала в этом году наблюдался высокий урожай ели, рябины и шиповника. В то же время на ранних этапах зарастания гари в заповеднике после пожара 1998 г. (1998–2002 гг.) отмечалось увеличение общего покрытия травянистой растительности до 70–80% [39]. В 2003–2004 гг. ее площадь не снижалась, а в составе травостоя в разные годы доминировали иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*) и вейники тупочешуйный (*Calamagrostis obtusata*) и Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), т.е. на гари в оба года преобладал густой травянистый покров (в основном представленный злаками) и отсутствовал древесный ярус (взрослые деревья). Можно предположить, что отмеченное выше (см. табл. 4) усиление поперечной жевательной активности у зверьков в зоне ветровала в 2004 г. было обусловлено возможностью использования в пищу семян ели и ягод. Напротив, усиление функции продольного жевания на гари может объясняться преобладающим питанием рыжей полевки частями доминирующих здесь травянистых растений (главным образом использованием в пищу злаков). Плотный травянистый покров за счет двух видов вейников — тупочешуйного и Лангсдорфа — и отсутствие развитого древостоя в эти годы привели к высокой обеспеченности рыжей полевки убежищами и защитными ремизами на сравнительно открытой безлесной территории пирогенной зоны. Возможно, именно это дополнительное обстоятельство способствовало повышению относительной численности вида на данном участке, выполняя функцию положительного экологического фильтра (ecological filtering) [38] и усиливая иммиграцию активно растущих и созревающих сеголеток в этот биотоп при расселении из сопредельных территорий.

В зоне ветровала в оба смежных года, судя по величине показателя *MNND* (см. табл. 4), значительно проявляется нестабильность развития, а на гари

морфогенез нижней челюсти протекает относительно стабильно (распределение ординат носит случайный пуассоновский характер, величина *MNND* низка, а межгодовые различия незначимы). Из этого также можно заключить, что на восстанавливающейся гари с плотным травянистым покрытием экологические условия оказываются не только привлекательными для расселяющихся сеголеток, но и сравнительно более благоприятными для протекания их морфогенеза, что также косвенно подтверждает эффект экологической фильтрации в данный биотоп расселяющихся сеголеток рыжей полевки.

Ранее А.В. Бадяев с соавт. [16] также обнаружили сходный эффект на примере 4 видов землероек рода *Sorex*: в измененных вырубкой лесных биотопах существенно возрос уровень флуктуирующей асимметрии (ФА) промеров мандибул по сравнению с контрольными незатронутыми участками. Все это указывает на сходные реакции разных представителей мелких млекопитающих на стресс развития, возникающий при трансформации среды обитания.

Выявленные нами быстрые межгодовые изменения морфогенеза, возможно, обусловлены определенными направленными перестройками функционирования популяционной эпигенетической системы [40, 41]. Аналогичные эффекты, связанные с разным проявлением эпигенетической изменчивости в локальных поселениях обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) контрастных лесных биотопов Беловежской Пущи (Польша), ранее были обнаружены Я.М. Вуйчиком с соавт. [42]. В частности, показано, что в разных биотопах наблюдается неодинаковый уровень эпигенетической изменчивости, оцененный по комплексу неметрических признаков осевого черепа и нижней челюсти. Выше мы уже упоминали об исследовании В.М. Захарова с соавт. [17], которые на том же виде по билатеральным неметрическим признакам черепа показали возрастные нестабильности развития (эпигенетической изменчивости) при низкой численности в неблагоприятные годы. Реальность быстрых эпигенетических изменений нижней челюсти линейных мышей, питающихся разными по консистенции кормами, была доказана в ряде экспериментальных работ [27, 43]. Проявления биотопической изменчивости могут быть разными по своему размаху не только у грызунов, но и у насекомоядных млекопитающих. Например, для обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) известен случай, когда влияние локальных условий разных высотных поясов гор Урала на развитие животных может быть настолько велико, что размах биотопической изменчивости поселений вида на разных высотах может превышать морфологические различия между представителями разных хромосомных рас, обитающих на равнине [44]. При историческом формировании подобной высотной

биотопической изменчивости также могли первоначально проявиться эпигенетические перестройки, позволившие освоить виду новые экстремальные биотопы.

Сказанное выше позволяет предполагать, что стресс-индуцированные эпигенетические механизмы переключения морфогенеза в направлении тех или иных определенных модификаций развития и их возможное дальнейшее трансгенерационное наследование [40, 45, 46] могут способствовать выработке адаптивных изменений морфогенеза в короткие сроки. Поскольку лесные пожары и вырубки леса в отличие от ветровалов достаточно частые явления, в дальнейших исследованиях на серии выборок модельных видов, собранных при соответствующих условиях, можно проверить гипотезу о специфичности морфогенетических реакций на определенные конstellации экологических факторов, возникающие после пожара или сплошной вырубки, опираясь на методы геометрической морфометрии. Дальнейший анализ эпигенетической изменчивости на тех же выборках как по комплексу билатеральных неметрических признаков скелета [11, 42], так и по индивидуальной и групповой выраженности флуктуирующей асимметрии (ФА) морфологических структур [2, 15, 17] представляет собой реальный путь для выявления характерных фенотипов, возникающих как ответ на определенный комплекс стрессовых факторов развития. Проведение таких исследований позволит оценить роль эпигенетической изменчивости в формировании определенных модификаций морфогенеза, устойчивых к стрессу и усиливающих выживаемость данных фенотипов, что может влиять на устойчивость и динамику популяции в целом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итоги исследования позволяют сделать следующие выводы. Возникшие в Висимском заповеднике после ветровала и последующего пожара биотопы вполне пригодны для нормального существования рыжей полевки. Установлено, что на морфогенетическую изменчивость нижней челюсти рыжей полевки почти в равной степени влияют как климатогенные (абиотические) факторы, так и экологические особенности вновь возникших биотопов (биотические). Показано, что морфогенез нижней челюсти лабилен и способен переключаться на ранних стадиях развития в ответ на складывающиеся условия обитания. Есть основания предполагать, что в силу общности таких природных явлений, как лесные ветровалы и пожары, модельный вид с момента своего возникновения накопил пул потенциально доступных модификаций развития (допустимых траекторий морфогенеза), которые адекватны формирующимся естественным экологическим

условиям как после природных катастрофических явлений, так и при последующей демулационной сукцессии локальных сообществ.

На основании полученных оценок можно считать, что условия в зоне ветровала в целом менее благоприятны для рыжей полевки по сравнению с восстанавливающейся гарью (пирогенной зоной). При обитании вида в обоих биотопах формируются характерные конфигурации нижней челюсти, во многом связанные с разной морфофункциональной нагрузкой при питании неодинаковым спектром кормов, различным для данных биотопов. Во время относительно сухого лета 2003 г. при пике численности вида в пирогенной зоне биотопические различия в протекании морфогенеза нижней челюсти были велики, но не наблюдалась их морфофункциональная специализация. Возможно, последнее было обусловлено доступностью и обилием корма (урожай ели, рябины, шиповника). В 2004 г. при высоком уровне осадков в весенне-летний период, повлиявшем на вегетацию растений, морфогенетические различия между обитателями разных биотопов уменьшились, однако между ними усилилась морфофункциональная специализация, сопровождающаяся характерными изменениями конфигурации мандибул. Так, в зоне ветровала усилилась способность к функции поперечных давящих жевательных усилий нижней челюсти при питании твердыми кормовыми объектами, зернами и семенами. На гари усилилась функция продольных двигательных усилий мандибул, связанная с продольным разрезанием и жеванием растительного корма, вероятнее всего, питанием зелеными частями травянистых растений.

Таким образом, высокая фенотипическая пластичность, лабильность морфогенеза и исторически запасенный спектр потенциально доступных модификаций развития обеспечивают высокую устойчивость и быструю адаптацию ценопопуляций рыжей полевки к биотопам, сформированным при воздействии природных катастрофических явлений — ветровала и лесного пожара.

В результате исследований на примере модельного вида грызунов выявлена тесная связь между изменением локальных климатогенных и биотопических условий и изменчивостью формы мандибул, а также адаптивными морфофункциональными перестройками постнатального морфогенеза. Все это доказывает перспективность использования экоморфологических подходов в сочетании с методами геометрической морфометрии для получения дополнительных мониторинговых оценок устойчивости, приспособленности и экологического состояния ценопопуляций модельных видов мелких млекопитающих.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Института экологии растений и

животных УрО РАН (№ 122021000091-2). Авторы благодарят Музей ИЭРиЖ РАН за предоставленные коллекционные материалы и сотрудников Висимского государственного природного биосферного заповедника за поддержку в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Захаров В.М.* Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.
2. *Zakharov V.M.* Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fenn.* 1992. V. 191. P. 7–30.
3. *Шадрин Д.Я., Вольперт Я.Л., Данилов В.А., Шадрин Д.Я.* Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера: Морфогенетический подход. Новосибирск: Наука, 2003. 110 с.
4. *Kozlov M.V.* Contrasting response of mountain birch to damage by Eriocrania leafminers in polluted and unpolluted habitats // *Can. J. Bot.* 2005. V. 83. P. 73–79.
5. *Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А.* и др. Техногенная морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) на Урале // *Экология.* 2012. № 6. С. 427–433. [*Bol'shakov V.N., Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A.* et al. Technogenic morphological variation of the Pygmy Wood Mouse (*Sylvaemus uralensis* Pall.) in the Urals // *Russ. J. of Ecology.* 2012. V. 43. № 6. P. 448–453.]
6. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибряк М.В.* Сопряженная техногенная морфологическая изменчивость двух симпатрических видов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Вопросы радиационной безопасности: науч.-практ. журн. / ПО "Маяк".* 2013 (Спец. вып.: 2013 год – год охраны окружающей среды). С. 4–13.
7. *Коротеева Е.В., Веселкин Д.В., Куянцева Н.В., Чащина О.Е.* В градиенте влияния выбросов Карабашского медеплавильного комбината изменяется размер, но не флуктуирующая асимметрия листа березы повислой // *Докл. РАН.* 2015. Т. 460. С. 36–39.
8. *Kozlov M.V., Zverev V.* Temperature and herbivory, but not pollution, affect fluctuating asymmetry of mountain birch leaves: Results of 25-year monitoring around the copper nickel smelter in Monchegorsk, northwestern Russia // *Science of the Total Environment.* 2018. V. 640–641. P. 678–687.
9. *Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Шушпанова Н.Ф.* Анализ и прогноз временных рядов методом главных компонент. М.: Наука, 1988. 70 с.
10. *Pausas J.G., Verdú M.* Fire reduces morphospace occupation in plant communities // *Ecology.* 2008. V. 89. P. 2181–2186.
11. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А.* и др. Оценка эффектов неизбирательной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии // *Экология.* 2016. № 4. С. 290–299. [*Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A.* et al. Assessment of nonselective elimination effects in rodent communities by methods of geometric morphometrics // *Russ. J. of Ecology.* 2016. V. 47. № 4. P. 383–391.]
12. *Bolnick D.I., Svanbäck R., Fordyce J.A.* et al. The ecology of individuals: incidences and implications of individual specialization // *Amer. Nat.* 2003. V. 161. P. 1–28.
13. *Violle C., Enquist B.J., McGill B.J.* et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // *Trends in Ecology and Evolution.* 2012. V. 27. № 4. P. 244–252.
14. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Добринский Н.Л.* Принцип компенсации Ю.И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале // *Экология.* 2017. № 2. С. 116–125. [*Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L.* Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals // *Russ. J. of Ecology.* 2017. V. 48. № 2. P. 161–169.]
15. *Badyaev A.V., Foresman K.R., Fernandes M.V.* Stress and developmental stability: vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews // *Ecology.* 2000. V. 81. P. 336–345.
16. *Badyaev A.V., Foresman K.R., Young R.L.* Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation // *Amer. Nat.* 2005. V. 166. № 3. P. 382–395.
17. *Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I.* et al. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // *Amer. Nat.* 1991. V. 138. P. 797–810.
18. *Badyaev A.V., Foresman K.R.* Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles // *Proc. of the Royal Soc. of London B.* 2000. V. 267. P. 371–377.
19. *Rohlf F.J., Slice D.* Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zoology.* 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
20. *Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // *Журн. общ. биол.* 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
21. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York–London: Elsevier Acad. Press., 2004. 443 p.
22. *Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. V. 11. P. 353–357.
23. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О.* Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 471 с.
24. *Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D.* et al. Developmental regulation of skull morphology II: ontogenetic dynamics of covariance // *Evolution and Development.* 2006. V. 8. № 1. P. 46–60.
25. *Sheets H.D., Zelditch M.L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian J. of Mammalogy.* 2013. V. 24. № 1. P. 67–73.
26. *Воронцов Н.Н.* Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология // *Фауна*

- уна СССР. Млекопитающие. Т. III. Л.: Наука, 1982. 451 с.
27. *Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J.* Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. V. 14. № 85. P. 2–9.
 28. *Rohlf F.J.* TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013a (program).
 29. *Rohlf F.J.* TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013b (program).
 30. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А.* и др. Соотношение хронографической и географической изменчивости морфофункциональных признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Shreb.) на юге ареала // *Экология*. 2019. № 4. С. 286–296. [*Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A.* et al. The ratio between chronographic and geographic variation in the morphofunctional features of Bank Vole (*Clethrionomys glareolus* Shreb.) in the south of its range // *Russ. J. of Ecology*. 2019. V. 50. № 4. P. 361–371.]
 31. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В.* Сопряженная хронографическая изменчивость морфофункциональных признаков в ценопопуляциях двух симпатрических видов грызунов // *Экология*. 2020. № 4. С. 284–297. [*Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiriyak M.V.* Coupled chronographic variation of morphofunctional traits in cenopopulations of two sympatric rodent species // *Russ. J. of Ecology*. 2020. V. 51. № 4. P. 363–375.]
 32. *Fruciano C.* Measurement error in geometric morphometrics // *Develop. Genes and Evol.* 2016. V. 3. P. 139–158.
 33. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
 34. *Дэвис Д.С.* Статистический анализ данных в геологии. М.: Недра, 1990. Кн. 2. 427 с.
 35. *Hammer Ø.* New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers and Geosciences*. 2009. V. 35. P. 659–666.
 36. *Donnelly K.P.* Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance // *Simulation studies to archeology* / Ed. Hodder I. Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1978. P. 91–95.
 37. *Лукьянова Л.Е.* Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2013. 42 с.
 38. *Mayfield M.M., Boni M.F., Ackerly D.D.* Traits, habitats, and clades: Identifying traits of potential importance to environmental filtering // *Amer. Nat.* 2009. V. 174. P. E1–E22.
 39. *Сибгатуллин Р.З.* Начальные этапы пирогенной сукцессии растительности в Висимском заповеднике // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала: Мат-лы науч.-практ. конф. Екатеринбург, 2011. С. 250–253.
 40. *Jablonka E., Raz G.* Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Quart. Rev. Biol.* 2009. V. 84. P. 131–176.
 41. *Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K.* Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molec. and Develop. Evol.* 2014. V. 322. P. 208–220.
 42. *Wójcik J.M., Polly P.D., Wójcik A.M., Sikorski M.D.* Epigenetic variation of the common shrew, *Sorex araneus* in different habitats // *Russ. J. Theriol.* 2007. V. 6. № 1. P. 43–49.
 43. *Renaud S., Auffray J.-C., de la Porte S.* Epigenetic effects on the mouse mandible: common features and discrepancies in remodeling due to muscular dystrophy and response to food consistency // *BMC Evolutionary Biology*. 2010. V.10. № 28. P. 2–13. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/28>
 44. *Shchipanov N.A., Bobretsov A.V., Kuprianova I.F., Pavlova S.V.* Interracial and population variability of phenotypic (cranial) characters in the common shrew *Sorex araneus* L., 1758 // *Russ. J. of Genet.* 2011. V. 47. № 1. P. 66–75.
 45. *Boskovic A., Rando O.J.* Transgenerational epigenetic inheritance // *Annual Rev. Genet.* 2018. V. 52. P. 21–41.
 46. *Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M.* et al. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends in Ecology and Evolution*. 2020. V. 35. № 2. P. 115–124.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И СООБЩЕСТВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПРАВОБЕРЕЖНЫХ МЕЗЕНСКИХ ПРИТОКОВ (РЕКИ КЫМА И СУЛА)

© 2022 г. А. П. Новоселов^а, *, Е. Н. Имант^а, Ю. В. Новикова^а, С. Н. Артемьев^а,
Н. В. Климовский^а, Н. Ю. Матвеев^а, А. Д. Матвеева^а

^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаврова УрО РАН,
Россия 163000 Архангельск, наб. Северной Двины, 23

*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 30.05.2022 г.

После доработки 10.06.2022 г.

Принята к публикации 19.06.2022 г.

В работе впервые представлены результаты комплексного кадастрового исследования правобережных притоков р. Мезень – Кыма и Сула – в осенний период 2021 г. Приведены характеристики состояния среды обитания гидробионтов, а также результаты изучения планктонных и зообентосных сообществ. Показано, что по химическому составу воды обследованных рек относятся к гидрокарбонатному классу малой минерализации и нейтральному типу по водородному показателю pH. Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии заметного антропогенного воздействия на рассматриваемые водотоки. Установлено, что фитопланктонное сообщество характеризуется высоким таксономическим разнообразием, зоопланктонное и зообентосное – низким. Выявлена различная динамика фитопланктона, зоопланктона и зообентоса по плотности, биомассе и таксономическому составу. Согласно рыбохозяйственной классификации, уровень развития зоопланктона в мезенских притоках позволяет отнести их к малокормным для рыб-планктофагов. По зообентосу р. Кыма может быть отнесена к категории водотоков выше средней кормности, р. Сула – средней кормности для рыб-бентофагов. Полученные данные по таксономическому составу и количественным показателям развития гидробионтов правобережных мезенских притоков являются отправной точкой для ведения экологического мониторинга состояния этих водных объектов.

Ключевые слова: правобережные притоки р. Мезень, среда обитания гидробионтов, качество речных вод, фитопланктон, зоопланктон, зообентос, качественные и количественные характеристики, трофический статус рек

DOI: 10.31857/S0367059722060142

Известно, что в северных реках успех естественного воспроизводства ценных видов рыб зависит от ряда факторов. Поскольку икра рыб лососево-сигового комплекса имеет длительный инкубационный период, первостепенное значение имеют абиотические факторы (уровенный и температурный режимы, pH, содержание растворенных газов, биогенные элементы, поллютанты). Кормовая база рыб (фито-, зоопланктон и зообентос) является определяющим фактором успешности процесса естественного воспроизводства рыб при переходе выклюнувшихся личинок на внешнее питание. Наличие фитопланктона (являющегося кормом для зоопланктона) и мелких форм зоопланктона способствует успешности такого перехода, а питание зообентосом – быстрому их росту при переходе на активное питание на нерестово-выростных угодьях (НВУ).

Анализ имеющейся научной литературы показал, что в правобережных притоках р. Мезень – Кыма и Сула (рис. 1) – гидрохимических и гидробиологических исследований до настоящего времени не проводилось. Представлены лишь отдельные морфометрические характеристики этих водотоков, что и позволило выбрать их в качестве предмета исследования.

Цель настоящей работы – получение первичной информации о современном состоянии среды обитания, а также планктонных и бентосных сообществ этих семужье-нерестовых рек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гидрохимические и гидробиологические исследования проводили в сентябре 2021 г. на трех разрезах в верхнем, среднем и нижнем течениях правобережных притоков р. Мезень (см. рис. 1).

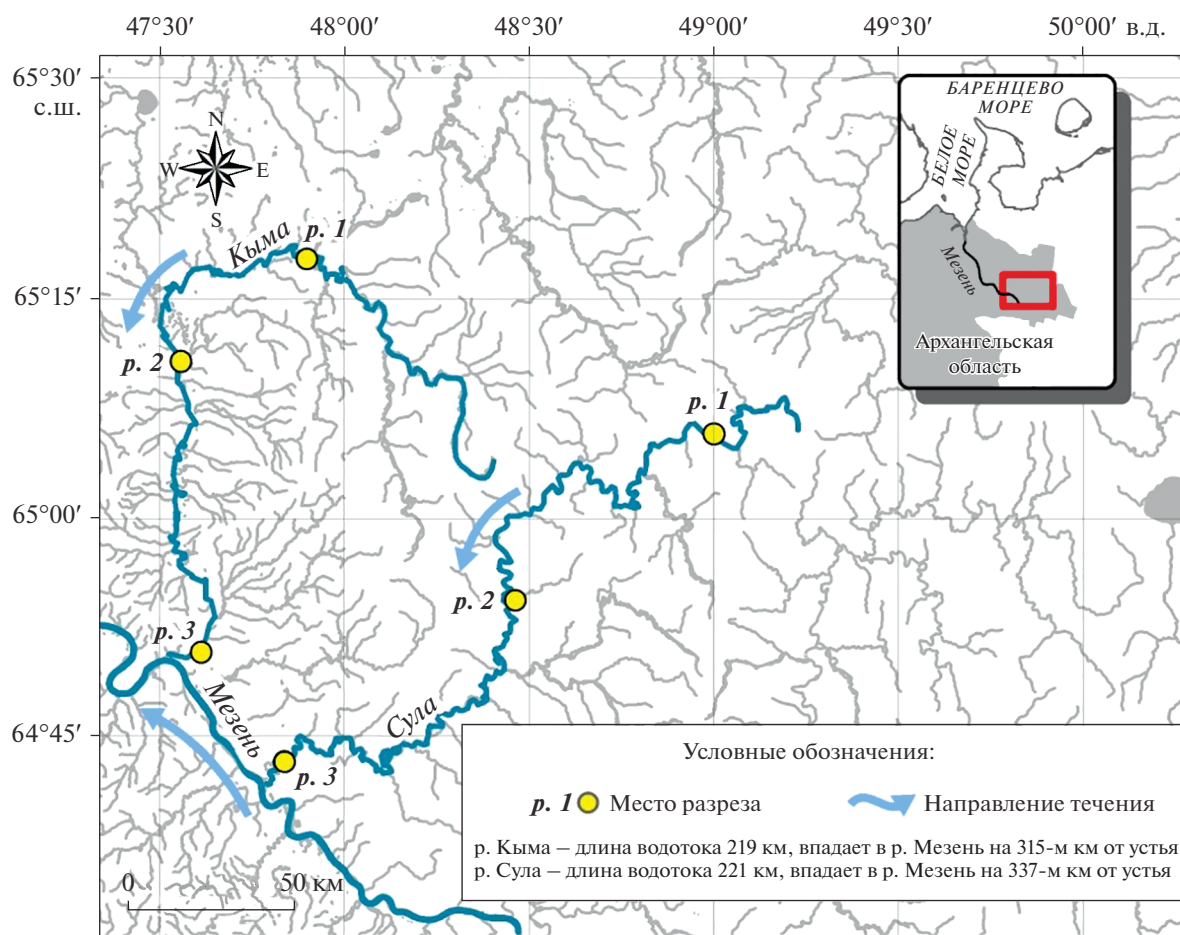


Рис. 1. Карта-схема правобережных мезенских притоков рек Кыма и Сула и места отбора проб.

При оценке условий среды обитания гидробионтов пробы воды отбирали с поверхностного горизонта пластиковым батометром Нискина согласно ГОСТ 17.1.3.07-82 (1982) [1], пробы донных отложений — согласно ГОСТ 17.1.5.01-80 (1980) [2] с использованием дночерпателя Петерсона с площадью захвата 0.25 м². Химические анализы были проведены в соответствии с общепринятыми в гидрохимической практике методами [3, 4]: определяли значения рН, минерализации, содержание растворенного кислорода, биогенных элементов, а также присутствие нефтяных углеводородов в воде и донных отложениях.

Отбор и обработку проб фитопланктона осуществляли согласно стандартным методам [5]. Численность (млн кл/м³) фитопланктона в единице объема воды рассчитывали стандартным методом [5]; расчет биомассы (г/м³) проводили с помощью таблиц размеров и весов (масс) фитопланктона [6]; видовую принадлежность организмов устанавливали с помощью определителей микроводорослей [7–15]. Пробы зоопланктона отбирали с поверхностного горизонта путем про-

цеживания 100 л воды через планктонную сеть с размером ячеек 0.072 мм и последующей их фиксации 4%-ным раствором формальдегида и обработкой в камеральных условиях. Сбор и обработку зоопланктонных проб проводили в соответствии с руководством [5]. Численность зоопланктона пересчитывали на 1 м³; биомассу вычисляли с использованием размерно-весовых зависимостей [16]; видовую принадлежность беспозвоночных устанавливали при помощи определителей зоопланктона [17, 18]. Пробы зообентоса отбирали с помощью дночерпателя системы Ван-Вина с площадью захвата 0.025 м². Собранные пробы грунта промывали через мельничный газ № 23. Отобранные организмы зообентоса фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку собранного материала осуществляли в лаборатории в соответствии со стандартными методиками [5]. При определении донных животных использовали общепринятые идентификаторы [17, 19, 20]. Планктонные и бентосные сообщества характеризовали по видовому и таксономическому составу, числу видов, численности (*N*) и биомассе (*B*).

Таблица 1. Характеристика основных гидрологических и гидрохимических показателей на станциях отбора проб, р. Кыма, 04–07.09.2021 г.

Координаты, с.ш./в.д.	Показатели					
	грунт	H, м	T, °C		pH	O ₂ , мг/л
			воздух	вода		
Разрез 1 (101 км от устья)						
65.16.963/47.39.609	Ил–песок–мелкая галька–растительность	0.3	10.4	9.7	7.21	9.6
65.16.967/47.39.516	Крупный песок	0.2	10.4	9.7	7.22	10.4
Разрез 2 (59 км от устья)						
65.06.495/47.36.069	Песок	0.1	5.8	8.3	7.28	10.3
65.06.540/47.35.868	Крупный песок	0.2	5.8	8.3	7.42	11.6
Разрез 3 (0.5 км от устья)						
64.50.628/47.31.843	Крупный песок	0.2	6.3	8.8	7.31	11.2
64.50.568/47.31.819	Крупный песок	0.3	6.3	8.7	7.42	11.3

Таблица 2. Характеристика основных гидрологических и гидрохимических показателей на станциях отбора проб, р. Сула, 10–13.09.2021 г.

Координаты, с.ш./в.д.	Показатели					
	грунт	H, м	T, °C		pH	O ₂ , мг/л
			воздух	вода		
Разрез 1 (154 км от устья)						
65.02.645/48.41.277	–	–	3.6	6.8	7.31	12.2
65.02.637/48.41.313	Ил–песок	0.4	3.5	6.8	7.20	11.2
Разрез 2 (82 км от устья – впадение р. Омза)						
64.49.390/48.25.462	Галька–глина	0.3	1.0	6.3	7.14	11.7
64.49.396/48.25.531	Галька–ил–песок	0.2	1.6	5.5	7.26	11.7
Разрез 3 (3 км от устья)						
64.42.634/47.48.993	Галька–песок	0.2	6.5	6.6	7.32	12.7
64.42.527/47.48.521	–	–	6.6	6.6	7.43	11.3

Статистическую обработку результатов (средняя арифметическая, ошибка средней арифметической) выполняли в программном продукте по обработке аналитической информации SPSS Statistics.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среда обитания гидробионтов. Согласно полученным данным, природная вода рек имеет нейтральную реакцию и относится к водам с малой минерализацией. Кислород в речных водах обследованных водотоков находится на удовлетворительном уровне. В соответствии с нормативами качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения содержание растворенного кислорода и биогенных элементов не превышено – нормативы соблюдаются во всех проанализированных пробах.

Характеристика основных гидрологических и гидрохимических показателей на станциях отбора проб приведена в табл. 1–3.

Загрязнение нефтепродуктами воды и донных отложений. По полученным нами данным, содержание нефтяных углеводородов (НУ) в водах исследуемых водотоков варьировало в диапазоне от 0.010 до 0.025 мг/л (см. табл. 3). В обеих реках распределение НУ по профилю имело схожую картину, согласно которой их концентрации увеличивались к устью реки. При уровне установленного ПДК 0.05 мг/л [21] превышений в период наблюдений не отмечено. Донные отложения в р. Кыма представлены в основном в виде крупнозернистого песка, илистого песка и гальки (см. табл. 1). Содержание НУ в грунтах изменялось незначительно – от 2.05 до 3.60 мг/кг (см. табл. 3).

Таблица 3. Химический состав и гидрологические характеристики вод и донных отложений рек Кыма и Сула, осенний период 2021 г.

Показатели	Река Кыма		Река Сула		ПДК
	диапазон	$M \pm m$	диапазон	$M \pm m$	
pH	7.21–7.42	7.21 ± 0.03	7.14–7.43	7.28 ± 0.04	–
O ₂ , мг/л	9.6–11.6	10.73 ± 0.31	11.2–12.7	11.82 ± 0.22	6.0
Общая минерализация, мг/л	55.3–76.1	64.52 ± 3.43	39.8–54.0	46.87 ± 2.38	–
НУ, мг/л (вода)	0.010–0.021	0.015 ± 0.002	0.010–0.025	0.015 ± 0.003	0.05
НУ, мг/кг (донные отложения)	2.05–3.6	2.71 ± 0.26	2.4–4.6	3.4 ± 0.47	до 100
Si, мг/дм ³	889–1126	991.1 ± 38.1	757–1534	1050.7 ± 119.9	10000
PO ₄ ⁻ , мкг P/л	24.73–43.36	30.13 ± 2.79	26.47–44.90	35.68 ± 3.11	50
NH ₄ ⁺ , мкг N/л	4.87–8.56	6.10 ± 0.57	4.16–6.07	4.98 ± 0.33	500
NO ₃ ⁻ , мкг N/л	200–221	215.3 ± 3.18	177–218	195.5 ± 6.2	40000
NO ₂ ⁻ , мкг N/л	3.45–4.84	4.19 ± 0.22	2.55–3.75	3.27 ± 0.21	20

Максимальное их содержание было зафиксировано в нижнем течении реки на станции правого берега, где донные отложения представлены в виде крупнозернистого песка. Донные отложения в р. Сула представлены в основном в виде песка, глины и гальки. Пробы грунта удалось отобрать лишь на 4 станциях из-за сильного течения реки. Содержание НУ в грунтах изменялось незначительно и было выше, чем в р. Кыма, – от 2.4 до 4.6 мг/кг. Максимальное содержание нефтепродуктов наблюдалось в среднем течении реки на станции правого берега, где грунт представлен в виде глины.

Следует отметить, что российскими нормативными документами содержание НУ в донных отложениях не регламентируется. Согласно литературным источникам [21, 22], сублетальные и пороговые эффекты для гидробионтов по НУ проявляются при их концентрации в воде от 1 мкг/л, в донных отложениях – от 10 до 100 мкг/г. Иными словами, содержание НУ в донных отложениях также не превышает допустимых нормативов.

Фитопланктон. В период проведения кадастровой съемки водотоков в общей сложности был обнаружен 61 вид фитопланктона, относящиеся к пяти отделам микроводорослей: диатомовые (*Bacillariophyta*), зеленые (*Chlorophyta*), эвгленовые (*Euglenophyta*), цианопрокариоты (*Cyanophyta*), золотистые (*Chrysophyta*). В водах обеих рек встречаются 32 вида микроводорослей.

Альгофлора р. Кыма характеризуется как “диатомо-зеленово-синезеленая”: наиболее представительными видами являлись диатомовые водоросли – 66.7% от общего количества. Значительное число видов отмечено среди зеленых микроводорослей – 22.2% от общего количества. На всех станциях насчитывалось от 27 до 47 ви-

дов. Видовой состав фитопланктона р. Сула позволяет охарактеризовать альгофлору как “диатомо-зеленую”. По количеству видов наиболее полно представлены диатомовые водоросли, доля которых составляет 87.5% (рис. 2).

В р. Кыма численность фитопланктона изменялась от 8.2 в среднем течении до 29.8 млн кл/м³ в устьевой части реки, составляя в среднем 16.2 млн кл/м³. Низкие значения биомассы фитопланктона также отмечены в среднем течении реки – 0.02 г/м³ и увеличивались до 0.08 г/м³ в устье реки. В среднем по всей реке показатель биомассы составил 0.05 г/м³. В р. Сула количественные показатели фитопланктона изменялись незначительно. Численность и биомасса в верхнем и среднем течениях реки были одинаковы (около 18 млн кл/м³ и 0.06 г/м³ соответственно) и снижались в устье реки (14.1 млн кл/м³ и 0.04 г/м³ соответственно). В среднем по реке численность фитопланктона составила 16.5 млн кл/м³, биомасса – 0.05 г/м³. Суммарная биомасса фитопланктона р. Сула образована главным образом из диатомовых (87.5%) и зеленых (12.1%) микроводорослей (см. рис. 2).

В сравнительном аспекте реки Кыма и Сула различаются по распределению таксономического соотношения в формировании суммарной численности и биомассы фитопланктона. В целом для р. Кыма вклад диатомовых в суммарную численность составил 78.2%, цианопрокариот – 16.1% (за счет колониальной микроводоросли *Gloeocapsa* sp. и нитчатой *Anabaena* sp.). Вклад диатомовых в суммарную биомассу в целом составил 93.1%. В р. Сула вклад диатомовых микроводорослей в суммарную численность фитопланктона составил 94.2%. Количество видов фитопланктона

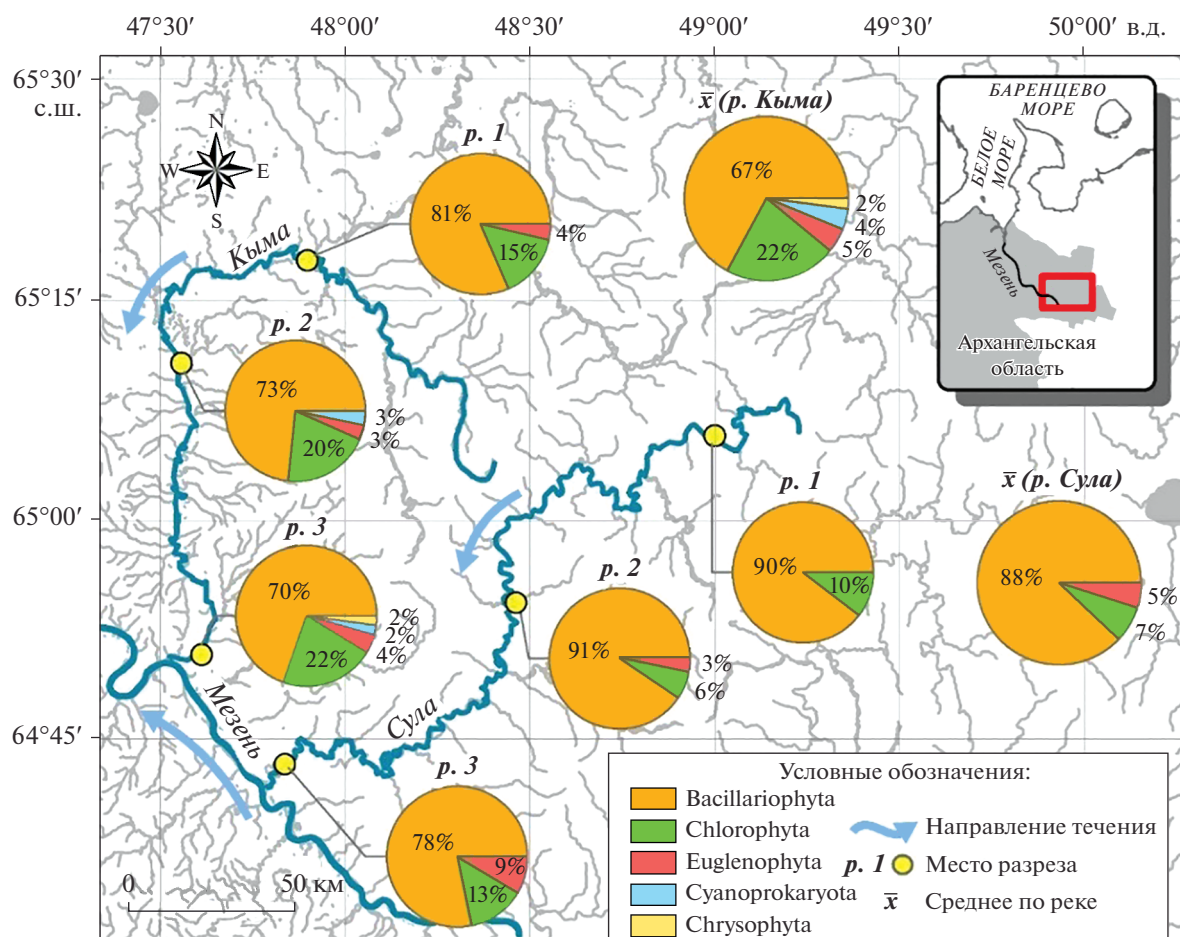


Рис. 2. Таксономический состав фитопланктона в реках Кыма и Сула в осенний период 2021 г.

увеличивалось по направлению к среднему течению реки и снижалось в устьевой части.

Исследуемые реки схожи по средним количественным показателям фитопланктона (средняя численность – 16,2–16,5 млн кл/м³, средняя биомасса – 0,05 г/м³), но различаются характером их распределения по ходу течения реки. В р. Кыма численность и биомасса фитопланктона имеют низкие значения в верхнем течении, снижаются до минимума в среднем и возрастают до максимума в устьевой части реки. Также в устьевой части отмечается максимально высокое количество видов фитопланктона (47 видов) по сравнению с верхним и средним течениями. В р. Сула численность и биомасса фитопланктона имели одинаково низкие значения в верхнем, среднем течениях и в устьевой части реки (рис. 3).

Зоопланктон рек Кыма и Сула был представлен двумя крупными таксономическими группами – ветвистоусыми и веслоногими ракообразными. Коловратки в видовом составе зоопланктона не обнаружены. Это, видимо, связано с отбором проб в осенний период, поскольку коловратки

достигают своего максимального развития в период весеннего половодья. Зоопланктон рек отличался крайне бедным видовым составом. Всего было идентифицировано 7 видов, среди которых 85,7% видов относятся к семейству Chydoridae надотряда Cladocera, при этом наибольшее видовое богатство отмечено в р. Кыма (рис. 4).

В обследованных водотоках наблюдается преобладание мейобентосных форм зоопланктона (42,9%). Индикаторные виды составляли 100% от общего числа и являлись показателями олигосапробной и переходных α - β -, β - α -мезосапробных зон. При использовании предложенного А.В. Крыловым [23] деления гидробионтов на основании объединенных трофических и топических классификаций выяснилось, что в зоопланктоне рек Кыма и Сула преобладают организмы, слагающие сообщества, которые добывают пищу с поверхности субстрата. По способу питания и перемещению в пространстве доминировали ползающие и плавающие вторичные фильтраторы, представленные преимущественно видами *Chy-*

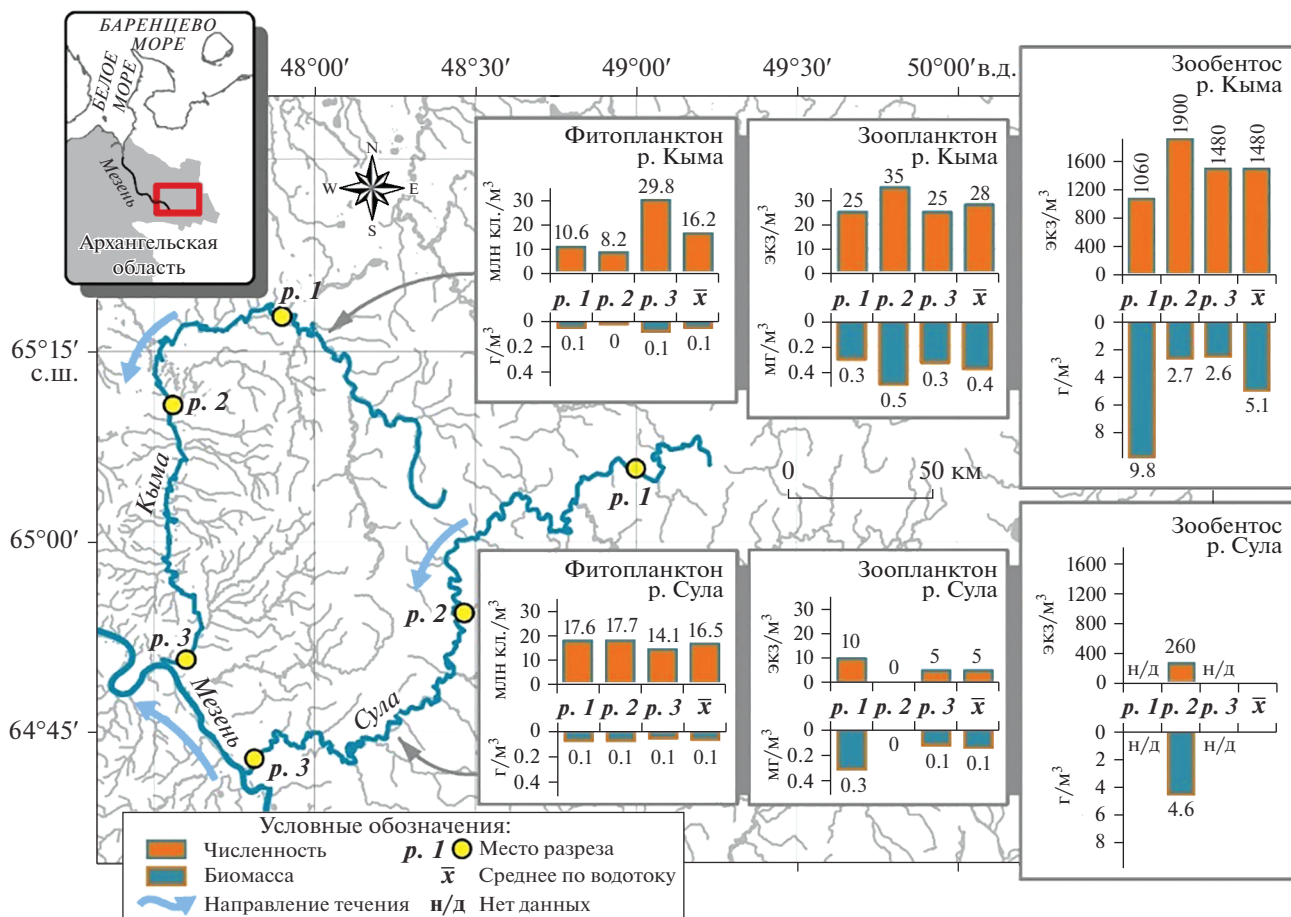


Рис. 3. Количественные показатели развития фитопланктона, зоопланктона и зообентоса в реках Кыма и Сула в осенний период 2021 г.

dorus sphaericus, *Pleuroxus uncinatus* в р. Кыма и *Acroporus harpae*, *Alona quadrangularis* в р. Сула.

Более детальный сравнительный анализ таксономического состава зоопланктона показал, что на всем протяжении обеих рек в пробах преобладали ветвистоусые ракообразные: в р. Кыма – 75.0%, в р. Сула – 67.0% от всех отмеченных зоопланктонов. На долю веслоногих ракообразных приходилось соответственно 25.0 и 33.0%. В то же время в пространственном аспекте (по профилю водотоков) ситуация на сравниваемых реках несколько различалась. В верхнем течении р. Кыма ветвистоусые составляли три четверти видового состава, в среднем течении чуть меньше – две третьих; в верхнем течении р. Сула количество ветвистоусых и веслоногих ракообразных было одинаковым (по 50.0%), в среднем течении пробы оказались пустыми. В нижнем течении обеих рек зоопланктонные пробы полностью состояли из ветвистоусых ракообразных. Выявлена еще одна закономерность при сравнении соотношения таксономических групп – при продвижении с верхнего течения притоков до их устьевых частей

происходит увеличение доли ветвистоусых до полного исчезновения веслоногих ракообразных (см. рис. 4).

В целом в осенний период зоопланктон в обеих реках характеризовался крайне слабым развитием. В р. Кыма средние численность и биомасса составляли соответственно 28 экз/м³ и 0.385 мг/м³, а в р. Сула они были меньше в 2–5 раз – 5 экз/м³ и 0.145 мг/м³. При сравнении количественных показателей по профилю рек в одном и другом водотоках наибольшие изменения отмечены в их среднем течении. Если в р. Кыма здесь отмечены максимальные значения численности и биомассы (35 экз/м³ и 0.511 мг/м³), то в р. Сула пробы были пустыми (см. рис. 3). Согласно рыбохозяйственной классификации, уровень развития зоопланктона в притоках позволяет отнести их к малокормным для рыб-планктофагов [25].

Зообентос. По результатам анализа дночерпательных проб было обнаружено 13 таксонов донных беспозвоночных. Таксономическое разнообразие р. Кыма варьировало от 2 до 8 (в среднем 4) таксонов на пробу. По частоте встречаемости в

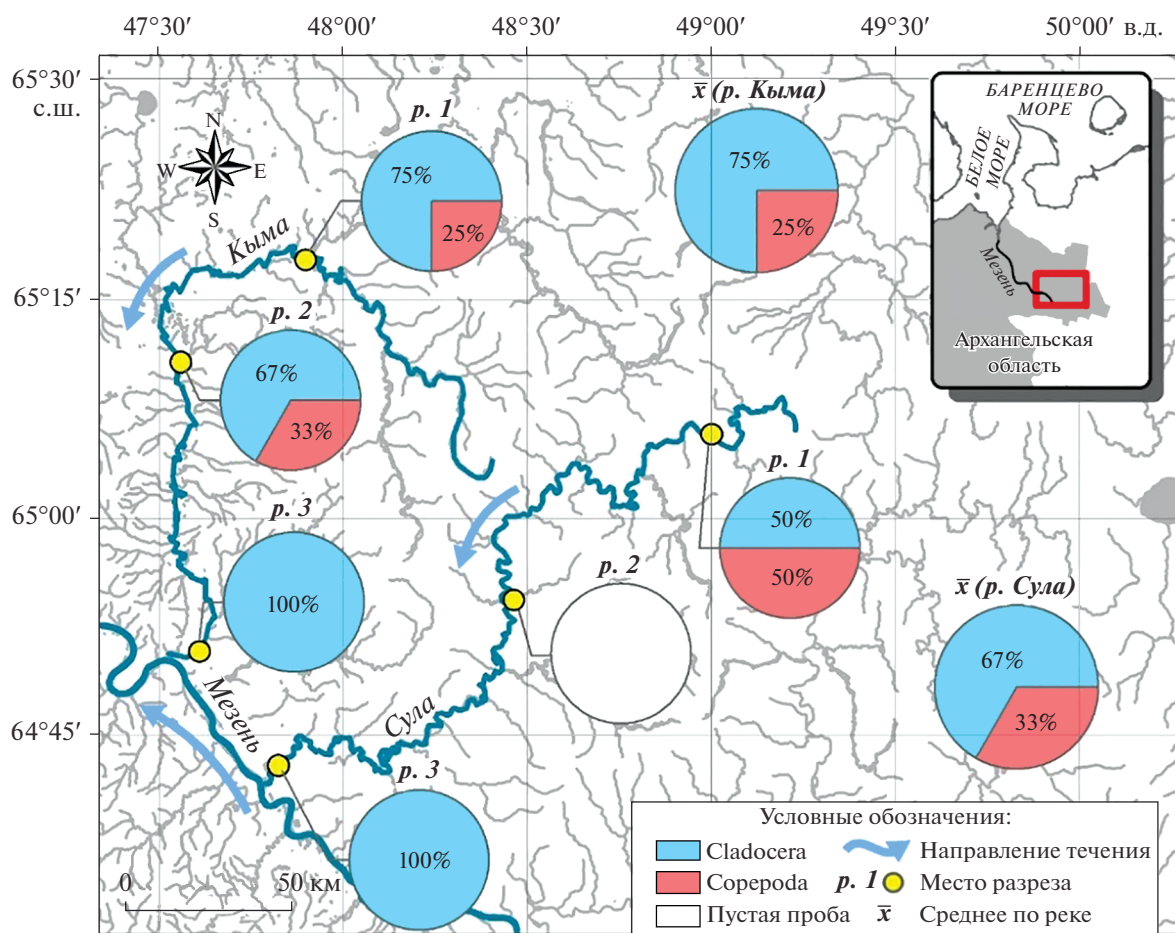


Рис. 4. Таксономический состав зоопланктона в реках Кыма и Сула в осенний период 2021 г.

целом по водотoku (83.0%) доминировали двукрылые (отр. Diptera) и малощетинковые черви (кл. Oligochaeta). Встречаемость остальных таксономических групп (отряды Plecoptera и Trichoptera, классы Gastropoda и Bivalvia) составляла по 33.0% каждая. По частоте встречаемости в конкретных точках отбора зообентоса доминировали олигохеты Enchytraeidae gen. sp. и двукрылые Chironomidae gen. sp. (lv) (на 67.0% станций). К второстепенным видам (с частотой встречаемости в пробах от 25.0 до 50.0%) можно отнести олигохет *Haplotaxis gordioides*, двукрылых Tipulidae gen. sp. (lv), Ceratorogonidae gen. sp. (lv), веснянок Nematoura sp. (lv), ручейников Sericostomatidae gen. sp. (lv), брюхоногих моллюсков рода *Anisus*, двустворчатых моллюсков рода *Pisidium*; к случайным (с частотой встречаемости менее 25.0%) – 4 вида/надвидовых таксонов. В среднем течении р. Сула обнаружено 4 таксона зообентоса. Необходимо отметить, что такой анализ дает лишь общее представление о встречаемости отдельных таксонов/видов непосредственно в местах отбора дночерпательных проб и не отражает реальную встречаемость видов в целом по исследуемым во-

дотокам (в связи с высокой мозаичностью бентосных сообществ).

По видовому составу и таксономическому разнообразию зообентос обследованных рек оказался в целом сходным – в обеих доминантной группой выступили водные личинки двукрылых (Diptera), составившие в р. Кыма более трети (39.0%) от всех донных обитателей, в р. Сула – более половины (58.0%), субдоминантной – олигохеты: 29.0% в р. Кыма и 25.0% в р. Сула. Примерно одинаковое количество составляли брюхоногие моллюски (Gastropoda) – соответственно 11.0 и 17.0%. В то же время сравнительный анализ выявил большее таксономическое разнообразие зообентоса в р. Кыма по сравнению с р. Сула – в ее пробах дополнительно присутствовали веснянки Plecoptera (8.0%) и ручейники Trichoptera (5.0%) (рис. 5).

По профилю р. Кыма удалось проследить изменение видового состава и таксономического разнообразия зообентоса. На ее верхнем участке доминировали олигохеты, составлявшие 38.0% от всего состава бентоса. В качестве субдоминантной

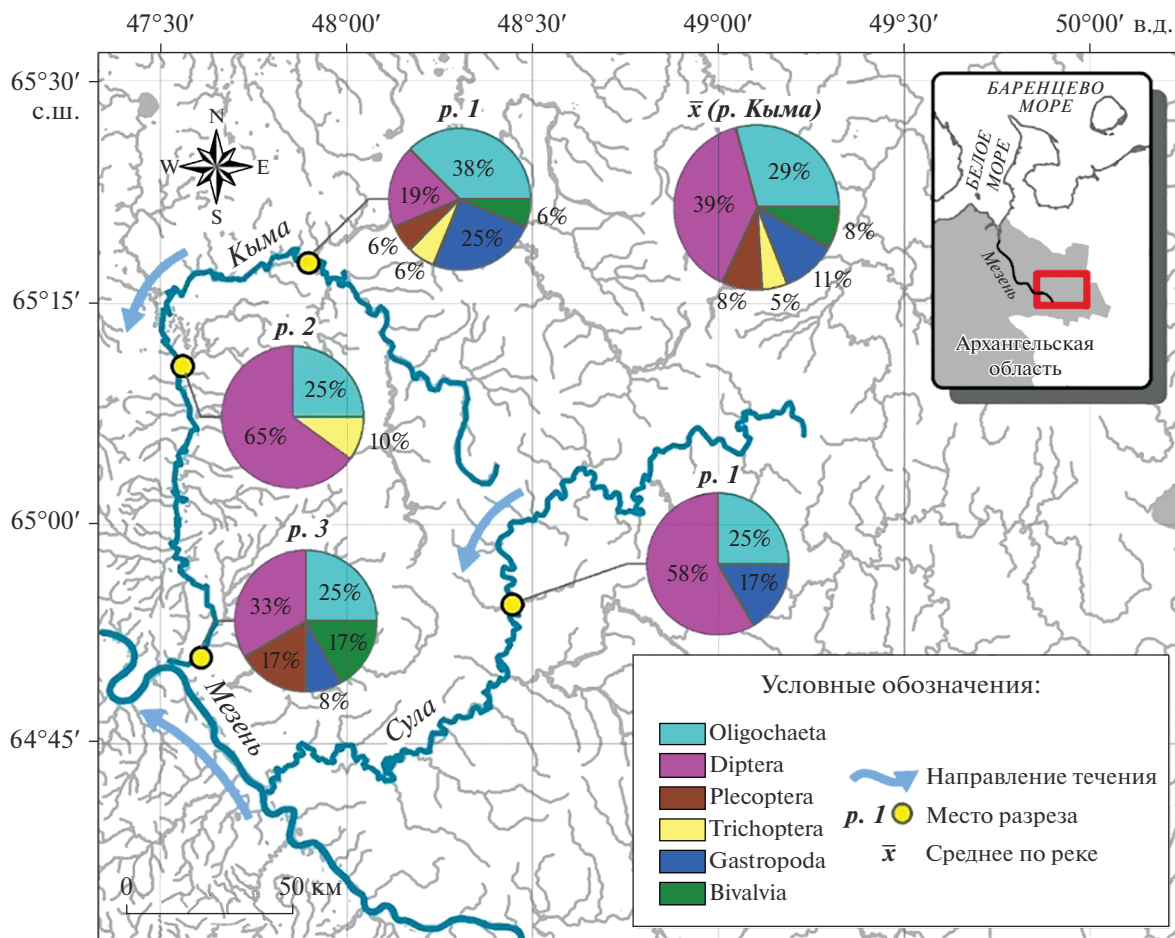


Рис. 5. Таксономический состав зообентоса в реках Кыма и Сула в осенний период 2021 г.

группы в пробах присутствовали брюхоногие моллюски (25.0%) и лишь немного им уступали личинки двукрылых (19.0%). В значительно меньшем (по 6.0%) количестве были отмечены личинки веснянок, ручейников и двустворчатые моллюски *Bivalvia*. В среднем течении реки количество таксонов сузилось до 3: с возрастанием доли двукрылых до 65.0%, ручейников до 10.0% и снижением доли олигохет до 25.0%. В устьевой части р. Кыма количество таксонов вновь возросло до 5, при этом в численном выражении количество двукрылых снизилось по сравнению с предыдущим разрезом до 33.0%, а олигохет осталось без изменений (25.0%). Вновь появились в равном количестве (по 17.0%) личинки веснянок и двустворчатые моллюски и в меньшем количестве (8.0%) – брюхоногие моллюски (см. рис. 5).

Средние значения численности и биомассы макрозообентоса р. Кыма составляли 1480 экз/м² и 2.06 г/м². Наибольшими показателями характеризовалось среднее течение реки, где преобладали личинки хирономид. Значения биомассы донных сообществ уменьшались от верхнего течения

к нижнему, варьируя в узком диапазоне – от 2.6 до 9.87 экз/м². Для р. Сула средние значения численности и биомассы составили 260 экз/м² и 4.58 г/м² соответственно (см. рис. 3).

Если сравнивать имеющиеся данные по среднему течению двух притоков, то при более низкой численности зообентоса в р. Сула по сравнению с р. Кыма значения биомассы примерно в 1.5 раза выше. В целом на исследуемой акватории р. Кыма по численности доминировали (64.0%) хирономиды, вторыми были олигохеты (19.5%). Довольно существенный вклад в создание общей численности организмов внесли двукрылые (кроме хирономид и типулид) (6.5%), типулиды (3.0%). Доля остального зообентоса была незначительна и в сумме не превышала 7.0%.

Если рассматривать вклад отдельных таксонов в общую биомассу, то полученные данные демонстрируют доминирование личинок двукрылых. При этом доля типулид в создании общей биомассы составила 30.0%, хирономид – 18.0%, остальных двукрылых – 10.0%. Олигохеты составили 20.0% от общей биомассы, брюхоногие моллюски – 14.0%,

ручейники — 4.5%, а двусторчатые моллюски — 2.5%. Вклад в общую биомассу веснянок был невелик — около 1.0%. По количественным показателям зообентоса р. Кыма может быть отнесена к категории водотоков выше средней кормности, р. Сула — средней кормности для рыб-бентофагов [24].

Данные по разрезам рек при одинаковых глубинах в р. Кыма несколько отличаются. Скорее всего, это объясняется высокой микромозаичной изменчивостью донных сообществ, неоднородностью распределения грунтов, разными гидрологическими условиями (гидродинамика течений, температурный режим, разная кислородонасыщаемость и др.). Полученные данные по донным сообществам двух исследуемых рек говорят о существовании разных биотопов, которые соседствуют друг с другом, что в целом характерно для таких рек, как Кыма и Сула.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что содержание растворенного кислорода и биогенных элементов, концентрации нефтяных углеводородов в воде и донных отложениях рек Кыма и Сула в осенний период наблюдений не превышали предельно допустимых значений для рыбохозяйственных водоемов, что свидетельствует об отсутствии заметного антропогенного влияния на эти водотоки.

Фитопланктон представлен 61 надвидовым и видовым таксоном, среди которых преобладают диатомовые водоросли (70.5%). Фитоценозы исследованных рек характеризуются высоким видовым и таксономическим разнообразием, отсутствием доминантных видов и низкими количественными показателями, что обусловлено исчезновением летних форм фитопланктона, снижением прогрева водных масс, снижением количества биогенных элементов в воде и соответствует осеннему состоянию фитоценоза. Зоопланктон представлен малым числом видов и характеризуется слабым количественным развитием. Основной фон зоопланктона рек как по качественному, так и количественному составу — кладоцерный, с преобладанием в трофической структуре организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата при помощи фильтрации. Наиболее продуктивной по качественным и количественным показателям зоопланктона является р. Кыма, что позволяет отнести ее к районам с наиболее благоприятной кормовой базой для откорма молоди рыб независимо от их дальнейшей трофической специализации. Согласно рыбохозяйственной классификации, уровень развития зоопланктона в исследованных реках позволяет отнести их к малокормным по зоопланктону водным объектам. Список зообентоса в целом свидетельствует о его достаточно бедном видовом составе с доминированием по численности хирономид и олигохет. В

соответствии с рыбохозяйственной классификацией р. Кыма может быть отнесена к категории водотоков выше средней кормности для рыб-бентофагов, р. Сула в среднем течении — к водотокам средней кормности.

По результатам экспедиционных исследований подготовлена электронная база данных, которую планируется ежегодно дополнять. Полученные материалы позволяют количественно оценить межгодовую изменчивость гидролого-гидрохимических и гидробиологических характеристик в направлении от истока к устью рек, а также уточнить взаимосвязи и закономерности их распределения.

Исследование выполнено в рамках государственного задания по теме “Изучение изменений в экосистеме р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского Северо-Востока России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (гос. № 122011800593-4), а также при финансовой поддержке WWF по теме “Комплексное исследование условий естественного воспроизводства ценных осенне-нерестующих видов рыб в р. Сула и р. Кыма Лешуконского района Архангельской области”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. ГОСТ 17.1.3.07–82 Охрана природы (ССОП). Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков / ГОСТ от 19 марта 1982 г. № 17.1.3.07-82.
2. ГОСТ 17.1.5.01–80 Охрана природы. Гидросфера. Общие требования к отбору проб донных отложений водных объектов для анализа на загрязненность. М.: ИПК Издательство стандартов, 2002. 7 с.
3. Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана / Сапожников В.В. и др. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.
4. *MacFeeters S.K.* The use of Normalized Difference Water Index (NDWI) in the delineation of open water feature // *Internat. J. of Remote Sensing*. 1996. V. 17. № 7. P. 1425–1432. <https://doi.org/10.1080/01431169608948714>
5. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. Абакумова В.А. СПб., 1992. 318 с.
6. *Михеева Т.М.* Альгофлора Беларуси: таксономический каталог. Минск, 1999. С. 304–343.
7. Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядки Centrales и Mediales. Л., 1949. 446 с.
8. Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок Pennales. Л., 1950. 630 с.
9. *Еленкин А.А.* Синезеленые водоросли СССР. Л., 1938. 984 с.

10. *Комаренко Л.Е., Васильева И.И.* Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1978. 284 с.
11. *Паламарь-Мордовинцева Г.М.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11(2). Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2). Л., 1982. 620 с.
12. *Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М., 1953. 653 с.
13. *Матвиенко А.М.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли. М., 1954. 188 с.
14. *Дедусенко-Щеголева Н.Т., Голлербах М.М.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желтозеленые водоросли. Л., 1962. 272 с.
15. *Попова Т.Г.* Флора споровых растений СССР. Т. 3. Эвгленовые водоросли. Л., 1966. 412 с.
16. *Кононова О.Н.* Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар, 2018. 152 с.
17. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Под ред. Кутикова Л.А., Старобогатова Я.И. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
18. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
19. *Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С.* Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. 4-е изд., испр. и доп. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. 2019 с.
20. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.
21. *Московченко Д.В.* Нефтедобыча и окружающая среда: эколого-геохимический анализ Тюменской области. Новосибирск: Наука, 1998. 112 с.
22. *Никаноров А.М., Иванов В.В., Брызгалов В.А.* Реки Российской Арктики в современных условиях антропогенного воздействия. Ростов-на-Дону: НОК, 2007. 280 с.
23. *Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек / Отв. ред. Комов В.Т. М.: Наука, 2005. 263 с.
24. *Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И.* и др. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1968. Т. 67. С. 205–225.

УДК 574.4:[504.5:669.2/.8]

ПРИЗНАКИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ СООБЩЕСТВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВСТОЯ ПОСЛЕ СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2022 г. А. В. Нестерков*

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

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

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

После доработки 15.06.2022 г.

Принята к публикации 22.06.2022 г.

Сообщества беспозвоночных травостоя изучены в периоды относительно высоких (2006–2008 гг.) и почти прекратившихся (2015–2017 гг.; общий объем снизился в 75 раз до 3 тыс. т/год) выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (основные загрязнители – SO₂ и тяжелые металлы). В 2015 и 2016 гг. отмечены сильные погодные флуктуации, потенциально способные нивелировать начавшиеся восстановительные процессы. Несмотря на это, на умеренно загрязненной территории зарегистрированы признаки восстановления как травостоя (увеличение фитомассы разнотравья в 1.5 раза и его доли в общей фитомассе с 56 до 76%, а также увеличение сходства видовой структуры с незагрязненными участками), так и сообществ беспозвоночных (снижение обилия сосущих фитофагов в 1.3 раза и цикадовых в 1.6 раза, увеличение сходства трофической и таксономической структур сообществ фоновой и буферной зон). На сильно загрязненной территории признаков восстановления не выявлено. Полученные результаты подтверждают гипотезы о стабильности нарушенного состояния луговых сообществ на сильно загрязненных участках и об относительно быстром их восстановлении на умеренно загрязненных.

Ключевые слова: фитофаги, зоофаги, цикадовые, клопы, жуки, пауки, луговые экосистемы, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, снижение выбросов, естественное восстановление, устойчивость

DOI: 10.31857/S0367059722060130

Обитающих в травостое беспозвоночных традиционно рассматривают как отдельный ярус наземной фауны, характеризующийся высоким обилием и таксономическим богатством, а также тесной связью всех его элементов с травяной растительностью [1]. Интерес к изучению данной группы обусловлен наличием в ее составе представителей большинства других наземных ярусов, что с известной осторожностью позволяет экстраполировать оценку их устойчивости к стрессовым воздействиям на население беспозвоночных в целом.

В настоящее время повсеместно отмечается снижение атмосферных выбросов вследствие модернизации или закрытия металлургических предприятий [2]. В экосистемах, окружающих такой “бывший” источник загрязнения, это должно привести к инициации и постепенному развитию восстановительных процессов. Действительно, зарегистрированы примеры восстановления растительных сообществ [3–5], сообществ беспозвоночных-герпетобионтов [6] и обитателей тра-

востоя [3]. Однако в приведенных работах описан единственный и довольно специфичный источник загрязнения: завод фосфатных удобрений, деятельность которого привела к защелачиванию верхних почвенных горизонтов (рН увеличен с 7 до 9). Для условий загрязнения тяжелыми металлами вблизи плавильных заводов более характерно продолжение дигрессии сообществ беспозвоночных, описанное, например, для почвенного [7] и подстилочного [8, 9] ярусов. Эти результаты соответствуют “инерционной гипотезе”, согласно которой биота надолго сохраняется в угнетенном состоянии даже после полного прекращения выбросов [10, 11]. В целом число исследований, посвященных беспозвоночным в условиях снижения выбросов, на данный момент крайне невелико [12].

Выбросы Среднеуральского медеплавильного завода постепенно сокращались с начала 1990-х гг., а после 2010 г. почти полностью прекратились [13], что позволило приступить к исследованию закономерностей восстановления экосистем. На

наиболее загрязненной территории в подстилке и верхних почвенных горизонтах лесных участков происходит снижение концентрации Си и нормализуется рН [13], хотя признаки восстановления в травяно-кустарничковом ярусе лесных экосистем пока отсутствуют [14–16]. Это дает основание предполагать, что и в луговых сообществах, вплотную примыкающих к описанным лесным участкам, темпы восстановления невелики. В то же время на умеренно загрязненной территории вероятно большая выраженность восстановительных процессов. Некоторые предпосылки этого (например, увеличение доли разнотравья), а также возможные тренды восстановления были описаны нами ранее [17–19].

Цель данной работы – анализ изменений, происходящих в сообществах беспозвоночных лугового травостоя в результате снижения выбросов медеплавильного завода. Проверляли гипотезу о том, что на территории с умеренным загрязнением снижение выбросов ведет к относительно быстрому восстановлению сообществ, тогда как на сильно загрязненной территории восстановление отсутствует или выражено слабее.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в районе Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревды (Свердловская обл.). В 1980 г. выбросы завода (SO_2 и тяжелые металлы, ассоциированные с пылевыми частицами) составляли 225 тыс. т в год, в 1990 г. – 148 тыс. т, в 2000 г. – 63 тыс. т, после реконструкции в 2010 г. выбросы практически прекратились (составляют около 3 тыс. т/год). Общая масса атмосферных выбросов в период с 1980 г. по 2012 г. уменьшилась в 75 раз (в том числе SO_2 – в 116 раз (с 201 до 1.7 тыс. т/год), пылевых частиц – в 44 раза (с 21 до 0.5 тыс. т/год)). Выбросы Си сократились в 5500 раз (с 4.4 до 0.0008 тыс. т/год), As – в 1571 раз (с 0.9 до 0.0006 тыс. т/год), Pb – в 16 раз (с 1 до 0.07 тыс. т/год). Выбросы Zn в период с 1989 г. по 2012 г. сократились в 15 раз (с 1.8 до 0.1 тыс. т/год). Более подробная характеристика состава и динамики выбросов представлена ранее [13, 14].

Ключевые участки были расположены в западном направлении от СУМЗа (против направления господствующих ветров) в импактной (1 км от завода, сильное загрязнение), буферной (4 км, слабое загрязнение) и фоновой (30 км, загрязнение на уровне регионального фона) зонах, в пониженных элементах рельефа на вторичных суходольных лугах, сформировавшихся на лесных полянах размером около 5000 м² в результате вырубki леса около 70 лет назад. Основания для выделения зон загрязнения подробно рассмотрены в работах [11, 13, 14]. Флористический состав луговой расти-

тельности сильно различается между зонами нагрузки, что связано с исчезновением чувствительных видов разнотравья и замещением их злаками вблизи завода: в фоновой зоне – луга разнотравные, в буферной – разнотравно-злаковые, в импактной – злаковые, с абсолютным доминированием *Agrostis capillaris* L. Более детально травостой был описан ранее [17]. На момент проведения исследований выпас скота и сенокос на всех участках отсутствовали.

Беспозвоночные травостоя собраны с помощью модифицированного биоценометра Конакова–Онисимовой (площадь основания 0.25 м²), совмещенного с портативным пылесосом с автономным источником питания. Каждая проба – результат однократной установки биоценометра с последующим сбором всех попавших в него беспозвоночных и срезанием на уровне почвы всех травянистых растений. Первый период исследования осуществлен в 2006–2008 гг., второй – в 2015–2017 гг. Каждый год проводили три тура учетов, приуроченных ко второй половине каждого летнего месяца (1-й тур – июнь, 2-й – июль, 3-й – август). Пробные площади размером 50 × 50 м, по три в каждой зоне нагрузки, были расположены на расстоянии 100–300 м друг от друга. Пробные площади были постоянными и совпадали в оба периода исследования. Конструкция биоценометра [20], а также методика и порядок сбора проб [17] подробно описаны ранее.

Объем выборки составил по 10 проб на пробную площадь за тур учета. Таким образом, за 6 лет (18 туров) собрано 1620 проб беспозвоночных и растений (по 270 каждый год). В первый период собрано более 62 600 экз. беспозвоночных, во второй – более 61 900 экз. Для растений измеряли общую воздушно-сухую массу, а также массу двух фракций – граминоидов (злаки, осоки и ситниковые) и разнотравья с точностью 0.1 г. Видовая принадлежность растений определена для материала, собранного в августе 2008 и 2015 гг.

В лабораторных условиях были установлены таксономическая принадлежность (до уровня семейств) и трофическая специализация беспозвоночных. Всего рассмотрено 6 трофических групп: сосущие и грызущие фитофаги, сосущие и грызущие зоофаги, гемофаги и прочие (табл. 1).

При обработке данных были рассчитаны стандартные описательные статистики (среднее и стандартная ошибка). Анализ влияния зоны загрязнения и периода исследования на обилие беспозвоночных и фитомассу выполнен в пакете LMERConvenienceFunctions [21] на основе обобщенных линейных моделей со смешанными эффектами: фиксированные факторы – зона загрязнения и период исследования, случайный фактор – пробная площадь. Множественные сравнения ре-

Таблица 1. Состав трофических групп

Трофическая группа	Таксономическая или сборная группа
Сосущие фитофаги	Heteroptera: Berytinidae, Coreidae, Lygaeidae, Miridae, Pentatomidae (кроме Asopinae), Rhopalidae, Scutelleridae, Tingidae
	Auchenorrhyncha: Aphrophoridae, Cicadellidae, Cixiidae, Delphacidae, Membracidae
	Sternorrhyncha: Psyllidae, Aphididae, Coccinea
	Diptera: Brachycera anthophaga
	Lepidoptera: Lepidoptera (i)
Грызущие фитофаги	Orthoptera: Acrididae
	Coleoptera: Attelabidae, Apionidae, Brentidae, Buprestidae, Byrrhidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Elateridae, Lagriidae, Mordellidae, Nitidulidae, Oedemeridae
	Diptera: Nematocera anthophaga
	Lepidoptera: Lepidoptera (l)
	Hymenoptera: Symphyta
	Gastropoda: Agriolimacidae, Arionidae, Bradybaenidae, Cochlicopidae, Discidae, Ellobiidae, Euconulidae, Gastrodontidae, Hygromiidae, Oxychilidae, Punctidae, Succineidae, Valloniidae, Vertiginidae, Vitrinidae
Сосущие зоофаги	Heteroptera: Anthocoridae, Nabidae, Pentatomidae (Asopinae), Reduviidae, Saldidae
	Neuroptera: Chrysopidae (l)
	Diptera: Asilidae
	Aranei: Araneidae, Clubionidae, Corinnidae, Dictynidae, Eutichuridae, Gnaphosidae, Hahniidae, Linyphiidae, Liocranidae, Lycosidae, Mimetidae, Oxyopidae, Philodromidae, Pisauridae, Salticidae, Sparassidae, Tetragnathidae, Theridiidae, Thomisidae, Zoridae
	Odonata: Odonata (i)
Грызущие зоофаги	Coleoptera: Cantharidae, Carabidae, Coccinellidae, Colydiidae, Lampyridae, Malachidae
	Neuroptera: Chrysopidae (i)
	Opiliones: Nemastomatidae, Phalangiidae
	Lithobiomorpha: Lithobiidae
Гемофаги	Diptera: Culicidae, Simuliidae, Tabanidae, Brachycera haemophaga
	Ixodida: Ixodidae
Прочие трофические группы	Blattoptera: Blattidae
	Orthoptera: Tettigonidae
	Heteroptera: Aradidae, Heteroptera indet. (l)
	Coleoptera: Anthicidae, Catopidae, Helodidae, Hydrophilidae, Lathridiidae, Staphylinidae, Coleoptera (l), Coleoptera (p)
	Hymenoptera: Apoidea, Vespoidea, Hymenoptera microparasitica
	Diptera: Tipulidae, Diptera (l)
	Insecta: Insecta indet. (l), Insecta indet. (p)
	Nematoda
Annelida: Lumbricidae	

Примечание. Возрастные стадии: (i) – имаго, (l) – личинка, (p) – куколка.

ализованы с помощью критерия Тьюки в пакете multcomp [22].

Стандартизированный индекс сухости (SPEI) рассчитан в пакете SPEI [23] для набора значений среднемесячной температуры воздуха и суммарного месячного количества осадков для периода с января 1959 г. по декабрь 2021 г. по данным метеостанции г. Ревда (WMO ID 28430, [24]); результаты визуализированы в пакете ggplot2 [25]. Индекс

SPEI предназначен для учета соотношения осадков и потенциальной эвапотранспирации на любой территории в глобальном масштабе; значения индекса можно существенно уточнить при использовании данных местных метеорологических наблюдений за достаточно протяженный период (30–50 лет и более). Индекс SPEI позволяет оценить условия увлажнения в интересующий период (с точностью до месяца) по отношению к многолетнему среднему: значения выше 1.5 соот-

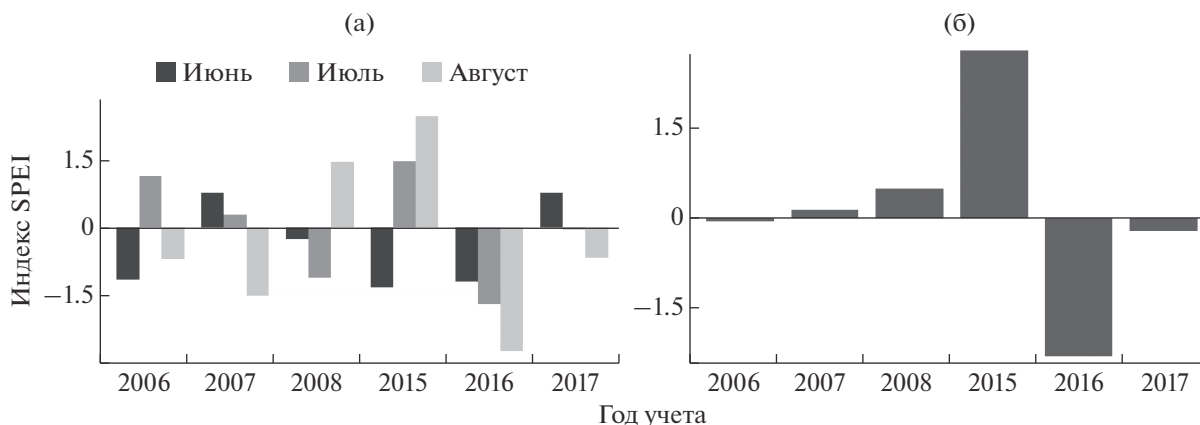


Рис. 1. Индекс SPEI в годы исследований: а – рассчитан для каждого из летних месяцев; б – суммарно для четырех месяцев (май–август). Значения SPEI выше 1.5 соответствуют избыточному увлажнению, ниже –1.5 – засухе.

ветствуют избыточному увлажнению, ниже –1.5 – засухе.

Дендрограмму несходства видовой структуры растительных сообществ построили в пакете *pvclust* [26] методом Варда на основе матрицы расстояний Брея-Кертиса. Структуру сообществ беспозвоночных по соотношению трофических и крупных таксономических групп визуализировали с помощью неметрического многомерного шкалирования (nMDS) на основе матриц расстояний Брея-Кертиса в пакетах *vegan* (функция *metaMDS* [27]) и *ggord* [28]. Значимость различий структуры сообществ между зонами и периодами оценили с помощью перестановочного многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA; 999 перестановок; функция *adonis2* пакета *vegan*) и апостериорных (post-hoc) множественных сравнений в пакете *pairwiseAdonis* [29]. Все расчеты выполнены в программной среде R [30].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно индексу сухости SPEI, лето 2015 г. было одним из самых переувлажненных за более чем 60-летний период, а лето 2016 г., напротив, одним из самых засушливых. В то же время 2006–2008 и 2017 гг. по влагообеспеченности были близки к многолетнему среднему (рис. 1).

В фоновой зоне фитомасса травянистых растений (как общая, так и обеих фракций) не различалась между периодами (табл. 2, 3). В буферной зоне фитомасса граминоидов в 1.7 раза снизилась, а фитомасса разнотравья в 1.5 раза возросла между периодами. В импактной зоне тенденция аналогична (в 1.5 и 4.0 раза соответственно). В первом периоде общая фитомасса в буферной зоне не отличалась от фоновой, во втором – увеличилась в 1.2 раза за счет разнотравья; фитомасса граминоидов снизилась до значений, близких к фоновым. Видовая структура травостоя сильнее всего различалась между периодами, а различия между зонами загрязнения менее контрастны (рис. 2).

личалась между периодами, а различия между зонами загрязнения менее контрастны (рис. 2).

Общее обилие беспозвоночных в первый и второй периоды оказалось сходным – 309.7 ± 14.9 и 306.0 ± 21.7 экз/м² соответственно. В фоновой зоне общее обилие беспозвоночных, а также обилие зоофагов не различалось между периодами (см. табл. 2, 3). В буферной зоне обилие грызущих фитофагов и зоофагов не различалось между периодами; в импактной зоне различалось обилие всех трофических групп.

При сравнении фоновой и буферной зон общее обилие в первом периоде различалось, тогда как во втором различия отсутствовали (см. табл. 2, 3). Исчезновение различий обусловлено снижением в 1.3 раза в буферной зоне обилия сосущих фитофагов, и в их числе двух наиболее обильных групп – цикадовых (в 1.6 раза) и клопов (в 1.3 раза). Также данная тенденция отмечена для клопов-зоофагов (обилие снижено в 1.7 раза). В целом во втором периоде заметно увеличилось количество трофических и таксономических групп, у которых различия между фоновой и буферной зонами отсутствуют. Исключение составили жуки-фитофаги, обилие которых во втором периоде снизилось в обеих зонах, причем в фоновой зоне значительно сильнее (в 3.7 раза), чем в буферной (в 1.8 раза), что и привело к статистической значимости различий. Сравнение фоновой и буферной зон с импактной выявило значимые различия общего обилия как в первом, так и во втором периодах за счет стабильно высокой численности сосущих фитофагов (и в их числе цикадовых) на наиболее загрязненной территории. Сходная тенденция отмечена для всех трофических и большей части таксономических групп.

Структура сообществ беспозвоночных по соотношению трофических и таксономических групп разных зон загрязнения различалась между

Таблица 2. Обилие беспозвоночных (экз/м²) и фитомасса растений (г/м²) в травостое исследуемых лугов

Трофическая группа/фракция фитомассы	Период исследования и зона загрязнения					
	I			II		
	фоновая	буферная	импактная	фоновая	буферная	импактная
Беспозвоночные						
Общее обилие	<u>227.9 ± 11.2</u> 213–237	<u>297.8 ± 13.6</u> 243–333	<u>403.6 ± 33.3</u> 275–485	<u>223.7 ± 18.0</u> 164–285	<u>221.8 ± 16.2</u> 184–277	<u>472.6 ± 45.9</u> 420–532
Фитофаг сосущий	<u>95.9 ± 7.5</u> 92–103	<u>161.0 ± 10.6</u> 139–172	<u>328.3 ± 31.2</u> 195–400	<u>132.6 ± 15.8</u> 76–204	<u>126.2 ± 14.0</u> 92–185	<u>415.1 ± 46.3</u> 363–503
цикадовые	<u>63.9 ± 6.1</u> 56–72	<u>116.6 ± 8.6</u> 91–140	<u>283.1 ± 30.1</u> 152–351	<u>89.2 ± 12.8</u> 36–142	<u>73.3 ± 10.5</u> 44–108	<u>377.5 ± 45.2</u> 318–467
клопы-фитофаги	<u>11.9 ± 1.8</u> 9–16	<u>20.4 ± 4.0</u> 14–30	<u>25.0 ± 4.3</u> 20–28	<u>13.8 ± 2.0</u> 10–20	<u>14.8 ± 1.7</u> 11–20	<u>20.3 ± 4.7</u> 6–31
короткоусые дву-крылые-фитофаги	<u>13.2 ± 1.4</u> 12–14	<u>16.9 ± 2.1</u> 13–23	<u>12.1 ± 1.3</u> 10–16	<u>25.0 ± 3.5</u> 14–34	<u>33.8 ± 5.4</u> 17–51	<u>13.0 ± 1.3</u> 8–19
Фитофаг грызущий	<u>45.2 ± 3.0</u> 41–52	<u>46.1 ± 2.9</u> 38–54	<u>11.0 ± 1.3</u> 7–14	<u>33.9 ± 2.8</u> 26–46	<u>40.1 ± 3.8</u> 29–59	<u>16.7 ± 4.2</u> 4–39
жуки-фитофаги	<u>5.5 ± 0.5</u> 5–6	<u>8.6 ± 1.2</u> 5–12	–	<u>1.5 ± 0.4</u> 1–2	<u>4.9 ± 1.1</u> 2–10	–
длинноусые дву-крылые-фитофаги	<u>10.2 ± 1.8</u> 7–16	<u>9.2 ± 1.2</u> 6–12	<u>4.4 ± 1.1</u> 1–6	<u>18.1 ± 2.2</u> 12–28	<u>24.9 ± 3.8</u> 12–42	<u>14.7 ± 3.9</u> 3–34
моллюски	<u>16.4 ± 1.9</u> 10–21	<u>13.0 ± 1.5</u> 7–19	–	<u>6.8 ± 1.0</u> 5–10	<u>3.6 ± 0.9</u> 1–7	–
Зоофаг сосущий	<u>25.8 ± 1.4</u> 24–28	<u>32.6 ± 2.3</u> 29–38	<u>16.3 ± 1.5</u> 12–22	<u>24.1 ± 2.4</u> 16–34	<u>20.4 ± 1.3</u> 16–24	<u>7.7 ± 0.6</u> 6–9
клопы-зоофаги	<u>3.9 ± 0.5</u> 3–4	<u>6.8 ± 0.8</u> 6–8	<u>2.7 ± 0.5</u> 0–4	<u>5.6 ± 0.8</u> 3–8	<u>3.9 ± 0.6</u> 1–6	<u>0.4 ± 0.2</u> 0–1
пауки	<u>22.2 ± 1.2</u> 21–24	<u>26.4 ± 2.0</u> 23–32	<u>14.1 ± 1.3</u> 11–20	<u>19.0 ± 2.0</u> 14–26	<u>15.4 ± 1.3</u> 12–18	<u>6.8 ± 0.5</u> 5–8
Зоофаг грызущий	<u>5.8 ± 0.8</u> 5–6	<u>3.4 ± 0.7</u> 3–4	<u>0.1 ± 0.1</u> 0–1	<u>4.4 ± 0.7</u> 4–5	<u>3.0 ± 0.6</u> 1–5	–
жуки-зоофаги	<u>1.3 ± 0.4</u> 1–2	<u>1.2 ± 0.5</u> 1–1	<u>0.1 ± 0.1</u> 0–1	<u>0.3 ± 0.2</u> 0–1	<u>0.6 ± 0.3</u> 0–1	–
сенокосцы	<u>3.9 ± 0.8</u> 4–4	<u>1.2 ± 0.4</u> 1–2	–	<u>3.6 ± 0.7</u> 3–4	<u>1.5 ± 0.6</u> 0–2	–
Гемофаг	<u>36.9 ± 10.9</u> 14–57	<u>31.3 ± 6.6</u> 20–38	<u>20.7 ± 6.8</u> 15–30	<u>11.9 ± 4.0</u> 3–28	<u>10.4 ± 2.6</u> 3–16	<u>6.7 ± 1.5</u> 1–10
Прочие группы	<u>18.8 ± 1.6</u> 12–22	<u>23.7 ± 2.2</u> 15–30	<u>27.0 ± 2.3</u> 21–35	<u>17.5 ± 1.5</u> 14–22	<u>23.1 ± 2.2</u> 17–31	<u>26.7 ± 3.1</u> 17–32
Травянистые растения						
Общая фитомасса	<u>219.4 ± 10.1</u> 200–236	<u>236.4 ± 7.8</u> 216–249	<u>149.9 ± 5.5</u> 128–171	<u>209.9 ± 9.0</u> 194–220	<u>252.3 ± 13.4</u> 240–266	<u>104.9 ± 4.8</u> 86–115
граминоиды	<u>63.6 ± 7.2</u> 44–86	<u>104.3 ± 7.4</u> 84–125	<u>149.0 ± 5.6</u> 126–170	<u>60.1 ± 3.5</u> 52–72	<u>60.6 ± 6.2</u> 41–96	<u>101.2 ± 4.3</u> 84–113
разнотравье	<u>156.6 ± 7.9</u> 137–194	<u>132.7 ± 7.0</u> 112–166	<u>0.9 ± 0.4</u> 0–3	<u>150.5 ± 8.0</u> 143–165	<u>192.0 ± 13.0</u> 171–210	<u>3.6 ± 1.4</u> 0–9

Примечание. Учетная единица – пробная площадь. В числителе приведено среднее ± стандартная ошибка, $n = 27$; в знаменателе – размах среднегодовых значений обилия для рассматриваемого периода, $n = 9$. Прочерк – группа не обнаружена в импактной зоне.

Таблица 3. Результаты множественных сравнений для обобщенных линейных моделей со смешанными эффектами (фиксированные факторы – зона загрязнения и период исследования, случайный фактор – пробная площадь) обилия трофических групп беспозвоночных травостоя и фитомассы фракций луговой травянистой растительности

Группа	Зона загрязнения и период исследования								
	отличия внутри зон			отличия между зонами					
	Ф1–Ф2	Б1–Б2	И1–И2	Ф1–Б1	Ф2–Б2	Б1–И1	Б2–И2	Ф1–И1	Ф2–И2
Общее обилие беспозвоночных	0.995	<0.001	<0.001	<0.001	1.000	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Фитофаг сосущий	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.996	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
цикадовые	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.512	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
клопы-фитофаги	0.921	0.137	0.446	0.002	0.997	0.540	0.189	<0.001	0.060
короткоусые двукрылые-фитофаги	<0.001	<0.001	0.997	0.636	0.176	0.340	<0.001	0.997	<0.001
Фитофаг грызущий	0.012	0.545	0.049	1.000	0.660	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
жуки-фитофаги	0.002	0.070	–	0.369	0.014	–	–	–	–
длинноусые двукрылые-фитофаги	0.002	<0.001	<0.001	0.994	0.251	0.026	0.007	0.005	0.764
моллюски	<0.001	<0.001	–	0.610	0.092	–	–	–	–
Зоофаг сосущий	0.991	<0.001	<0.001	0.183	0.696	<0.001	<0.001	0.002	<0.001
клопы-зоофаги	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.127	<0.001	<0.001	0.415	<0.001
пауки	<0.001	<0.001	<0.001	0.245	0.212	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Зоофаг грызущий	0.855	0.996	–	0.339	0.711	0.018	–	0.003	–
жуки-зоофаги	0.344	0.842	–	1.000	0.975	0.418	–	0.338	–
сенокосцы	0.992	0.964	–	0.061	0.210	–	–	–	–
Гемофаг	<0.001	<0.001	<0.001	0.978	0.997	0.287	0.460	0.058	0.213
Прочие трофические группы	0.993	1.000	1.000	0.374	0.198	0.842	0.780	0.023	0.005
Общая фитомасса	0.840	0.421	<0.001	0.298	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
граминоидов	0.963	0.001	<0.001	<0.001	1.000	0.001	<0.001	<0.001	<0.001
разнотравья	0.929	<0.001	0.020	0.139	0.005	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

Примечание. Приведены уровни значимости (*p*) для выборки из 3 пробных площадей (*n* = 3). Зоны загрязнения: Ф – фоновая, Б – буферная, И – импактная. Прочерк означает отсутствие группы в импактной зоне загрязнения.

периодами исследования. Соотношение трофических групп (рис. 3) в первом периоде (число измерений ординационной диаграммы 2, стресс 0.061) отличалось между всеми зонами загрязнения (*p* = 0.001). Во втором периоде (число измерений 2, стресс 0.098) различия между фоновой и буферной зонами отсутствовали (*p* = 0.804), а при сравнении импактной зоны с прочими сохранялись (*p* = 0.001). Среднее расстояние до центроидов для всех зон увеличилось от первого периода ко второму: фоновая – с 0.120 до 0.192, буферная – с 0.108 до 0.175, импактная – с 0.194 до 0.241.

Соотношение таксономических групп (рис. 4) менялось аналогично: в первом периоде (число измерений 2, стресс 0.120) все зоны различались между собой (*p* = 0.001). Во втором периоде (число измерений 2, стресс 0.160) различия между фоновой и буферной зонами также исчезли

(*p* = 0.192), при сравнении импактной зоны с прочими сохранились (*p* = 0.001). Среднее расстояние до центроидов также увеличилось для всех зон от первого периода ко второму: фоновая – с 0.220 до 0.280, буферная – с 0.188 до 0.273, импактная – с 0.234 до 0.287.

В оба периода значения общего обилия, обилия сосущих фитофагов, а также цикадовых и клопов-фитофагов положительно коррелировали между собой и уровнем загрязнения. Обилие грызущих фитофагов, жуков-фитофагов и моллюсков отрицательно коррелировало с загрязнением; сходную тенденцию во втором периоде проявили сосущие зоофаги (клопы-зоофаги). Грызущие зоофаги (как и сосущие зоофаги в первом периоде) демонстрировали слабую связь с уровнем загрязнения.

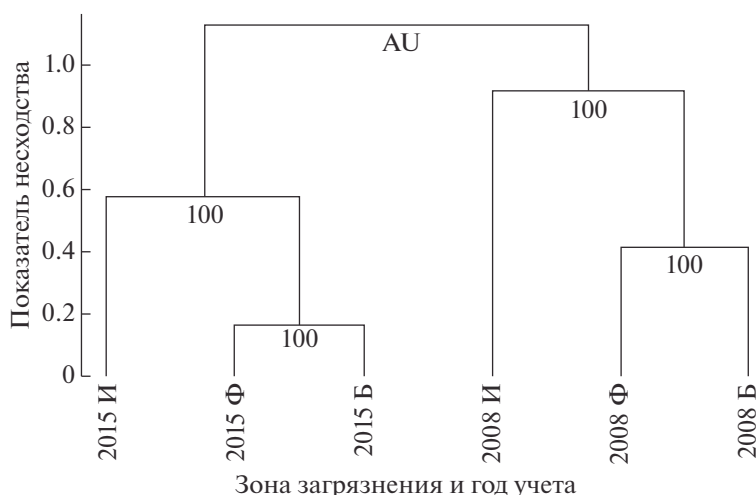


Рис. 2. Несходство (индекс Брея-Кертиса) видовой структуры травостоя в фоновой (Ф), буферной (Б) и импактной (И) зонах загрязнения в разные годы учета. Цифры в основаниях ветвей дендрограммы — относительно несмещенные числа поддержки (AU, %). Кластеры с AU \geq 95% считают статистически значимыми.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Важный результат работы — отсутствие различий общего обилия беспозвоночных между первым и вторым периодами в фоновой зоне (см. табл. 2, 3). Ранее мы уже отмечали [19] выраженные погодные различия между периодами исследования. Расширение на треть интервала лет, по которым рассчитывали индекс сухости SPEI, подтвердило этот факт (см. рис. 1). Несмотря на выраженные погодные флуктуации, население беспозвоночных травостоя в целом оказалось стабильным. При этом во втором периоде в ординационных диаграммах расстояние до центроидов увеличилось, что отражает наличие дестабилизирующего влияния и хорошо согласуется с описанными погодными аномалиями во втором периоде.

Стабильность населения беспозвоночных на фоновой территории позволяет предположить, что на загрязненных участках различия между периодами в первую очередь обусловлены снижением загрязнения, что инициировало восстановительные процессы в травостое, включая увеличение разнообразия растений, снижение вклада граминоидов и смягчение микроклимата, который ранее был сдвинут в сторону большей “аридности” [18, 19].

Сравнивая наши данные с результатами исследования, проведенного в период высоких выбросов СУМЗ_а (1988–1989 гг. [11]), необходимо отметить значительное увеличение фитомассы разнотравья в буферной зоне: по сравнению с 1988–1989 гг. она увеличилась в 1.5 раза в первом периоде и в 2.2 раза во втором, как и общая фитомасса (в 1.1 и 1.4 раза соответственно). Показательно изменение соотношения фракций в общей фитомассе: доля разнотравья возросла с 50% в 1989 г. до 56% в первом

периоде и до 76% во втором. Таким образом, структура фитомассы в буферной зоне во втором периоде вплотную приблизилась к значениям фоновой зоны. Видовая структура травостоя здесь также приобрела большее сходство с фоновой территорией (см. рис. 2). Эти изменения можно расценивать как проявление восстановительных процессов в ярусе травянистой растительности.

В импактной зоне, напротив, по сравнению с 1988–1989 гг. сильно снизилась фитомасса граминоидов, а за счет этого и общая фитомасса — в 2 и 3 раза для первого и второго периодов. Несмотря на четырехкратное увеличение фитомассы разнотравья во втором периоде по сравнению с первым (см. табл. 2), ее абсолютные значения остались ничтожными; в результате соотношение долей фракций в общей фитомассе в импактной зоне не претерпело изменений.

В указанной выше работе [11] был использован несколько иной подход при формировании трофических групп беспозвоночных по сравнению с нашим, что осложняет прямое сравнение данных. Тем не менее для ряда параметров это оказалось возможным. Так, по нашим данным, общее обилие беспозвоночных травостоя в буферной зоне увеличилось в первом периоде в 1.6 раза по сравнению с 1989 г., однако во втором периоде почти вернулось к исходным значениям из-за снижения обилия ряда групп, в первую очередь сосущих фитофагов (цикадовых и клопов). Важно отметить, что во втором периоде значения обилия — общего, сосущих фитофагов и цикадовых — вплотную приблизились к показателям фоновой зоны (см. табл. 2 и 3; рис. 3). Сосущие фитофаги — одна из немногих групп, обилие которых часто увеличивается на загрязненных территориях [31]. Выявленную положительную связь этой группы с за-

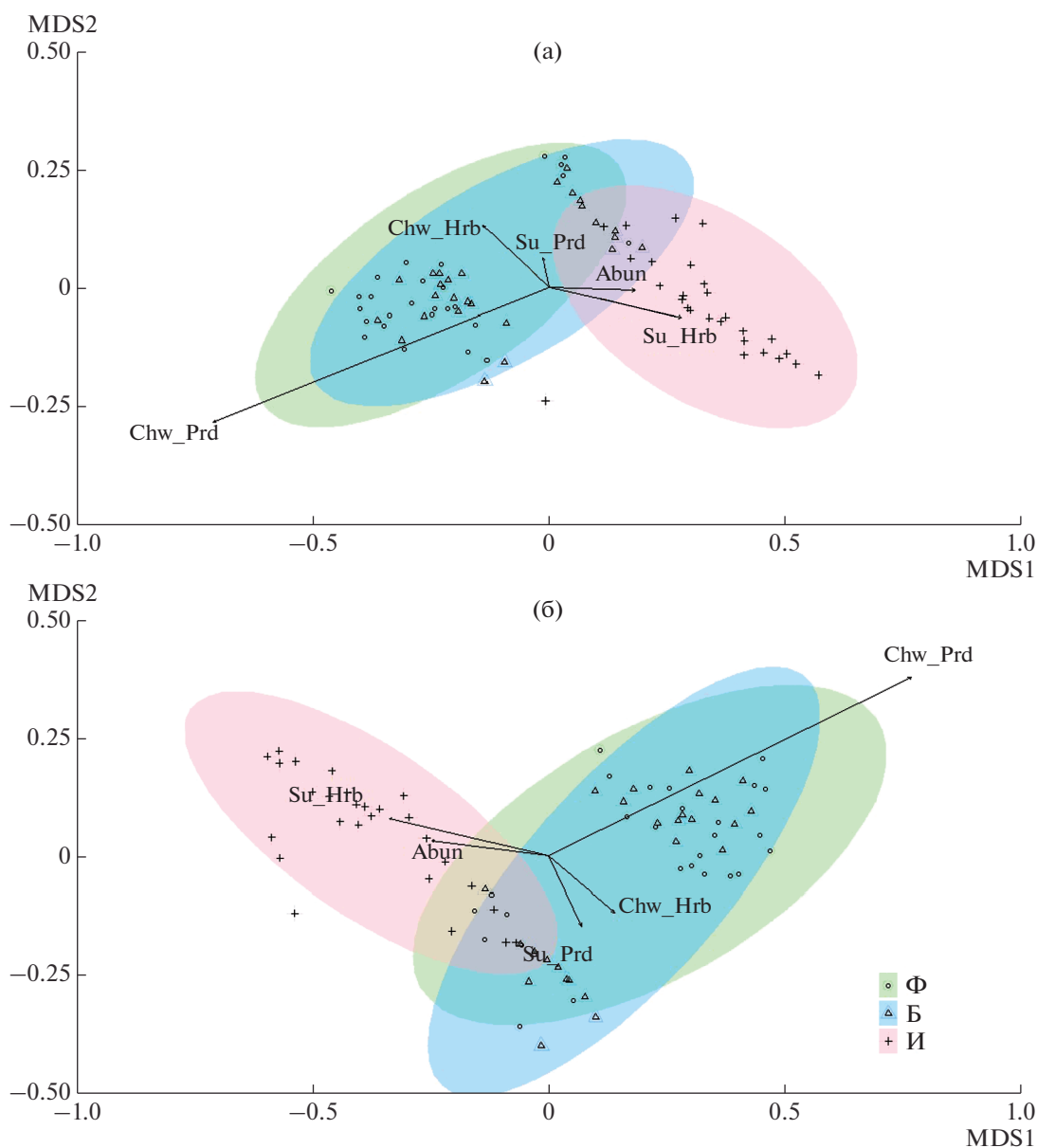


Рис. 3. Ординация методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) обилия основных трофических групп беспозвоночных травостоя в первом (а) и втором (б) периодах исследования. Группы: Abun – общее обилие, Su_Hrb – сосущие фитофаги, Chw_Hrb – грызущие фитофаги, Su_Prd – сосущие зоофаги, Chw_Prd – грызущие зоофаги. Зоны загрязнения: Ф – фоновая, Б – буферная, И – импактная.

грязнением также подтверждают наши результаты (см. рис. 3 и 4). Следовательно, снижение обилия сосущих фитофагов с некоторой осторожностью можно расценивать как признак восстановительной динамики после снижения выбросов. Доли сосущих фитофагов и цикадовых в общем обилии в буферной зоне снижались – с 86 и 80% в 1989 г. до 56 и 39% в первый и 53 и 33% во второй периоды соответственно, что также добавляет аргументов в пользу восстановления сообществ. Отметим, что снижение долей этих

групп было зарегистрировано еще в первом периоде, т.е. до почти полного прекращения выбросов в 2010 г.

В импактной зоне общее обилие беспозвоночных последовательно возрастало: в 1.4 раза по сравнению с 1989 г. в первом периоде и 1.7 раза во втором. Это обусловлено увеличением доли цикадовых – с 60% в 1989 г. до 70% в первый и до 80% во второй периоды. Доля сосущих фитофагов составляла 88, 81 и 88% соответственно. Стабильно высокая численность сосущих фитофагов (в

частности, цикадовых) на наиболее загрязненной территории в оба периода также косвенно свидетельствует о наличии восстановительных процессов в буферной зоне.

Таким образом, анализ населения лугового травостоя на уровне общего обилия, обилия и соотношения трофических и таксономических групп позволяет говорить о достаточно выраженном восстановлении на умеренно загрязненной территории, тогда как на сильно загрязненных участках восстановительная динамика не выявлена. Этот вывод хорошо согласуется с “инерционной гипотезой” [10, 14, 32], согласно которой угнетенное состояние экосистем вблизи предприятия значительное время сохраняется даже после полного прекращения выбросов, а процессы естественного восстановления начинаются с задержкой и поначалу слабо выражены.

Помимо СУМЗа, восстановление луговых сообществ было исследовано только возле завода фосфатных удобрений в Германии. Было показано быстрое (в пределах 10 лет после прекращения выбросов) и выраженное увеличение разнообразия луговых растений [3–5], а также видового богатства герпетобионтов [6] и беспозвоночных травостоя [3]. Однако в данном случае выбросы завода защелачивали среду, что радикально отличается от воздействия СУМЗа, загрязняющего экосистемы тяжелыми металлами в сочетании с подкислением среды. Для подобной структуры выбросов описано либо полное отсутствие признаков восстановления, либо только его начальные стадии.

Примеры полного отсутствия восстановительной динамики сообществ беспозвоночных известны для почвенной макрофауны через 15 лет [7] и сообществ герпетобионтов через 30 лет [8, 9] после снижения выбросов. В случаях наличия признаков восстановления процесс растянут на десятилетия, что также хорошо согласуется с “инерционной гипотезой”. В результате 10-летнего мониторинга, проведенного на этапе снижения выбросов СУМЗа, выявлены признаки восстановления трофической активности филофагов березы, что связали со снижением концентраций тяжелых металлов в листьях [33]. Отдельные признаки восстановления (появление новых видов) отмечены для населения моллюсков лугового травостоя на умеренно загрязненной территории в районе СУМЗа [19]. Для почвенной макрофауны на сильно загрязненных участках в этом же районе характерно увеличение общего обилия и продвижение ближе к заводу дождевых червей, энхитреид и моллюсков на последнем этапе 25-летнего мониторинга [34]. Реколонизацию территории этими группами связывают в том числе с расселением из “микросайтов выживания” — крупных валежных стволов на поздних стадиях разложения [35]. Про-

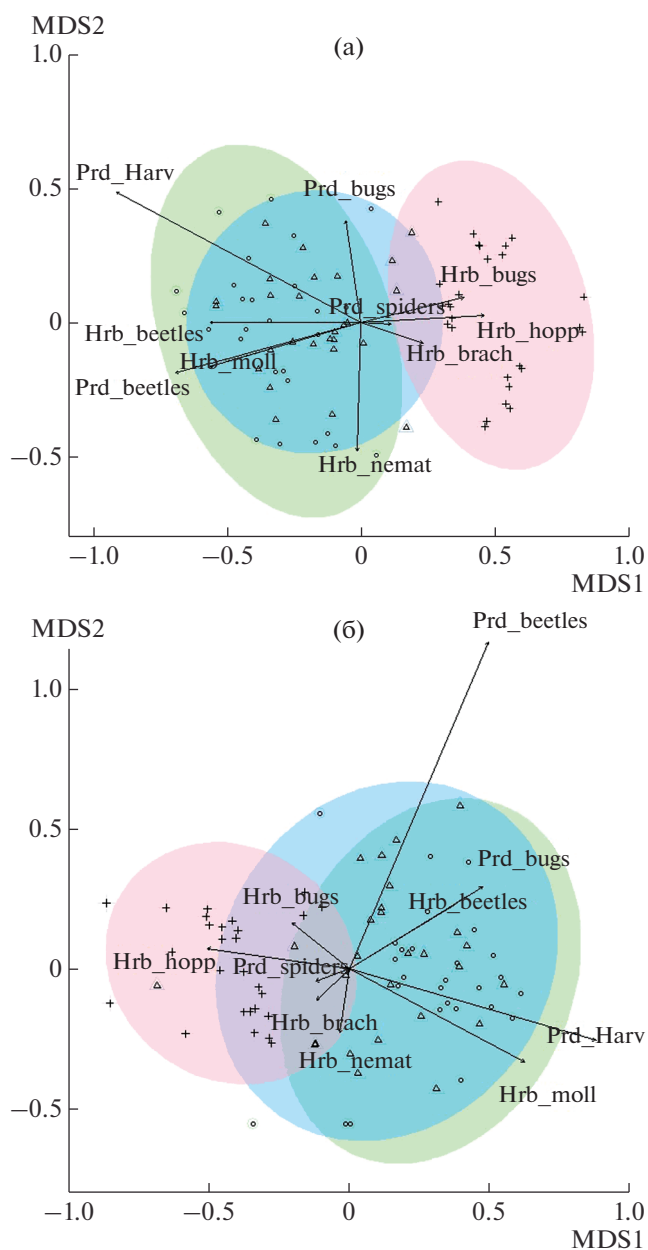


Рис. 4. Ординация методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) обилия крупных таксономических групп беспозвоночных травостоя в первом (а) и втором (б) периодах исследования. Группы: Hrb_beetles — жуки-фитофаги, Hrb_bugs — клопы-фитофаги, Hrb_brach — короткоусые двукрылые-фитофаги, Hrb_hopp — цикадовые, Hrb_moll — моллюски, Hrb_nemat — длинноусые двукрылые-фитофаги, Prd_beetles — жуки-зоофаги, Prd_bugs — клопы-зоофаги, Prd_Harv — сенокосцы, Prd_spiders — пауки. Зоны загрязнения см. на рис. 3.

движением дождевых червей также обусловлен сдвиг границы распространения европейского крота к заводу через 15–18 лет после снижения выбросов [36].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Произведена оценка параметров лугового травостоя и сообществ населяющих его беспозвоночных в периоды относительно высоких (2006–2008 гг.) и почти прекратившихся (2015–2017 гг.) выбросов крупного медеплавильного завода. Во втором периоде отмечены сильные погодные флуктуации, потенциально способные негативно повлиять на изучаемые сообщества и нивелировать начавшиеся восстановительные процессы. Несмотря на это, на умеренно загрязненной территории зарегистрированы признаки восстановления как в травостое (увеличение фитомассы разнотравья, смещение соотношения фракций фитомассы, изменение видовой структуры), так и в сообществах беспозвоночных (снижение обилия сосущих фитофагов, в том числе цикадовых, увеличение сходства трофической и таксономической структур сообществ с фоновой зоной). Учитывая, что на фоновой территории обилие и структура сообществ беспозвоночных почти не различались между периодами, описанные изменения можно интерпретировать как восстановление. На сильно загрязненной территории признаков восстановления не выявлено. Описанная ситуация соответствует “инерционной гипотезе” и исходному предположению об относительно быстром восстановлении луговых сообществ в условиях умеренного загрязнения.

Подобные результаты получены для сообществ беспозвоночных травостоя впервые. Представляет интерес дальнейшее исследование видовой структуры сообществ беспозвоночных травостоя в условиях снижения выбросов, что позволит, в частности, более надежно отделить тренд восстановления от погодных флуктуаций. Кроме того, в условиях повсеместного снижения выбросов предприятий перспективным становится расширение географии работ и анализ особенностей восстановления сообществ в разных природных зонах.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Автор признателен Е.Л. Воробейчику (ИЭРиЖ УрО РАН) за ценные советы при обсуждении рукописи.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов. В процессе работы соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. журн. 1975. Т. 54. Вып. 6. С. 884–894.
2. Pacyna J.M., Pacyna E.G., Aas W. Changes of emissions and atmospheric deposition of mercury, lead, and cadmium // Atmospheric Environment. 2009. V. 43. № 1. P. 117–127. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.09.066>
3. Perner J., Voigt W., Bährmann R. et al. Responses of arthropods to plant diversity // Ecography. 2003. V. 26. № 6. P. 788–800. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2003.03549.x>
4. Wagner M., Heinrich W., Jetschke G. Seed bank assembly in an unmanaged ruderal grassland recovering from long-term exposure to industrial emissions // Acta Oecologica. 2006. V. 30. № 3. P. 342–352. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.06.002>
5. Blanke V., Schulze B., Gerighausen U. et al. The power of regeneration // Restoration Ecology. 2007. V. 15. № 2. P. 307–311.
6. Braun S.D., Jones T.H., Perner J. Shifting average body size during regeneration after pollution – a case study using ground beetle assemblages // Ecological Entomology. 2004. V. 29. № 5. P. 543–554. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00643.x>
7. Танасевич А.В., Рыбалов Л.Б., Камаев И.О. Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // Лесоведение. 2009. № 6. С. 63–76.
8. Babin-Fenske J., Anand M. Terrestrial insect communities and the restoration of an industrially perturbed landscape // Restoration Ecology. 2010. V. 18. № SUPPL. 1. P. 73–84. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00665.x>
9. Babin-Fenske J., Anand M. Patterns of insect communities along a stress gradient following decommissioning of a Cu-Ni smelter // Environmental Pollution. 2011. V. 159. № 10. P. 3036–3043. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.04.011>
10. Тарко А.М., Быкадоров А.В., Крючков В.В. Моделирование действия атмосферных загрязнений на лесные экосистемы в регионе // Доклады РАН. 1995. Т. 341. № 4. С. 571–573.
11. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
12. Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41. [Voro-beichik E.L. Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. № 1. P. 1–39. DOI: 10.1134/s1067413622010118] <https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
13. 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>
14. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В. и др. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458. [Voro-beichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V. et al. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russ. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507. DOI: 10.1134/S1067413614060150] <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>

15. Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов // Доклады РАН. 2014. Т. 458. № 6. С. 721–725. <https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
16. Трубина М.Р., Дьяченко А.П. Современное состояние мохового покрова лесов после сокращения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода // Поволжский экологич. журн. 2020. № 4. С. 477–491. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-477-491>
17. Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // Экология. 2009. № 4. С. 303–313. [Nesterkov A.V., Vorobeichik E.L. Changes in the structure of chortobiont invertebrate community exposed to emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2009. V. 40. № 4. P. 286–296. DOI: 10.1134/S1067413609040109]
18. Золотарев М.П., Нестерков А.В. Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов // Экология. 2015. № 1. С. 48–56. [Zolotarev M.P., Nesterkov A.V. Arachnids (Aranei, Opiliones) in meadows: Response to pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // Russ. J. Ecol. 2015. V. 46. № 1. P. 81–88. DOI: 10.1134/S1067413614060162] <https://doi.org/10.7868/S036705971406016X>
19. Нестерков А.В., Гребенников М.Е. Сообщества моллюсков лугового травостоя в условиях снижения выбросов медеплавильного производства // Экология. 2020. № 6. С. 471–480. [Nesterkov A.V., Grebennikov M.E. Grassland land snail communities after reduction of emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2020. V. 51. № 6. P. 578–588. DOI: 10.1134/S1067413620060065] <https://doi.org/10.31857/S0367059720060062>
20. Нестерков А.В. Опыт использования биоценометра с вакуумным пробосборником для учета беспозвоночных травостоя // Евразийский энтомолог. журн. 2014. Т.13. № 3. С. 244–245.
21. Tremblay A., Canada S., Ransijn J. et al. LMERConvenienceFunctions: Model selection and post-hoc analysis for (G)LMER models. R package version 3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=LMERConvenienceFunctions>
22. Hothorn T., Bretz F., Westfall P. Simultaneous inference in general parametric models // Biometrical Journal. 2008. V. 50. № 3. P. 346–363.
23. Begueria S., Vicente-Serrano S.M. SPEI: Calculation of the standardised precipitation-evapotranspiration index. R package version 1.7. <https://CRAN.R-project.org/package=SPEI>
24. Расписание погоды. Информация о погодных условиях метеостанции г. Ревда (синоптический индекс станции – 28430). <https://www.rp5.ru>.
25. Wickham H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. New York: Springer-Verlag, 2016. 260 p.
26. Suzuki R., Terada Y., Shimodaira H. pvclust: Hierarchical clustering with P-values via multiscale bootstrap resampling. R package version 2.2-0. <https://CRAN.R-project.org/package=pvclust>
27. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M. et al. vegan: Community ecology package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
28. Beck M.W. ggord: Ordination plots with ggplot2. R package version 1.1.6. <https://zenodo.org/badge/latestdoi/35334615>
29. Martinez Arbizu P. pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.4. <https://github.com/pmartinezarbizu/pairwiseAdonis>
30. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org/>.
31. Zvereva E., Kozlov M. Responses of terrestrial arthropods to air pollution // Environmental Science and Pollution Research. 2010. V. 17. № 2. P. 297–311. <https://doi.org/10.1007/s11356-009-0138-0>
32. Зверев В.Е. Смертность и возобновление березы извилистой в зоне воздействия медно-никелевого комбината в период значительного сокращения выбросов // Экология. 2009. № 4. С. 271–277. [Zverev V. Mortality and recruitment of mountain birch (*Betula pubescens ssp. czerepanovii*) in the impact zone of a copper-nickel smelter in the period of significant reduction of emissions: The results of 15-year monitoring // Russ. J. Ecol. 2009. V. 40. № 4. P. 254–260. DOI: 10.1134/S1067413609040055]
33. Бельская Е.А. Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // Экология. 2018. № 1. С. 74–80. [Belskaya E. Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural Copper Smelter // Russ. J. Ecol. 2018. V. 49. № 1. P. 87–92. DOI: 10.1134/S1067413617060029] <https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
34. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2019. № 2. С. 133–148. [Vorobeichik E.L., Ermakov A.I., Grebennikov M.E. Initial stages of recovery of soil macrofauna communities after reduction of emissions from a copper smelter // Russ. J. Ecol. 2019. V. 50. № 2. P. 146–160. DOI: 10.1134/S1067413619020115] <https://doi.org/10.1134/S0367059719020112>
35. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Нестеркова Д.В. и др. Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Изв. РАН. Серия биологическая. 2020. № 1. С. 85–95. <https://doi.org/10.31857/S0002332920010178>
36. Воробейчик Е.Л., Нестеркова Д.В. Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода // Экология. 2015. № 4. С. 308–312. [Vorobeichik E.L., Nesterkova D.V. Technogenic boundary of the mole distribution in the region of copper smelter impacts: Shift after reduction of emissions // Russ. J. Ecol. 2015. V. 46. № 4. P. 377–380. DOI: 10.1134/S1067413615040165] <https://doi.org/10.7868/S0367059715040162>