

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2022

У микоризных чужеродных растений Белорусского Полесья понижена интенсивность формирования арбускул <i>Д. В. Веселкин, А. А. Бетехтина, А. П. Гусев</i>	161
Репродуктивный успех краевых популяций <i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó (Orchidaceae) <i>И. А. Кириллова, Д. В. Кириллов</i>	171
Динамика альфа-разнообразия в ходе восстановительной сукцессии травяных сообществ залежей и отвалов <i>Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, В. С. Безель</i>	178
Рекреация и радиальный прирост сосняков памятника природы "озеро Тургояк", Южный Урал <i>В. В. Кукарских, Н. М. Дэви, М. О. Бубнов, Л. И. Агафонов</i>	189
Временные масштабы динамики сообществ грызунов и их соотношение с уровнями пространственных различий фаун <i>Н. Г. Смирнов, Ю. Э. Кропачева</i>	202
Современное состояние планктонных и бентосных сообществ устьевой области реки Северная Двина <i>А. П. Новоселов, Е. Н. Имант, С. Н. Артемьев, Н. Ю. Матвеев, А. Д. Матвеева</i>	211
Особенности диеты гребенчатого тритона <i>Triturus cristatus</i> (Laurenti, 1768) на восточной границе ареала <i>Д. Л. Берзин, А. В. Буракова</i>	221

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Адаптивные морфофункциональные преобразования обыкновенной слепушонки (<i>Ellobius talpinus</i> Pall.) при переселении на северную границу ареала <i>А. Г. Васильев, В. Н. Большаков, И. А. Васильева, Н. В. Синева</i>	228
Весенний зоопланктон пойменных озер: разнообразие, структура и особенности формирования в связи с изменчивостью гидрологического режима <i>В. Н. Подшивалина</i>	234

УДК 581.524.2:581.557.24

У МИКОРИЗНЫХ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ БЕЛОРУССКОГО ПОЛЕСЬЯ ПОНИЖЕНА ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ АРБУСКУЛ

© 2022 г. Д. В. Веселкин^а, *, А. А. Бетехтина^б, А. П. Гусев^с

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

^бУральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Россия 620083 Екатеринбург, просп. Ленина, 51

^сГомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Республика Беларусь 246019 Гомель, ул. Советская, 104

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

Поступила в редакцию 26.01.2022 г.

После доработки 29.01.2022 г.

Принята к публикации 29.01.2022 г.

Проверяли гипотезу о разной способности чужеродных и аборигенных растений к образованию арбускулярной микоризы. Исследования выполнены в Белорусском Полесье (Восточная Европа) в зоне широколиственных лесов с умеренно континентальным климатом. Микроскопически определили интенсивность формирования разных структур арбускулярной микоризы (арбускулы, везикулы, гифы), а также корневых волосков у 19 чужеродных и 25 аборигенных видов растений, собранных в 6 разных местообитаниях. В каждом местообитании собирали и чужеродные, и аборигенные растения. У микоризных чужеродных растений арбускулы формировались реже ($28 \pm 6\%$), чем у аборигенных ($48 \pm 5\%$). Корневые волоски у чужеродных видов закладывались чаще ($43 \pm 6\%$), чем у аборигенных ($32 \pm 4\%$). И у аборигенных, и у чужеродных растений микориза активнее формировалась в нарушенных местообитаниях, но взаимодействие факторов “степень натурализации” и “степень нарушенности местообитаний” не установлено. Таким образом, у чужеродных растений Белорусского Полесья арбускулярная микориза функционирует менее эффективно, чем у аборигенных.

Ключевые слова: арбускулярная микориза, корневые волоски, темные септированные эндифиты, чужеродные растения, биологические инвазии, нарушенные местообитания

DOI: 10.31857/S036705972203012X

К свойствам, обеспечивающим способность растений длительно удерживаться в занятых местообитаниях, наряду с обычно изучаемыми морфофизиологическими параметрами вегетативных органов [1] относятся микоризные взаимодействия. Тип и теснота микоризных связей коррелируют с такими функциональными свойствами, как скорость захвата ресурсов, способность снизить их концентрацию в почве до недоступных конкурентам уровней, быстрый рост, устойчивость к стрессам и нарушениям [1–5]. Самые распространенные и мало специализированные микоризы — арбускулярные (АМ) [6, 7]. Они очень важны для определения структуры и динамики сообществ [3, 6].

Степень специализации к взаимодействию с симбионтами может иметь большое значение для расселения и проникновения чужеродных растений в новые местообитания [8, 9]. Теснота взаи-

модействия чужеродных растений с микоризными грибами связана с площадью ареала растений: факультативно-микоризные виды, как правило, населяют больший ареал, чем немикоризные и облигатно-микоризные пришлые растения [10]. Обычно обсуждаются два возможных паттерна тесноты микоризных связей у чужеродных растений: или меньшая, чем у местных растений, или равная с ними способность к формированию микоризы [11]. Нередко делается вывод о меньшей зависимости чужеродных растений от микоризы [12–15], но чаще констатируется, что чужеродные растения примерно в равной степени зависимы от микоризных грибов, как и местные [10, 11, 13, 14, 16, 17]. Анализ микоризности чужеродных видов из глобальной базы Global Naturalized Alien Flora (GloNAF), объединяющей сведения о 840 материковых и островных регионах, выявил бо-

лее высокую вероятность натурализации у микоризных растений, чем у немикоризных [9].

Гипотеза “деградировавшего или нарушенного мутуализма” [18–20] предполагает возможность каскадного изменения сообществ вследствие особенностей взаимодействия чужеродных растений с местными микоризными грибами. Если чужеродные растения менее зависят от микоризных грибов, чем местные, это изменяет местные грибные сообщества и облегчает проникновение неместных немикоризных растений, препятствуя восстановлению местных сообществ. Поэтому важно точно и предметно, на основании специальных эмпирических проверок, представлять, как чужеродные растения взаимодействуют с местными микоризными грибами в разных регионах и экосистемах. Это тем более необходимо, что существует выраженная географическая изменчивость распространения и значимости разных типов микоризы [6]: закономерности, справедливые для одних регионов и условий, могут не воспроизводиться в другом окружении. Поэтому необходимы накопление и систематизация сведений о микоризных взаимодействиях чужеродных растений в сравнении с аборигенными.

Цель настоящей работы — проверка гипотезы о разной способности чужеродных и аборигенных растений Белорусского Полесья к образованию арбускулярной микоризы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район. Сбор растений или образцов их корневых систем выполнен вблизи г. Гомель (Восточная Европа, Республика Беларусь, 52°22'59"–52°29'28" с.ш., 30°55'11"–30°59'43" в.д.). Климат умеренно континентальный, средняя температура самого холодного месяца (январь) –4.4°C, самого теплого месяца (июль) +20.5°C. Среднегодовая температура +8.3°C. Годовая сумма температур выше +10°C равна 2650°C. Период со среднесуточными температурами выше 0°C длится 263 дня. Количество осадков 635 мм/год (годовой максимум осадков приходится на июнь–июль). Коэффициент увлажнения 1.1. По климатическим показателям территория относится к суббореальному гумидным ландшафтам. Зональная растительность представлена сосновыми, широколиственными, широколиственно-сосновыми, коренными мелколиственными лесами, а также пойменными лугами и болотами. Местообитания и растительные сообщества района длительно и интенсивно преобразовываются под влиянием хозяйственной деятельности человека. Большинство естественных местообитаний антропогенно трансформированы, а растительные сообщества

представляют собой разные этапы естественного восстановления.

В районе исследований инвазионные процессы идут активно [21, 22]. Доли чужеродных видов составляют до 15–40% общих флористических списков в разных типах нелесных ландшафтов и до 2–30% — в лесных. Активнее всего в естественные сообщества внедряются *Erigeron canadensis*, *Oenothera biennis* и *Acer negundo*. Также активны *Amaranthus retroflexus*, *Robinia pseudoacacia*, *Galinsoga parviflora*, *Oxalis stricta*, *Erigeron annuus*, *Echinocystis lobata*, *Solidago canadensis*.

Местообитания. Сбор чужеродных и аборигенных растений выполнен в начале августа 2014 г. в 6 местообитаниях: в 2 мало нарушенных местообитаниях представлены зональные лесные сообщества, в 4 — травяные сообщества, разное время восстанавливающиеся после нарушений:

1. Лес 1; древесный ярус — *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris* (возраст 30–40 лет); напочвенный покров — *Calamagrostis epigejos*, *Melampyrum sylvaticum*, *Solidago virgaurea*, *Pteridium aquilinum*; почвы дерново-слабоподзолистые супесчаные.

2. Лес 2; древесный ярус — *P. sylvestris* (возраст 50–60 лет); напочвенный покров — *Pleurozium schreberi*, *Festuca ovina*, *M. sylvaticum*, *C. epigejos*, *Helichrysum arenarium*, *S. virgaurea*; почвы дерново-слабоподзолистые песчаные.

3. Просека, зарастающая 10–15 лет; подрост *B. pendula*, *P. sylvestris*; напочвенный покров — *C. epigejos*, *Artemisia alba*, *Berteroa incana*, *Echium vulgare*, *O. biennis*, *F. ovina*, *E. canadensis*, *Poa pratensis*, *Achillea millefolium*; почвы песчаные нарушенные.

4. Залесье после пашни, зарастающая около 15 лет; подрост *A. negundo*, *B. pendula*; напочвенный покров — *Tanacetum vulgare*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium arvense*, *A. millefolium*, *Dactylis glomerata*, *C. epigejos*, *Elymus repens*, *Bromus inermis*; почвы дерново-палевоподзолистые суглинистые.

5. Склон карьера по добыче песка, зарастающий 12 лет; подрост древесных — *P. sylvestris*, *Salix* sp.; напочвенный покров — *C. epigejos*, *O. biennis*, *E. canadensis*, *H. arenarium*, *Corynephorus canescens*, *Solidago canadensis*; грунт песчаный, уплотненный.

6. Песчаный отвал, зарастающий около 5 лет; напочвенный покров — *C. canescens*, *Bromus tectorum*, *Equisetum arvense*, *E. canadensis*, *H. arenarium*; грунт песчаный, рыхлый.

По признакам силы и давности нарушений и доминирующим жизненным формам растений местообитания естественно объединяются в две группы: 1) со следами сильных нарушений и доминированием травянистых растений — местообитания № 5 и 6; 2) мало нарушенные или про-

должительно восстанавливающиеся сообщества с наличием или доминированием древесных растений — местообитания № 1–4.

Сбор образцов, определение формирования микоризы, корневых волосков и темных септированных эндофитов. Собирали образцы максимально-го числа видов, указываемых для района как чужеродные [22]. Дополнительно использовали сведения о составе чужеродных растений географически близкой Брянской области Российской Федерации [23]. Названия видов приведены по [24]. Образцы каждого вида растений отбирали только в каком-либо одном местообитании, но в каждом местообитании собирали и чужеродные, и аборигенные растения. У каждого вида случайно отбирали и гербаризировали по 5 особей или по 5 образцов корневых систем при невозможности препарировать корневую систему полностью. В каждом образце (у каждой особи) на 15 фрагментах тонких корней последнего и предпоследнего порядков длиной по 1 см определяли микоризную колонизацию. Фрагменты отбирали из корневой системы случайно. Корни подвергали мацерации на водяной бане в КОН 30–60 мин и окрашивали анилиновым синим [25]. На давленных препаратах при увеличении $\times 200$ регистрировали гифы, арбускулы и везикулы грибов АМ. Их присутствие определяли в 5 полях зрения микроскопа на каждом сантиметровом фрагменте корня.

Таким образом, всего было 75 полей зрения для особи и 375 для каждого вида. Характеристики развития АМ — интенсивность формирования или доля полей зрения с соответствующими структурами от общего числа полей зрения: а) арбускул (Ag%); б) везикул (Ve%); в) всех структур АМ (AM%). В целом результаты учета АМ по методике [25] близки с результатами широко используемого метода учета развития АМ [26], что специально показано в работе [27]. В тех же полях зрения, в которых определяли интенсивность микоризы, измеряли интенсивность формирования корневых волосков (RH%) и мицелия темных септированных эндофитов (DSE%).

Анализ данных. Степень натурализации растений определяли по [22, 23]: 19 чужеродных и 25 аборигенных видов. Дополнительно как возможные причины изменчивости развития АМ анализировали свойства видов и местообитаний: таксономический статус, длительность онтогенеза, степень нарушенности местообитаний. Таксономический статус характеризовали принадлежностью к семейству. Из 44 проанализированных видов 21 был из сем. Asteraceae, 4 — из сем. Poaceae, 3 — из сем. Apiaceae, 12 видов — из семейств, в которых проанализировано по 1–2 вида. Дли-

тельность онтогенеза характеризовали двумя градациями: а) 14 малолетних (однолетних, одно-двулетних или двулетних); б) 30 многолетних растений. Степень нарушенности местообитаний характеризовали двумя градациями: а) 32 вида из местообитаний со слабыми и умеренными нарушениями; б) 12 видов из сильно нарушенных местообитаний.

Чтобы оценить, какие факторы сильнее влияли на формирование разных структур в корнях, использовали скорректированный информационный критерий Акаике ($AICc$) [28] с суммированием $AICc$ -весов моделей (W) в отношении отдельных переменных (ΣW). Значения ΣW интерпретировали как вероятность того, что переменная обладает наибольшей объясняющей ценностью из исследованного набора. Различия признаков между группами видов оценивали с помощью ANOVA с последующим расчетом теста Тьюки для сравнения средних. Использование ANOVA было обосновано, поскольку условия его применимости в большинстве случаев выполнялись. Учетная единица в статистическом анализе — среднее значение признака у одного вида растения. При расчете $AICc$ и в ANOVA использованы значения признаков после арксинус-преобразования, но на рисунках и в тексте использованы нетрансформированные значения. Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007). При усреднении значений через символ $\pm$ приведена стандартная ошибка (SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На наличие АМ исследовали особи 55 видов растений, однако далее анализируются оценки, относящиеся только к 44 видам, у которых зарегистрированы арбускулы (табл. 1). Немикоризными, т.е. не имеющими арбускул и по нашим оценкам, и не указываемые как микоризные в литературе [7, 27], были: *Amaranthus retroflexus*, *Carex spicata*, *C. hirta*, *C. nigra*, *Chenopodium album*, *Corispermum marschallii*, *Equisetum arvense*, *Parthenocissus quinquefolia*. Три чужеродных вида (*Lupinus polyphyllus*, *Portulaca oleracea* и *Robinia pseudoacacia*) по нашим данным имели гифы и везикулы, но не имели арбускул. Несмотря на то, что эти виды указаны в сводках как микоризные [7, 27], в работе они рассматриваются как немикоризные.

Факторы, влияющие на интенсивность формирования корневых структур. На основе анализа значений $AICc$ -весов можно заключить, что для оптимального по соотношению качество/сложность объяснения изменчивости развития АМ достаточно учитывать два фактора: степень натурализации вида растения и степень нарушенности

Таблица 1. Длительность онтогенеза, нарушенность местообитаний и интенсивность формирования разных корневых структур у 44 видов растений Белорусского Полесья с ненулевой интенсивностью формирования арбускул

№ п.п.	Вид	Длительность онтогенеза	Нарушенность местообитаний	Ar%	Ve%	AM%	RH%	DSE%
Аборигенные растения								
1	<i>Agrimonia eupatoria</i>	Мног.	Не сильная	52	35	67	23	20
2	<i>Apera spica-venti</i>	»	»	60	32	85	40	0
3	<i>Artemisia absinthium</i>	»	»	54	24	65	31	0
4	<i>Artemisia campestris</i>	»	»	12	36	47	28	0
5	<i>Artemisia vulgaris</i>	»	»	13	20	25	50	18
6	<i>Ballota nigra</i>	»	»	58	13	71	70	18
7	<i>Carduus crispus</i>	»	»	66	26	77	58	18
8	<i>Centaurea jacea</i>	»	Сильная	78	38	87	18	6
9	<i>Cichorium intybus</i>	»	Не сильная	52	50	87	15	9
10	<i>Cirsium arvense</i>	»	»	53	48	81	55	5
11	<i>Convolvulus arvensis</i>	»	»	71	63	79	4	16
12	<i>Daucus carota</i>	»	»	52	24	76	29	6
13	<i>Epilobium angustifolium</i>	»	»	9	27	58	51	2
14	<i>Lolium pratense</i>	»	»	88	74	100	41	0
15	<i>Helichrysum arenarium</i>	»	»	40	28	79	23	0
16	<i>Jasione montana</i>	»	»	10	1	42	1	0
17	<i>Koeleria glauca</i>	»	»	20	24	57	44	0
18	<i>Pastinaca sativa</i>	»	»	13	0	13	0	2
19	<i>Plantago indica</i>	Мал.	Сильная	76	69	95	0	0
20	<i>Plantago lanceolata</i>	Мног.	Не сильная	38	10	51	22	0
21	<i>Solidago virgaurea</i>	»	»	96	65	99	3	0
22	<i>Tanacetum vulgare</i>	»	»	76	46	90	53	0
23	<i>Taraxacum</i> sect. <i>Taraxacum</i>	»	»	77	32	93	35	0
24	<i>Trifolium arvense</i>	Мал.	»	16	7	36	45	0
25	<i>Vicia cracca</i>	Мног.	»	22	31	52	60	15
Чужеродные растения								
26	<i>Acer negundo</i>	Мног.	Сильная	15	7	30	57	1
27	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Мал.	»	20	50	64	20	11
28	<i>Bidens frondosa</i>	»	Не сильная	15	2	19	24	0
29	<i>Cyclachaena xanthiifolia</i>	»	»	12	8	30	83	0
30	<i>Echinocystis lobata</i>	»	Сильная	32	43	56	30	0
31	<i>Erigeron annuus</i>	Мног.	Не сильная	79	54	94	15	1
32	<i>Erigeron canadensis</i>	Мал.	Сильная	23	50	62	59	0
33	<i>Galinsoga parviflora</i>	»	»	26	10	55	44	0
34	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	Мног.	Не сильная	7	8	58	1	0
35	<i>Hippophae rhamnoides</i>	»	Сильная	5	11	16	78	0
36	<i>Impatiens glandulifera</i>	Мал.	Не сильная	12	3	20	37	0
37	<i>Impatiens parviflora</i>	»	»	1	1	3	97	4
38	<i>Lactuca serriola</i>	Мног.	Сильная	76	44	92	59	28
39	<i>Matricaria discoidea</i>	Мал.	»	42	31	71	10	0
40	<i>Oenothera biennis</i>	»	Не сильная	4	20	43	15	9
41	<i>Oxalis stricta</i>	Мног.	»	0.4	1	10	75	0
42	<i>Setaria pumila</i>	Мал.	Сильная	60	67	92	15	0
43	<i>Solidago canadensis</i>	Мног.	Не сильная	34	29	77	43	0
44	<i>Xanthium orientale</i>	Мал.	Сильная	73	92	96	49	0

Примечание: Мног. — многолетние растения; Мал. — однолетние, одно-двулетние и двулетние растения; Не сильная — мало и средне нарушенные местообитания; Сильная — сильно нарушенные местообитания.

Таблица 2. Качество объяснения (ΣW – суммы $AICc$ -весов) изменчивости интенсивности формирования корневых структур разными предикторами

Признак	Предикторы			
	степень натурализации	семейство	длительность онтогенеза	степень нарушения местобитаний
Ag%	0.911	0.004	0.122	0.502
Ve%	0.428	0.007	0.102	0.875
AM%	0.761	0.017	0.196	0.452
RH%	0.647	0.001	0.226	0.222
DSE%	0.341	0.000	0.572	0.180

Таблица 3. Результаты двух ANOVA интенсивности формирования корневых структур (F – критерий Фишера, P – уровень значимости)

Признак	Факторы и число степеней свободы					
	степень натурализации [1] ($dF = 1$)		степень нарушения местобитаний [2] ($dF = 1$)		[1] $\times$ [2] ($dF = 1$)	
	F	P	F	P	F	P
Двухфакторный ANOVA с факторами “степень натурализации” и “степень нарушения местобитаний”						
Ag%	9.28	0.0041	5.34	0.0261	0.10	0.7501
Ve%	2.88	0.0976	7.11	0.0110	0.17	0.6819
AM%	5.81	0.0206	4.43	0.0417	0.01	0.9965
RH%	5.23	0.0275	2.14	0.1513	1.89	0.1764
DSE%	0.57	0.4528	0.01	0.9912	0.20	0.6597
Трехфакторный ANOVA с факторами “степень натурализации”, “степень нарушения местобитаний” и “длительность онтогенеза”						
Ag%	4.60	0.0388	5.61	0.0234	0.81	0.3748
Ve%	1.42	0.2406	7.18	0.0111	0.26	0.6165
AM%	3.01	0.0912	4.91	0.0332	0.67	0.4168
RH%	3.97	0.0539	1.59	0.2151	3.09	0.0871
DSE%	0.01	0.9520	0.41	0.5266	0.03	0.8622

местобитаний (табл. 2). Другие факторы – таксономический статус и длительность онтогенеза – не внесли заметного вклада в объяснение изменчивости характеристик развития микоризы. Интенсивность формирования корневых волосков лучше всего объяснялась степенью натурализации вида растения. Самая большая сумма $AICc$ -весов в отношении мицелия темных септированных эндофитов была у предиктора “длительность онтогенеза вида”. Для всех изученных признаков таксономический статус не был оптимальным предиктором.

Таким образом, для анализа характеристик развития АМ и корневых волосков следует использовать сочетание двух легко экологически интерпретируемых предикторов – степень натурализации вида растения и степень нарушения местобитаний.

Арбускулярная микориза. Двухфакторный дисперсионный анализ с факторами “степень натурализации” и “степень нарушения местобитаний” (табл. 3) показал, что в зависимости от степени натурализации вида значительно изменяются значения Ag% и AM%. Характеристики разви-

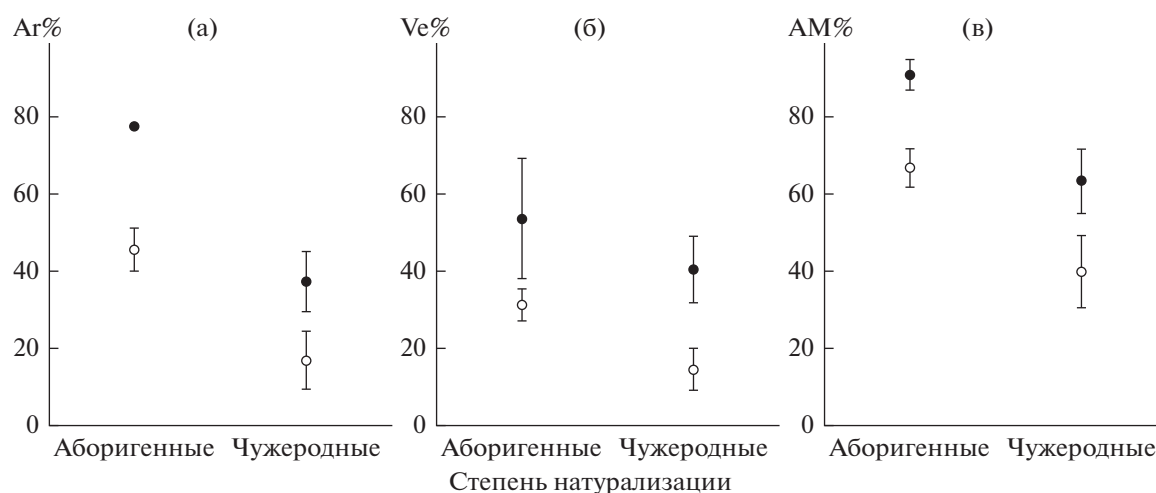


Рис. 1. Интенсивность формирования арбускул (а), везикул (б) и всех микоризных структур (в) в корнях аборигенных и чужеродных растений в мало, средне (○) и сильно (●) нарушенных местообитаниях (размахи — SE).

тия микоризы значимо изменяются в зависимости от степени нарушенности местообитаний. Отсутствие значимого взаимодействия факторов указывает на аддитивность, т.е. на простое суммирование, но не взаимную модификацию эффектов, связанных со степенью натурализации видов и степенью нарушенности местообитаний.

Интенсивность колонизации структурами арбускулярной микоризы была несколько выше у растений, собранных в сильно нарушенных местообитаниях с несомкнутыми сообществами, по сравнению с мало и средне нарушенными местообитаниями (рис. 1). Средняя интенсивность формирования арбускул в мало и средне нарушенных местообитаниях составляла $38 \pm 5\%$, в сильно нарушенных — $44 \pm 8\%$. Соответствующие средние значения для везикул — 26 ± 4 и $43 \pm 7\%$; всех грибных структур — 59 ± 5 и $68 \pm 8\%$. С ис-

пользованием критерия Тьюки, рассчитанного в двухфакторном ANOVA, значимость различий в зависимости от нарушенности местообитаний подтвердилась только для везикул ($P = 0.0282$).

Интенсивность формирования всех структур арбускулярной микоризы у чужеродных видов была ниже, чем у аборигенных. Соответствующие средние значения для чужеродных и аборигенных видов составляли: интенсивности формирования арбускул — 28 ± 6 и $48 \pm 5\%$; везикул — 28 ± 6 и $33 \pm 4\%$; всех структур — 52 ± 7 и $68 \pm 5\%$. Эти различия, хотя и небольшие, в отношении двух признаков подтверждены с помощью критерия Тьюки, рассчитанном в двухфакторном ANOVA: арбускулы — $P = 0.0104$; все структуры — $P = 0.0423$. Таким образом, интенсивность формирования арбускул сильнее, чем прочих микоризных структур, связана со степенью натурализации вида в местной флоре.

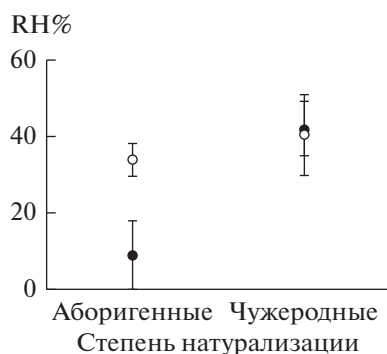


Рис. 2. Интенсивность формирования корневых волосков в корнях аборигенных и чужеродных растений в мало, средне (○) и сильно (●) нарушенных местообитаниях (размахи — SE).

Чтобы оценить надежность заключения об особенностях формирования AM у аборигенных и чужеродных растений, дополнительно к двухфакторному ANOVA провели анализ с учетом, во-первых, меньшего, во-вторых, большего числа факторов. В однофакторных ANOVA различия между аборигенными и чужеродными растениями проявились только по интенсивности формирования арбускул ($F_{(1;42)} = 6.64$; $P = 0.0135$). В трехфакторном ANOVA с факторами “степень натурализации”, “степень нарушенности местообитаний” и “длительность онтогенеза” различия между аборигенными и чужеродными растениями проявились также только по интенсивности формирования арбускул (см. табл. 3). Пониженная колонизация всеми структурами AM и повышенная

интенсивность формирования корневых волосков у чужеродных растений в трехфакторных ANOVA статистически не подтвердились.

Корневые волоски. Двухфакторный дисперсионный анализ (см. табл. 3) показал, что значения RH% значимо изменяются в зависимости от натурализации вида, но не в зависимости от нарушения местообитаний. Интенсивность формирования корневых волосков у чужеродных видов составляла $43 \pm 6\%$, у аборигенных — $32 \pm 4\%$ (рис. 2); у малолетних трав — $38 \pm 7\%$ и многолетних растений — $36 \pm 4\%$, и эти различия незначимы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа представленного массива оценок позволяют наиболее надежно заключить, что у микоризных чужеродных растений Белорусского Полесья арбускулы формируются в корнях реже, чем у аборигенных растений. Мы тщательно отобрали для включения в анализ только такие виды, у которых непосредственно наблюдали арбускулы. Поэтому наши результаты характеризуют фактически обилие или количество арбускул в корнях только микоризных растений и не затрагивают такой аспект, как оценка соотношения микоризных и немикоризных видов во фракции чужеродных в регионе Белорусского Полесья. Заключение о пониженной интенсивности образования арбускул у чужеродных растений надежно в том смысле, что оно не является следствием погрешностей, связанных с различием между аборигенными и чужеродными растениями по таксономической принадлежности, типу онтогенеза или степени нарушения местообитаний. Вывод о пониженном обилии арбускул воспроизвелись в статистических сравнениях разного дизайна.

Арбускулы — наиболее типичные или определяющие структуры арбускулярной микоризы. Их наличие свидетельствует о полноценном формировании симбиоза [29], поэтому пониженную интенсивность заложения арбускул у чужеродных растений можно обоснованно интерпретировать как свидетельство общей пониженной успешности образования и функционирования АМ, несмотря даже на то, что пониженная колонизация всеми структурами арбускулярных грибов у чужеродных растений статистически подтвердилась не очень надежно. Вывод о пониженной успешности образования АМ у чужеродных растений по сравнению с аборигенными согласуется с одной частью опубликованных оценок [12–15], но не согласуется с другой [10, 11, 13, 14, 16, 17, 30, 31]. Наш результат поддерживает представление о существовании широкого диапазона способности чужеродных растений к микоризообразованию

во вторичных ареалах. Наиболее вероятным механизмом установленных особенностей кажется приспособленность аборигенных и чужеродных растений к взаимодействию с разными видами грибов [11]. Это объяснение справедливо, в частности, для пары видов, включенных в массив, обсуждаемый в настоящей работе, — чужеродного *Solidago canadensis* и местного *S. virgaurea* [32].

В отличие от исследований, выполненных на единичных модельных видах [16, 30, 31], мы обнаружили большой разброс оценок общей колонизации АМ у разных видов чужеродных растений: например, диапазон значений общей колонизации — от 3 до 96%, интенсивности формирования арбускул — от 0.4 до 79%. При таком большом варьировании общие заключения могут сильно зависеть от критериев формирования списка исследуемых видов. Поэтому мы специально оценили факторы, которые могли сказаться на развитии микоризы и строении корней, помимо степени натурализации.

Интенсивность колонизации АМ в нашем массиве оценок не продемонстрировала какой-либо связи с таксономическим положением растений, хотя такая связь прослеживается на уровне крупных таксономических подразделений [7]. По-видимому, этот результат можно объяснить в том числе и тем, что в списке изученных видов только сем. Asteraceae представлено значительным числом, а представители остальных семейств фактически единичны.

В то же время интенсивность образования арбускул, везикул и всех структур АМ, вероятно, регулируется экологически, так как зависит от нарушения местообитаний. По нашим данным, больше микоризы формируется у растений в сильно нарушенных местообитаниях по сравнению с мало нарушенными. Это, возможно, объясняется тем, что почвы нарушенных местообитаний могут быть бедны ресурсами, и инвестиции в АМ необходимы для выживания растений, как это показано для сообществ на песчаных почвах [15]. Кроме того, следует учитывать, что в нашем случае мало нарушенные местообитания — это преимущественно затененные участки с выраженным доминированием древесных растений, а сильно нарушенные — исключительно нелесные открытые участки.

Таким образом, возможно, что обилие микоризы в корнях связано с градиентом освещенности: много микоризы образуется при хорошем освещении и меньше — в условиях затенения. Важно, что микориза активнее формировалась в нарушенных местообитаниях и у аборигенных, и у чужеродных растений. Учет фактора “местооби-

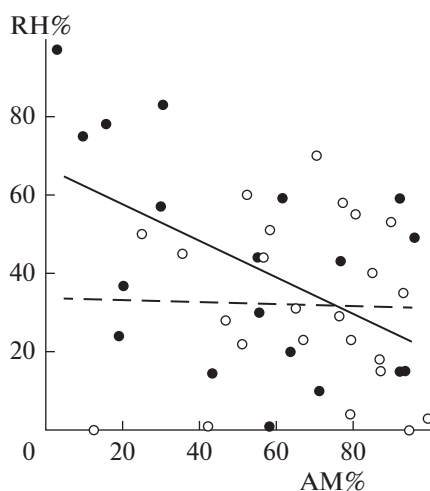


Рис. 3. Связь интенсивностей колонизации АМ (АМ%) и формирования корневых волосков (RH%) у аборигенных (○; штриховая линия) и чужеродных (●; сплошная линия) растений.

тание” позволил разделить общую дисперсию характеристик микоризообразования на компоненты. Хотя различия, сопряженные со степенью нарушенности местообитаний, были небольшие, их учет оказался необходимым для выявления эффектов, связанных со степенью натурализации видов.

Вывод о повышенной интенсивности развития корневых волосков у чужеродных растений статистически не столь надежен, как вывод о пониженной успешности микоризообразования. Однако можно предположить, что обе реакции — это части общего тренда, который феноменологически описывается так, что чужеродные растения более приспособлены к автономному осуществлению почвенного питания по сравнению с аборигенными. Это подтверждает отрицательная корреляция между интенсивностью колонизации АМ и интенсивностью развития корневых волосков (рис. 3). Такая корреляция статистически значима у чужеродных растений ($r = -0.51$; $n = 19$; $P = 0.0249$), но не у аборигенных ($r = -0.03$; $n = 25$; $P = 0.8951$).

Следовательно, наши данные можно интерпретировать как подтверждение альтернативного проявления двух приспособлений для осуществления почвенного питания — автономного (корневые волоски) и симбиотического (микориза). У части чужеродных растений поглощение ресурсов возможно с помощью активного образования корневых волосков, и необходимость в задействовании симбиотического приспособления минимальна. Похожий альтернативный характер формирования микоризы и корневых волосков ранее наблюдался у растений литорали Белого моря [33] и травянистых растений, росших на

почве из зарослей инвазивного *Acer negundo* [34]. Это подтверждает возможный неслучайный характер сопряженности между обилием у чужеродных растений АМ и корневых волосков. Вместе с тем очевидно, что низкая статистическая поддержка связи между переменными и отсутствие предположений о механизмах, обеспечивающих эту связь, придает приведенным рассуждениям гипотетический характер. Для строгого обоснования сопряженности между интенсивностью образования корневых волосков и микоризы необходимы специальные исследования.

По нашим данным, у чужеродных растений не обнаружены особенности колонизации темными септированными эндофитами, хотя известно, что их развитие зависит от вида растения и содержания органического вещества в почве [35].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У арбускулярно микоризных чужеродных растений Белорусского Полесья арбускулы в корнях развиты менее интенсивно, чем у аборигенных. Этот вывод не является следствием погрешностей, связанных с различием между аборигенными и чужеродными растениями по таксономической принадлежности, типу онтогенеза или степени нарушенности местообитаний. Различия между аборигенными и чужеродными растениями наиболее заметно проявились по формированию арбускул, а не везикул или гиф арбускулярных грибов в корнях. Это позволяет считать, что у чужеродных растений арбускулярная микориза функционирует менее эффективно, чем у аборигенных. Таким образом, наши результаты свидетельствуют о потенциальной меньшей зависимости

чужеродных растений от взаимодействия с сообществами местных микоризных грибов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 14-04-90019_Бел-а — полевые исследования; проект № 20-54-00024_Бел-а — анализ данных) и в рамках темы госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Авторы выражают благодарность М.А. Конопленко, участвовавшему в сборе полевых материалов.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British flora. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
2. Cornelissen J.H.C., Aerts R., Cerabolini B. et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. V. 129. № 4. P. 611–619.
3. van der Heijden M., Klironomos J., Ursic M. et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // *Nature*. 1998. V. 396. P. 69–72.
<https://doi.org/10.1038/23932>
4. Betekhtina A.A., Veselkin D.V. Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals // *Rus. J. Ecol.* 2011. V. 42. № 3. P. 192–198.
5. Hempel S., Götzenberger L., Kühn I. et al. Mycorrhizas in the Central European flora: relationships with plant life history traits and ecology // *Ecology*. 2013. V. 94. № 6. P. 1389–1399.
<https://doi.org/10.1890/12-1700.1>
6. Brundrett M.C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // *Plant Soil*. 2009. V. 320. P. 37–77.
7. Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.
<https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>
8. Pringle A., Bever J.D., Gardes M. et al. Mycorrhizal symbioses and plant invasions // *Annu. Rev. Ecol. Evol.* 2009. V. 40. № 1. P. 699–715.
9. Pyšek P., Guo W.-Y., Štajerová K. et al. Facultative mycorrhizal associations promote plant naturalization worldwide // *Ecosphere*. 2019. V. 10. № 11. e02937.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2937>
10. Menzel A., Hempel S., Klotz S. et al. Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species // *Ecology*. 2017. V. 98. № 1. P. 92–102.
11. Bunn R.A., Ramsey P.W., Lekberg Y. Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis // *J. Ecol.* 2015. V. 103. № 6. P. 1547–1556.
12. Marler M.J., Zabinski C.A., Callaway R.M. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass // *Ecology*. 1999. V. 80. № 4. P. 1180–1186.
13. Fitter A.H. Darkness visible. Reflections on underground ecology // *J. Ecol.* 2005. V. 93. P. 231–243.
14. Shah M.A., Reshi Z.A., Khosa D.P. Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion // *Bot. Rev.* 2009. V. 75. № 4. P. 397–417.
15. Endresz G., Somodi I., Kalapos T. Arbuscular mycorrhizal colonisation of roots of grass species differing in invasiveness // *Community Ecol.* 2013. V. 14. № 1. P. 67–76.
16. DeBellis T., Kembel S.W., Lessard J.P. Shared mycorrhizae but distinct communities of other root-associated microbes on co-occurring native and invasive maples // *PeerJ*. 2019. V. 7. e7295.
<https://doi.org/10.7717/peerj.7295>
17. Moyano J., Rodriguez Cabal M.A., Nuñez M.A. Invasive trees rely more on mycorrhizas, countering the ideal weed hypothesis // *Ecology*. 2021. V. 102. e03330.
<https://doi.org/10.1002/ecs.3330>
18. Reinhart K.O., Callaway R.M. Soil biota and invasive plants // *New phytol.* 2006. V. 170. № 3. P. 445–457.
19. Meinhardt K.A., Gehring C.A. Disrupting mycorrhizal mutualisms: a potential mechanism by which exotic tamarisk outcompetes native cottonwoods // *Ecol. Appl.* 2012. V. 22. P. 532–549.
<https://doi.org/10.1890/11-1247.1>
20. Grove S., Haubensak K.A., Gehring C., Parker I.M. Mycorrhizae, invasions, and the temporal dynamics of mutualism disruption // *J. Ecol.* 2017. V. 105. P. 1496–1508.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12853>
21. Gusev A.P. Features of plant succession in landscapes disturbed by anthropogenic activity (by example of Southeastern Belarus) // *Contemp. Probl. Ecol.* 2012. V. 5. № 2. P. 174–178.
22. Gusev A.P. Plant invasions and landscape ecological state indication // *Tyumen State University Herald*. 2012. № 12. P. 168–174.
23. Panasenko N.N. Blacklist of flora of Bryansk oblast // *Rus. J. Biol. Invasions*. 2014. V. 5. № 3. P. 203–205.
24. The World Checklist of Vascular Plants (WCVP) [Электронный ресурс]. URL: <https://wcvp.science.kew.org/> (дата обращения: 26.01.2022).
25. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
26. McGonigle T.P., Miller M.H., Evans D.G. et al. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular arbuscular mycorrhizal fungi // *New Phytol.* 1990. V. 115. P. 495–501.
27. Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G. et al. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity da-

- tabase for 3000 vascular plants species across the former Soviet Union // *Ecology*. 2012. V. 93. № 3. P. 689–690.
28. *Burnham K.P., Anderson D.R.* Model selection and multimodel inference: a practical information – theoretical approach. N.Y.: Springer, 2002. 488 p.
 29. *Smith S.E., Read D.J.* Mycorrhizal symbiosis, London: Acad. Press, 2010. 803 p.
 30. *Kovacs G.M., Szigetvari C.* Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain // *Phyton*. 2002. V. 42. № 2. P. 211–223.
 31. *Fumanal B., Plenchette C., Chauvel B., Bertagnolle F.* Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France // *Mycorrhiza*. 2006. V. 17. № 1. P. 25–35.
 32. *Betekhtina A.A., Mukhacheva T.A., Kovalev S.Yu.* et al. Abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in invasive *Solidago canadensis* and indigenous *S. virgaurea* // *Rus. J. Ecol.* 2016. V. 47. № 6. P. 605–609. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060035>
 33. *Веселкин Д.В., Марковская Е.Ф., Бетехтина А.А.* и др. Микоризообразование у сосудистых растений береговой зоны западного побережья Белого моря // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2016. № 8 (161). С. 20–26.
 34. *Веселкин Д.В., Рафикова О.С., Екишбаров Е.Д.* Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // *Журн. общ. биол.* 2019. Т. 80. № 3. С. 214–225. <https://doi.org/10.1134/S0044459619030084>
 35. *Han L., Zuo Y., He X.* et al. Plant identity and soil variables shift the colonisation and species composition of dark septate endophytes associated with medicinal plants in a northern farmland in China // *Appl. Soil Ecol.* 2021. V. 167. 104042. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104042>

УДК 582.594:581.16(470.13)

РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *DACTYLORHIZA MACULATA* (L.) SOÓ (ORCHIDACEAE)

© 2022 г. И. А. Кириллова^а, *, Д. В. Кириллов^а

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Республика Коми,
Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2021 г.

После доработки 14.12.2021 г.

Принята к публикации 17.12.2021 г.

Популяции на границе ареалов считаются более уязвимыми, чем расположенные в центре. Однако в последнее время появляются обзоры, которые противоречат этой гипотезе. Мы изучили репродуктивные и демографические характеристики *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на северной границе ее ареала (Приполярный Урал) и сравнили результаты с данными из более южных частей ареала вида. Несмотря на ухудшение некоторых параметров, вид на границе ареала образует довольно крупные, хорошо возобновляющиеся популяции. Репродуктивный успех *D. maculata* в большей степени зависит от конкретных экологических условий, чем от географического положения.

Ключевые слова: орхидные, *Dactylorhiza maculata*, граница ареала, популяции, репродуктивный успех, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S0367059722030052

Периферийные популяции (популяции на границах ареалов) привлекают большое внимание исследователей в области экологии, генетики и эволюционной биологии [1, 2]. Считается, что краевые популяции будут демонстрировать более низкие показатели жизнедеятельности, более высокие демографические колебания и низкую численность, чем популяции в центре ареала вида [3, 4]. Однако в последнее время появились исследования, которые ставят под сомнение эту теорию [5, 6]. В то время как одни исследователи приводят более низкие показатели жизнедеятельности в периферийных популяциях [4, 7, 8], другие сообщают о повышении различных показателей в направлении границ ареалов [9–11]. Мы решили проверить изменяются ли показатели репродуктивного успеха редкой орхидеи *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó в краевых популяциях на северной границе его ареала (Приполярный Урал, Республика Коми).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

D. maculata — евросибирский вид. Распространен практически по всей Европе и на значительной части Азии [12]. Несмотря на обширный ареал, вид довольно редок, взят под охрану во многих регионах России, в том числе и в Республике Ко-

ми, по территории которой проходит северная граница распространения вида (см. рис. 1, ареал *D. maculata* приведен по работам Vakhrameeva et al. [13] и Kühn et al. [14] с нашими дополнениями). Произрастает он здесь в однотипных сообществах, в основном на осоково-сфагновых болотах и в заболоченных кустарничково-сфагновых и сфагновых сосняках [15]. Вид размножается семенами, характеризуется обманной стратегией опыления. В качестве основных опылителей отмечены шмели (*Bombus*, Apidae), а также представители Empidae, Syrphidae и Halictidae.

Исследования проводили в 2010–2021 гг. на двух участках на территории Республики Коми (северо-восток европейской части России) (см. рис. 1). Первый участок (ВМР) расположен на юге региона, на территории Сыктывдинского административного района, в пределах Вычегодско-Мезенской равнины. Здесь обследованы четыре популяции *D. maculata* (ЦП 1–4, табл. 1), в двух из них ведутся многолетние мониторинговые исследования. Климат района умеренно континентальный, среднегодовая температура воздуха +0.4°C, количество осадков 560 мм, продолжительность вегетационного периода 105 дней [16].

Второй участок (ПУ) расположен на северо-востоке региона, на Приполярном Урале (см.

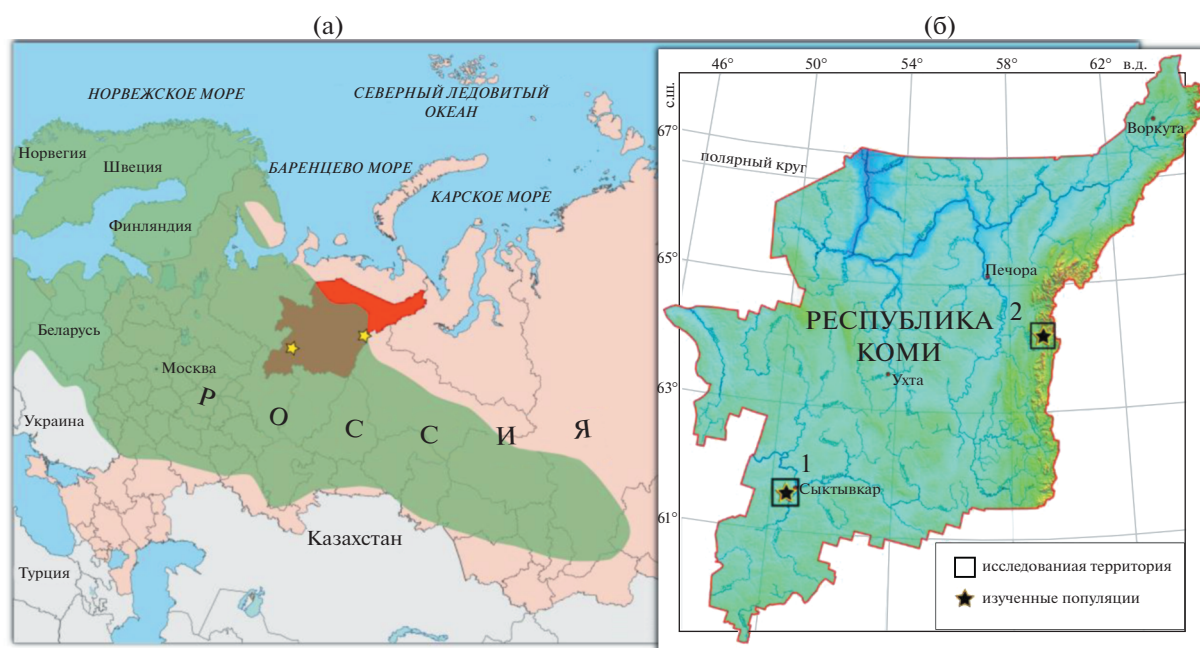


Рис. 1. Ареал *Dactylorhiza maculata* (а) и локализация изученных популяций вида на территории Республики Коми (б).

рис. 1). В административном отношении он входит в состав Вуктыльского административного района (национальный парк «Югыд ва»). Климат здесь суровый и резко континентальный, с преобладанием холодного времени над умеренно теплым, что обусловлено географическим положением и наличием горных хребтов меридионального направления, вдоль которых с севера на юг проникают холодные арктические массы воздуха. Среднегодовая температура воздуха -4.5°C , количество осадков более 1000 мм [16]. Вегетационный период длится 60–75 дней. На данной территории обследовали 11 популяций вида (ЦП 5–15, табл. 1).

При изучении популяций *D. maculata* использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики изучения редких видов [17]. Во время плодоношения подсчитывали количество завязавшихся плодов и собирали коробочки со зрелыми семенами из центральной части соцветия до начала их раскрытия [17]. Семена просматривали при $\times 4.5$ под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) и фотографировали цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили в программе TourView (TourTek, Китай).

Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени [18] у 40 выполненных семян из каждой популяции (всего изме-

рено 370 семян с участка ВМР и 330 — с участка ПУ). Для определения качества семян взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной популяции (не менее 600 семян каждой популяции). Семена просматривали под микроскопом, неполноценными считали семена без нормально развитого зародыша. Подсчет числа семян в коробочках проведен с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 [19] на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой популяции подсчитаны семена в 6–7 коробочках из средней части соцветия. Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (v.3.4.2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши исследования показали, что численность популяций *D. maculata* на юге Республики Коми варьирует от 200 растений до нескольких тысяч особей, плотность — от 0.7 до 25 шт./м². Из 11 изученных популяций вида на Приполярном Урале две отличаются высокой численностью (свыше 1000 растений) и плотностью (18.6–47.7 особей на 1 м²), остальные насчитывают 150–

Таблица 1. Местонахождение изученных популяций (ЦП) *Dactylorhiza maculata*

ЦП	Местонахождение	Координаты	Местообитание
1	Окрестности д. Слудка, болото Усть-Пожег	61.9274° с.ш., 50.2211° в.д.	Кустарничково-разнотравно-сфагновое болото с сосной
2	Правый берег р. Емваль, пойма	61.7930° с.ш., 50.6136° в.д.	Сосняк вахтово-сфагновый
3	Окрестности пос. Коччойяг, 300 м к ЮВ от базы Парма	61.9537° с.ш., 50.7258° в.д.	Сосняк разнотравно-кустарничково-сфагновый
4	Правый берег р. Тылаю, пойма	61.5734° с.ш., 50.6818° в.д.	Ельник разнотравно-хвощово-сфагновый
5	Правый берег р. Щугор, 1 км выше устья р. Каюкаю	64.0172° с.ш., 59.2835° в.д.	Морошково-ситниково-сфагновое болото
6	Левый берег р. Щугор, 6.5 км выше устья р. Няртсюю	64.0256° с.ш., 59.3948° в.д.	Осоково-сфагновое болото с березой
7	Правый берег р. Щугор, 800 м ниже устья р. Няртсюю	64.0018° с.ш., 59.2590° в.д.	Кустарничково-ситниково-сфагновое болото
8	Правый берег р. Щугор, у возвышенности Каюка-парма	64.0137° с.ш., 59.2150° в.д.	Разнотравно-кустарничково-сфагновое болото
9	Правый берег р. Щугор, 2 км к ЮВ от г. Хатемалья-тумп	64.0674° с.ш., 59.4573° в.д.	Кустарничково-пушицево-сфагновое болото
10	Левый берег р. Щугор, 2 км выше устья р. Торговая	64.0550° с.ш., 59.4552° в.д.	Разнотравно-осоково-сфагновое болото
11	Правый берег р. Щугор, ЮЗ склон г. Хатемалья-Тумп	64.0666° с.ш., 59.4053° в.д.	Разнотравно-пушицево-сфагновое болото
12	Левый берег р. Щугор, северный склон хр. Ууты	64.0010° с.ш., 59.3677° в.д.	Кустарничково-пушицево-гипново-сфагновое болото
13	На водоразделе рек Няртсюю и Щугор	64.0011° с.ш., 59.3395° в.д.	Пушицево-сфагновое болото
14	Правый берег р. Щугор, пойма р. Каюкаю	64.0181° с.ш., 59.2633° в.д.	Осоково-сфагновое болото
15	Левый берег р. Щугор, пойма р. Няртсюю	64.0016° с.ш., 59.2794° в.д.	Кустарничково-ситниково-сфагновое болото

400 растений при средней плотности 1.9–8.2 растения на 1 м².

Все изученные нами популяции — нормальные, полночленные. Усредненный онтогенетический спектр популяций *D. maculata* с юга региона — 17.1:26.6:26.4:29.9% (соответственно j:im:v:g), с Приполярного Урала — 25.6:29.8:15.0:29.6%. Краевые популяции отличаются повышенной долей молодых особей, доля цветущих растений одинакова. Кроме того, в девяти изученных нами популяциях на Приполярном Урале отмечены поврежденные генеративные особи — их доля составляет 20.6% (от 2.8 до 45.6%). Из четырех изученных популяций на юге Республики Коми поврежденные генеративные растения отмечены только в одной — их доля в разные годы исследования варьировала от 1.2 до 53%, составляя в среднем 14%.

Усредненные характеристики популяций *D. maculata* с двух участков на территории Республики Коми приведены в табл. 2. Наши исследования показали, что размеры растений *D. maculata* уменьшаются на Приполярном Урале, меньше здесь и число цветков. Плодозавязываемость примерно одинакова в разных частях региона и не связана с числом цветков. В краевых популяциях уменьшается объем зародыша и увеличивается доля пустого воздушного пространства в семени с 69.6 до 81.8%.

В Мурманской области семена *D. maculata* примерно такой же длины, как в Республике Коми, но более широкие — 0.26 мм [20]. Несколько более крупные размеры семян приведены для Европы (0.9–1.1 мм длиной и 0.15–0.20 мм шири-

Таблица 2. Характеристика популяций *Dactylorhiza maculata* с двух участков Республики Коми

Признак	Вычегодско-Мезенская равнина	Приполярный Урал
Доля генеративных растений, %	29.9	29.6
Доля ювенильных растений, %	17.1	25.6
Плодозавязываемость, %	47.9 (24.4–75.3)	46.3 (32.4–60.7)
Высота растения, см	39.6 ± 6.56	26.6 ± 4.87
Длина соцветия, см	6.9 ± 1.77	4.72 ± 1.36
Число цветков, шт.	20.0 ± 6.51	12.3 ± 4.67
Длина семени, мм	0.82 ± 0.11	0.79 ± 0.08
Ширина семени, мм	0.19 ± 0.03	0.19 ± 0.03
Длина зародыша, мм	0.22 ± 0.03	0.19 ± 0.02
Ширина зародыша, мм	0.14 ± 0.02	0.11 ± 0.02
Индекс семени	4.35 ± 0.77	4.19 ± 0.71
Индекс зародыша	1.63 ± 0.21	1.66 ± 0.22
Объем семени, ×10 ⁻³ мм ³	8.11	7.98
Объем зародыша, ×10 ⁻³ мм ³	2.32	1.37
Доля пустого воздушного пространства в семени, %	69.6	81.8
Доля неполноценных семян, %	4.5	3.3
Число семян в коробочке, шт.	2858	2584
Условно-потенциальная семенная продуктивность, шт.	58367	31702
Условно-реальная семенная продуктивность особи, шт.	29824	14075
Реальная семенная продуктивность особи, шт.	28890	13602
Урожай семян, шт/м ²	44806	26157

ной) [21] и умеренной полосы России (0.86 и 0.21 мм соответственно) [22].

Коробочка *D. maculata* на Приполярном Урале содержит в среднем 2584 ± 110 семян (от 2113 до 3021 в разных популяциях). В южной части региона в коробочке образуется чуть большее число семян – в среднем 2858 шт. (от 2623 до 3367 шт.). Для Тверской области указано 3352 семени в коробочке [23]. Другие показатели семенной продуктивности также выше в более южных частях ареала (см. табл. 2). Так, показатель условно-потенциальной семенной продуктивности особи *D. maculata* на Приполярном Урале составляет 31702 шт., на юге Республики Коми – 58367 шт., в Тверской области (по данным М.Г. Хомутовского [23]) – 100420 шт.; реальной семенной продуктивности – 13602 шт., 28890 шт. и 60678 шт. соответственно. Таким образом, в направлении от центра ареала к окраине происходит постепенное снижение семенной продуктивности. Часть семян в коробочках – неполноценные, не содер-

жат нормально развитый зародыш. Таких семян в изученных нами популяциях совсем немного – 3.3–4.5%.

Конечным показателем репродуктивного успеха растений является число появившихся и закрепившихся молодых растений. Они присутствуют во всех изученных нами популяциях на территории Республики Коми: в краевых популяциях их доля варьирует от 10.7 до 46%, в более южных популяциях – от 3.8 до 31.2%.

ОБСУЖДЕНИЕ

По территории Республики Коми проходит северная граница распространения *D. maculata*, и изученные нами популяции на Приполярном Урале можно отнести к самым крайним (северным) точкам его ареала. Численность популяций довольно высокая. Популяции *D. maculata* близ северной границы в Мурманской области также отличались высокой численностью (до 600 осо-

бей) [24]. Довольно крупные популяции вид образует и в болотных фитоценозах Карелии [25]. В центральных областях России отмечены в основном небольшие популяции (до 40–60 особей) [12]. Следовательно, уменьшения численности, зафиксированного для ряда видов у границ их ареалов, для данного вида не выявлено. Не всегда показатели численности популяций будут снижаться к периферии, поскольку экотопы, где они встречаются, могут быть локально благоприятны для вида, даже если их число и уменьшается близ границ ареала [26, 27]. Число популяций вида на границе ареала зависит от количества подходящих местообитаний, тогда как их численность связана преимущественно с качеством окружающей среды [28].

Считается [29], что уровни экологического стресса будут возрастать от центра к периферии ареалов видов в результате снижения благоприятности окружающей среды. Предсказуемым последствием этого может быть уменьшение энергии, доступной для роста и размножения, приближающееся к краю ареала, и, следовательно, уменьшение размера растения и производства семян. Нами отмечено уменьшение размеров растений и числа цветков в более северных популяциях *D. maculata*.

Плодозавязываемость в краевых популяциях сопоставима с данными по южной части Республики Коми и другим частям ареала вида. Так, в Московской области она составляет 50% [12], в Финляндии – 37–79% [30], в Европе – 50–51% [31]. Плодозавязываемость этого вида высока по сравнению с другими видами орхидных с обманной аттракцией. Высказано предположение [32], что вид не является совсем безнаградным, а дает некоторую награду (в виде сладкой жидкости) усачам (Cerambycidae), которые нередко выступают в качестве их опылителей, в том числе неоднократно отмечены и нами на цветах *D. maculata*.

Плодозавязываемость зависит от эффективности опыления, обусловленной наличием подходящих опылителей и их активности, связанной с погодными условиями. На севере играет роль еще один фактор – короткий вегетационный период, в частности заморозки, которые могут повреждать бутоны и цветки. Так, в большинстве изученных нами популяций вида на Приполярном Урале часть генеративных растений на стадии бутонизации была повреждена заморозками в начале лета. Слабо поврежденными оказались лишь растения на небольших облесенных болотах, защищенных древостоем от вторжения холодных воздушных масс.

В пределах Республики Коми в более суровых условиях (на Приполярном Урале) отмечено уменьшение зародыша семян и увеличение объема пустого воздушного пространства в семени. Известно, что чем больше воздушная прослойка в семени, тем больше у семян парусность и плавучесть, тем на более дальние расстояния они могут распространяться с помощью воды и ветра. На границе ареала подходящих мест становится меньше, поэтому, возможно, это приспособление способствует лучшему распространению.

По направлению к периферии ареала уменьшаются размеры семян и семенная продуктивность *D. maculata*. Такая закономерность, когда виды демонстрируют спад семенной продуктивности с удалением от центра ареала, описана и другими исследователями [4, 7], а также нами для некоторых видов орхидей на северной границе ареала [33]. Однако число ювенильных растений, которое является конечным показателем репродуктивного успеха видов, в краевых популяциях *D. maculata* довольно высокое, что свидетельствует о благоприятных условиях для семенного возобновления. Снижения качества семян, описанного для некоторых видов на границе ареала [11], для этого вида не зафиксировано.

Таким образом, несмотря на ухудшение некоторых параметров (уменьшение размеров растений и семян, повреждение генеративных побегов заморозками, спад семенной продуктивности) краевых популяций *D. maculata* по сравнению с более южными популяциями вида, другие параметры (численность популяций, плодозавязываемость, число ювенильных растений) не ухудшаются. Вероятно, на самом краю ареала этот вид занимает узкую нишу благоприятных экологических условий, где образует довольно многочисленные популяции, которые благополучно возобновляются. Репродуктивный успех *D. maculata* в большей степени зависит от конкретных экологических условий, чем от географического положения.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Eckert C.G., Samis K.E., Loughheed S.C. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond // *Molecular ecology*. 2008. V. 17. № 5. P. 1170–1188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x>
2. Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J. Evolution and ecology of species range limits // *Ann. Rev. of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. V. 40.

- P. 415–436.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
3. Lawton J.H. Range, population abundance and conservation // Trends in ecology & evolution. 1993. V. 8. № 11. P. 409–413.
[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90043-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90043-O)
4. Jump A.S., Woodward F.I. Seed production and population density decline approaching the range-edge of *Cirsium* species // New Phytologist. 2003. V. 160. № 2. P. 349–358.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00873.x>
5. Gaston K.J. Geographic range limits: achieving synthesis // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2009. V. 276. № 1661. P. 1395–1406.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1480>
6. Villellas J., Ehrlén J., Olesen J.M. et al. Plant performance in central and northern peripheral populations of the widespread *Plantago coronopus* // Ecography. 2013. V. 36. № 2. P. 136–145.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07425.x>
7. García D., Zamora R., Gómez J.M. et al. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe // Journal of Ecology. 2000. V. 88. № 3. P. 435–446.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00459.x>
8. Tremblay M.F., Bergeron Y., Lalonde D., Mauffette Y. The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range // Journal of Biogeography. 2002. V. 29. № 3. P. 365–373.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00665.x>
9. Angert A.L. The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. V. 106(2). P. 19693–19698.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0901652106>
10. Samis K.E., Eckert C.G. Ecological correlates of fitness across the northern geographic range limit of a Pacific Coast dune plant // Ecology. 2009. V. 90. № 11. P. 3051–3061.
<https://doi.org/10.1890/08-1914.1>
11. García M.B., Goni D., Guzmán D. Living at the edge: Local versus positional factors in the long-term population dynamics of an endangered orchid // Conservation Biology. 2010. V. 24. № 5. P. 1219–1229.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01466.x>
12. Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Гриф и К, 2000. Вып. 14. С. 55–86.
13. Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I. et al. Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the Borders of the Former USSR). Ruggell: A.R.G Ganter Verlag, 2008. 690 p.
14. Kühn R., Pedersen H., Cribb P. Field guide to the orchids of Europe and the Mediterranean. Kew: Kew Publishing, 2019. 430 p.
15. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Пальчатокоренник пятнистый *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) в Республике Коми: структура ценопопуляций и репродуктивная биология // Изв. Коми научного центра УрО РАН. 2017. № 3(31). С. 5–14.
16. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дик, Дрофа, 1997. 116 с.
17. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
18. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. of Botany. 1979. V. 66. № 10. P. 1128–1137.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x>
19. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88.
<https://doi.org/10.17223/19988591/38/4>
20. Gamarra R., Galan P., Pedersen H.E. et al. Seed micro-morphology in *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (Orchidaceae) and allied genera // Turkish J. of Botany. 2015. V. 39. № 2. P. 298–309.
<https://doi.org/10.3906/bot-1401-66>
21. Bojnanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora: the Carpathian Mountains region. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.
22. Никишина Т.В., Попова Е.В., Вахрамеева М.Г. и др. Криосохранение семян и протокормов редких орхидей умеренного климата // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 137–143.
23. Хомутовский М.И. Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ГБС РАН, 2012. 23 с.
24. Экзерцева Л.В., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Некоторые особенности структуры ценопопуляций орхидных на северной границе ареала // Охрана и культивирование орхидей: Тезисы докл. III всесоюзного совещ. М. 1987. С. 46–47.
25. Марковская Н.В., Дьячкова Т.Ю., Марковская Е.Ф., Шредерс М.А. Орхидные Заонежья. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 82 с.
26. Holt R.D., Keitt T.H. Alternative causes for range limits: a metapopulation perspective // Ecology Letters. 2000. V. 3. № 1. P. 41–47.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00116.x>
27. Lennon J.J., Kunin W.E., Corne S. et al. Are Alaskan trees found in locally more favourable sites in marginal areas? // Global Ecology and Biogeography. 2002. V. 11. № 2. P. 103–114.
<https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00279.x>
28. Pironon S., Papuga G., Villellas J. et al. Geographic variation in genetic and demographic performance:

- new insights from an old biogeographical paradigm // *Biological Reviews*. 2017. V. 92. № 4. P. 1877–1909. <https://doi.org/10.1111/brv.12313>
29. Hall C.A.S., Stanford J.A., Hauer F.R. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients // *Oikos*. 1992. V. 65. № 3. P. 377–390. <https://doi.org/10.2307/3545553>
30. Vallius E. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // *Functional Ecology*. 2000. V. 14. № 5. P. 573–579. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00450.x>
31. Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid. Form and function. Geulle: Claessens & Kleynen publishers, 2011. 440 p.
32. Niiniahho J. The role of geitonogamy in the reproduction success of a nectarless *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae): Dissertation. Jyväskylä, University of Jyväskylä, 2011. 18 p.
33. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Seed productivity of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser (Orchidaceae, Liliopsida) on the northern border of its distribution range // *Biology Bull.* 2021. V. 48. №. 10. P. 81–89. <https://doi.org/10.1134/S1062359021100137>

УДК 574.42:[581.555.3+574.472]+57.04

ДИНАМИКА АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЯ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАЛЕЖЕЙ И ОТВАЛОВ

© 2022 г. Т. В. Жуйкова^а, *, Э. В. Мелинг^а, В. С. Безель^б

^аНижнетагильский государственный социально-педагогический институт, филиал ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет»,
Россия 622031 Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, 57

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

*e-mail: hbfnt@rambler.ru

Поступила в редакцию 23.01.2022 г.

После доработки 30.01.2022 г.

Принята к публикации 31.01.2022 г.

Изучены особенности восстановления разнообразия растительных сообществ, формирующихся в разных эдафических условиях. В период 2006–2020 гг. наблюдали восстановительные сукцессии на территории Притагильской зоны Среднего Урала на 9 участках, 5 из которых представлены залежами, а 4 — зарастающими техногенными отвалами. В ходе прямых наблюдений за сообществами залежей и отвалов выявлены четыре группы фитоценозов, отражающие последовательные сукцессионные этапы: злаковые с сохранением статуса в период исследования; злаковые с последующим переходом на луговую стадию; ранние луговые и сформированные луговые. Изучена временная динамика их видового состава и альфа-разнообразия. Установлены различия в показателях разнообразия сообществ, связанные с сукцессионным возрастом и физико-химическими параметрами почв (агроземы и техноземы). Сообщества агроземов и техноземов отличаются по скорости изменения показателей альфа-разнообразия. На агроземах увеличение этих показателей происходит значительно быстрее, чем на техноземах. На техноземах переход между стадиями не сопровождается существенным увеличением разнообразия сообществ.

Ключевые слова: серийные сообщества, кластерный анализ, восстановительная сукцессия, альфа-разнообразие, залежи, промышленные отвалы, тяжелые металлы

DOI: 10.31857/S0367059722030131

Одна из форм антропогенных нарушений экосистем — замена зрелых природных биогеоценозов ранними сукцессионными стадиями и различными вариантами вторичных сообществ со сниженными экосистемными функциями [1]. Запас фитомассы и продуктивность в целом на ранних сукцессионных стадиях в тундровых, лесных, степных и других типах сообществ многократно меньше, чем в зрелых [2]. В связи с этим важное значение имеет изучение возможности и скорости восстановления исходных экосистем на деградированных территориях, в том числе на залежных землях и отвалах техногенного происхождения.

Исследования динамики залежей в различных регионах показали, что в ходе восстановительных сукцессий происходит увеличение альфа-разнообразия сообществ, возрастает доля многолетних видов, уменьшается доля видов сорно-рудеральной и нитрофильной свит [3–6], а также значимость *R*-стратегов, терофитов, анемохорных видов [7, 8]. На промышленных отвалах за счет улучшения экологических условий сукцессион-

ные процессы ведут к увеличению видового богатства, возрастанию продуктивности сообществ, усложнению видовой структуры и повышению биоразнообразия [9, 10]. Однако долгосрочная сукцессионная траектория экологических сообществ на сильно деградированных землях остается малоизученной [11].

Цель настоящей работы — на основе длительных наблюдений за ходом восстановительной сукцессии описать и классифицировать травяные серийные сообщества на залежах и отвалах Притагильской зоны Среднего Урала и оценить восстановление их разнообразия. Мы предполагали, что в зависимости от эдафических условий формируются различные по видовому составу и сукцессионному статусу серийные сообщества с разным уровнем альфа-разнообразия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на территории Притагильской зоны Среднего Урала (г. Нижний Тагил Свердловской области, 58° с.ш., 60° в.д.), для

Таблица 1. Периоды наблюдений за сообществами

Год наблюдения	Участок/Z, отн. ед.								
	агроземы					техноземы			
	A1/1.53	A2/1.44	A3/3.22	A4/3.33	A5/1.88	T1/16.23	T2/5.17	T3/26.69	T4/6.14
2006	—	—	—	—	+	—	—	+	—
2007	—	—	—	—	+	—	+	+	+
2008	—	—	—	—	+	—	+	+	+
2009	—	—	+	+	—	—	—	—	—
2010	+	—	+	+	+	+	+	+	+
2011	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2012	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2013	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2014	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2015	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2016	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2017	+	+	+	+	+	+	—	+	+
2018	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2019	+	+	+	+	+	+	—	+	+
2020	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. “+” — выполнены описания сообществ, “—” — нет наблюдений.

которой характерна техногенная трансформация природных комплексов как результат деятельности горно-добывающей и металлургической промышленности. На отвалах техногенного происхождения формируются почвы с измененными физико-химическими параметрами и повышенным депонированием в них тяжелых металлов (техноземы). Бывшие сельхозугодья представлены залежными землями, выведенными из-под пашни 12–30 лет назад (агроземы).

Химический состав почв изучали в соответствии с аттестованными методами анализа в лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург). Анализировали содержание (мкг/г): Cd^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Fe^{3+} . Меру техногенной трансформации участков определяли по суммарному показателю токсической нагрузки:

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{C_i}{C_{\phi}}$$

где C_i/C_{ϕ} — отношение концентраций элемента на исследуемом участке к фоновому значению, n — число химических элементов. При расчете Z на техногенно трансформированных территориях учитывали элементы, превышающие региональный фоновый уровень. Ежегодные наблюдения за травяными фитоценозами на агроземах (А) и техноземах (Т) выполнены с 2006 г. по 2020 г. (табл. 1).

Характеристика участков. В данной работе порядковый номер участка агроземов отражает увеличение возраста залежи и соответственно фитоценоза:

А1 — залежь с 2008 г. после прекращения использования поля под посевы овса; в настоящее время территория в хозяйственных целях не используется;

А2 — залежь с 1998 г. после прекращения посадки картофеля; в настоящее время используется как сенокос;

А3 — залежь с 1994 г. после прекращения использования пашни; кошений в период исследования не зафиксировано;

А4 — залежь с 1993 г. после прекращения посадки картофеля; участок эпизодически используется как сенокос;

А5 — залежь с 1990 г.; до 2012 г. наблюдали эпизодические кошения, позднее в сельскохозяйственных целях не использовалась.

Участки техноземов расположены на промышленных отвалах, возраст которых более 50 лет. Здесь формируются молодые почвы по буроземному и литоземному типам на техногенной почвообразующей породе, богатой обменными основаниями и элементами питания растений [12]. Порядковый номер участков соответствует увеличению времени с момента отсыпки территории отвала:

Т1 — участок расположен на небольшой средней террасе на восточном склоне Западно-Рев-

динского отвала Высокогорского горно-обогатительного комбината;

Т2 — участок в верхней части промышленного отвала цеха по переработке техногенных отходов Нижнетагильского металлургического комбината (ЕВРАЗ НТМК);

Т3 — участок на нижней террасе восточного склона Западно-Ревдинского отвала Высокогорского горно-обогатительного комбината;

Т4 — участок в верхней части отвала медно-рудных шахт рудника им. III Интернационала; до 2014 г. участок эпизодически скашивали, позднее в сельскохозяйственных целях не использовался.

Описание видового состава и проективного покрытия видов яруса травянистых растений выполнено в период максимального развития травостоя (июль). На типичных по составу и структуре участках выявляли полный список видов (видовое богатство — ВБ). Названия видов даны по сводке С.К. Черепанова [13].

В пределах пробных площадей размером 100 м² на 20 учетных площадках (0.25 м²) определяли проективное покрытие (ПП) каждого вида и на этой основе рассчитывали суммарное проективное покрытие (СПП) [14, 15] и видовую насыщенность на 5 м² (ВН). Ежегодное описание данных показателей выполняли на постоянных площадях в пределах исследуемых сообществ. Оценка структуры разнообразия дана с использованием индексов разнообразия (H) и выравненности (J) Шеннона на основе ПП каждого вида [16].

Синтаксономический статус фитоценозов определяли как безранговые сообщества в рамках высших единиц флористической классификации — порядков и классов [17, 18].

Статистический анализ выполнен с расчетом среднего арифметического (M) и стандартного отклонения (S). Счетной единицей были значения признаков в конкретный год, повторность — год. Сравнение видовой структуры сообществ проведено методом кластерного анализа. Этот метод, как правило, используется при сравнении сообществ в целях их классификации при анализе бета-разнообразия [16, 19] и реже для исследования сукцессионных траекторий [20].

Методом линейных контрастов выполнено сравнение видовой насыщенности, индексов разнообразия и выравненности Шеннона в пределах сукцессионных групп и между ними [21]. Фактическое значение сравнивали со стандартным значением F -распределения со степенями свободы $J - 1$ и $N - J$, где J — количество выборочных средних (сообществ), участвующих в анализе, N — общее количество лет наблюдений во всех сообществах ($n_j \times J$), n_j — число наблюдений в j -й группе (среднее количество лет наблюдений в сравниваемых сообществах). Статистическую обработку

выполняли с помощью стандартных пакетов программ Microsoft Excel 2007 и Statistica v. 10.0 (StatSoft, Inc., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе прямых наблюдений за ходом восстановительной сукцессии определены сукцессионные стадии и описаны серийные сообщества. В качестве критериев для выделения стадий использованы видовой состав сообществ и их видовая структура, представленная соотношением видов по проективному покрытию. Диагностические особенности этих критериев отмечены в работах [22, 23].

При определении стадий сукцессии опирались на представление о рудеральных сообществах с преобладанием многолетних злаков *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios* как предшествующей лугам стадии восстановительной сукцессии [24] и оценивали эту стадию как злаковую. Сообщества с доминированием рыхлокустовых злаков рассматривали как луговую стадию в соответствии с представлениями В.Р. Вильямса [25].

В результате кластерного анализа видовой структуры сообществ получены два типа дендрограмм (рис. 1, 2): 1) выделяется несколько кластеров, демонстрирующих закономерное изменение во времени видовой структуры разновозрастных фитоценозов, которые соответствуют отдельным серийным сообществам; 2) не наблюдается четкого разделения структуры травяного покрова на отдельные временные кластеры. В обоих случаях различия в проективном покрытии в пределах кластера отражают разногодичные флуктуации видового разнообразия конкретного сообщества.

Результаты кластерного анализа были соотнесены с особенностями видового состава фитоценозов. Такой подход позволил выделить и охарактеризовать серийные сообщества.

Серийные сообщества агроземов. Участок А1. Кластерный анализ показал наличие двух временных кластеров — 2010–2015 гг. и 2016–2020 гг. Анализ видового состава сообществ этих двух периодов позволил выделить злаковую и луговую стадии сукцессии.

Злаковая стадия характеризуется доминированием *Elytrigia repens* и/или *Taraxacum officinale* s.l. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Elytrigia repens* [Stellarietea mediae/Molinio-Arrhenatheretea]. В качестве диагностических видов класса Stellarietea mediae R. Tx. et al. ex von Rochow 1951 присутствуют *Stellaria media*, *Fumaria officinalis*, *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium setosum*; класса Molinio-Arrhenatheretea R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970 — *Taraxacum officinale* s.l., *Pimpinella saxifraga*, *Vicia cracca*, *Trifolium pratense*. За время наблюдения в составе сообщества доля сорно-полевых видов снизилась с 67 до 33% и уве-

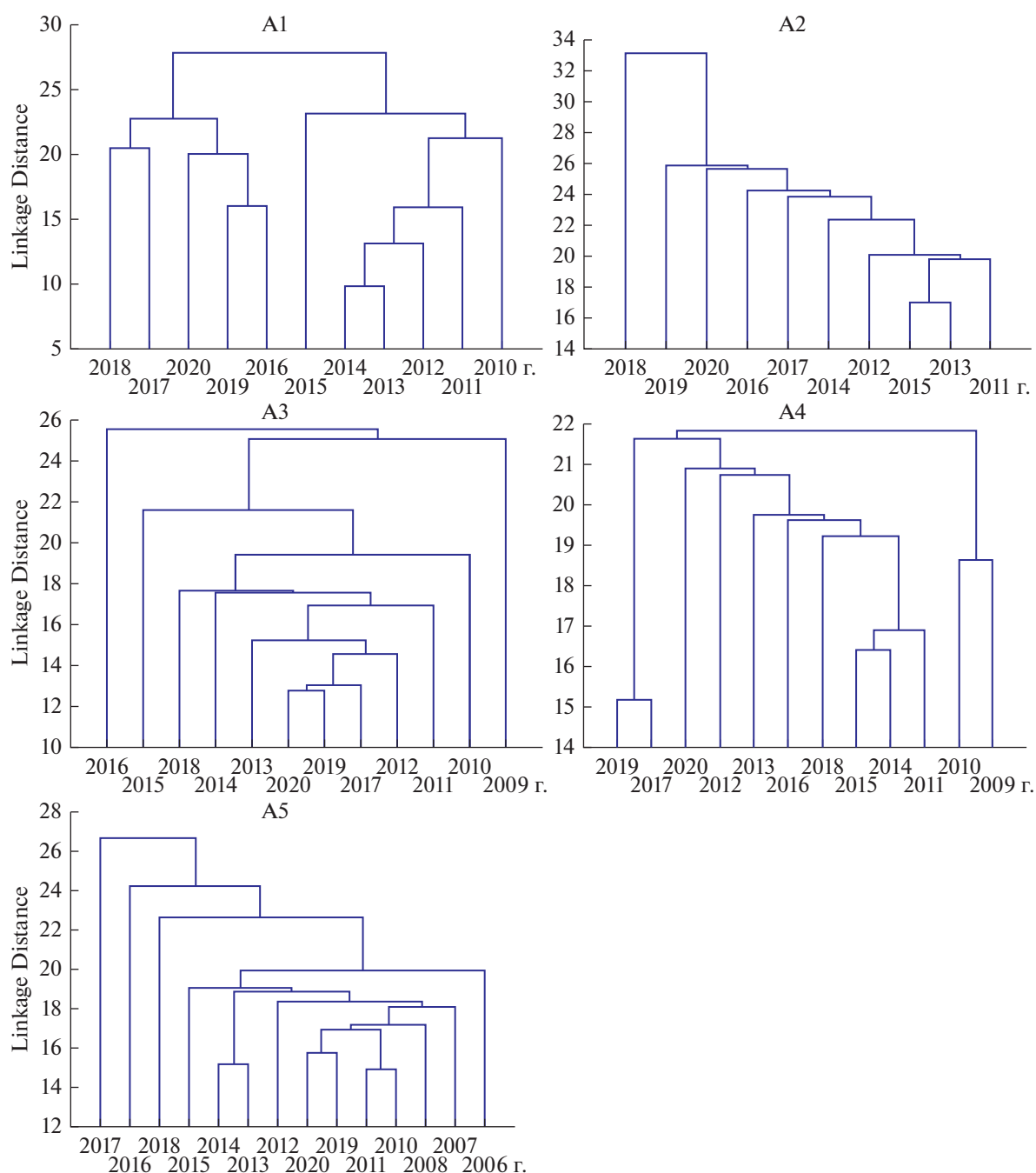


Рис. 1. Результаты кластерного анализа видовой структуры разновозрастных сообществ на агроземах.

личилась доля луговых и опушечно-луговых видов с 27 до 56%. Проективное покрытие *Elytrigia repens* колеблется от 28 до 13%.

Луговая стадия представлена полидоминантным и сменнодоминантным сообществами. В состав доминантной группы в разные годы могут входить *Poa angustifolia*, *P. palustris*, *Pimpinella saxifraga*, *Lathyrus pratensis*, *Taraxacum officinale* s.l. Фитоценоз этой стадии определен как беззранговое дериватное сообщество *Taraxacum officinale*-*Poa*

angustifolia [Artemisieta vulgaris/Molinio-Arrhenatheretea]. В качестве диагностических видов класса Artemisieta vulgaris Lohmeyer et al. in R. Tx. 1950 присутствуют *Pastinaca sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Linaria vulgaris*; класса Molinio-Arrhenatheretea — *Poa angustifolia*, *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus pratensis*, *Taraxacum officinale* s.l. За время наблюдения в составе сообщества доля сорно-полевых видов снизилась с 28 до 26% и увеличилась доля луговых и опушечно-луговых ви-

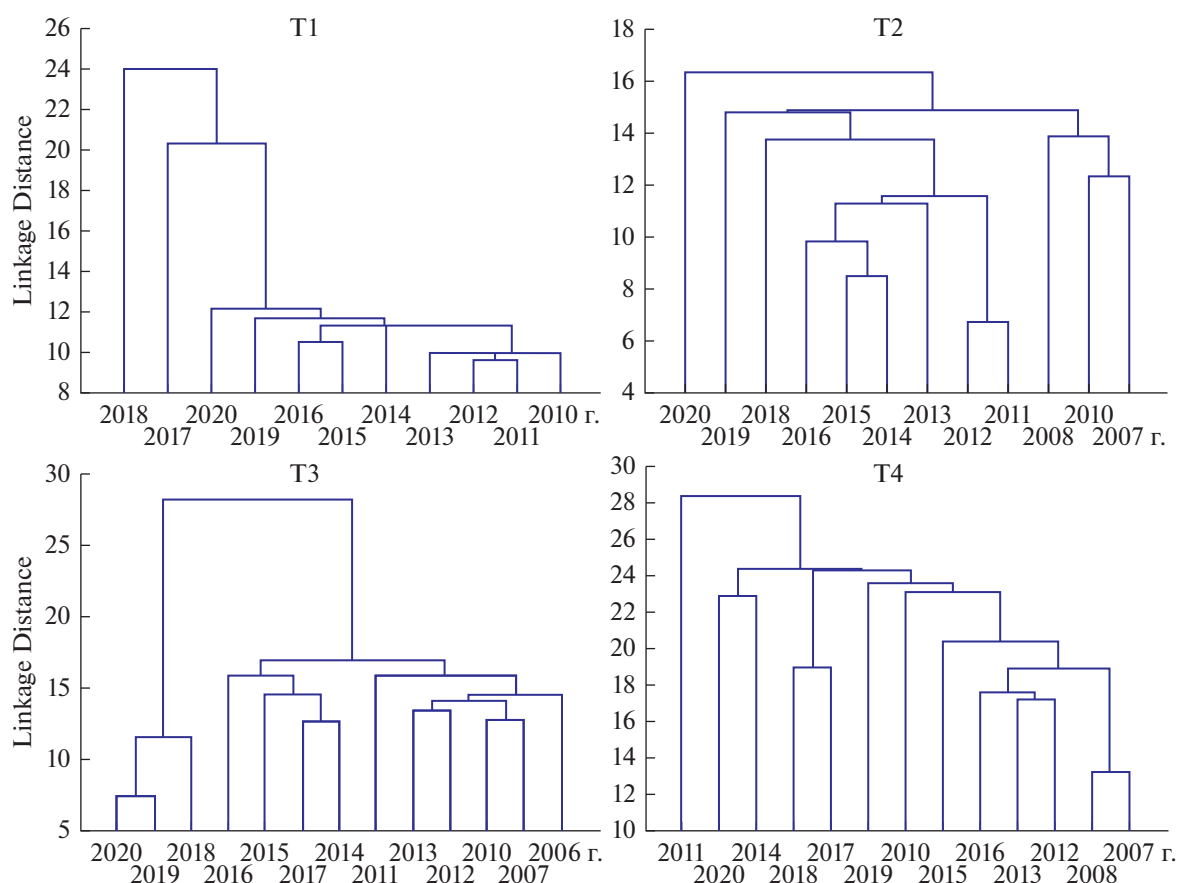


Рис. 2. Результаты кластерного анализа видовой структуры разновозрастных сообществ на техноземах.

дов с 54 до 60%. Проективное покрытие *Elytrigia repens* как доминанта первой стадии варьирует в пределах 1–4%. На этой стадии отмечено возобновление древесных растений: в 2020 г. оно было представлено *Pinus sylvestris*, *Salix* sp. и *Betula pendula*. Проективное покрытие этих видов составляет 2%.

Участок А2. Крупных временных кластеров не обнаружено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. На участке развивается молодое луговое полидоминантное сообщество с доминированием в различные годы *Lathyrus pratensis*, *Poa angustifolia*, *P. palustris*, *Festuca pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *Carum carvi*. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Pimpinella saxifraga*-*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia]. Присутствуют диагностические виды порядка Arrhenatheretalia R.Tx. 1931 класса Molinio-Arrhenatheretea: *Achillea millefolium*, *Phleum pratense*, *Taraxacum officinale* s.l., *Leucanthemum vulgare* и др. В сообществе за период исследования происходит увеличение видового богатства за счет постепенного внедрения видов опушечно-луговых (8), опушечно-лесных (4) и лесных (2). Динамика видовой структуры связана со снижением

ПП *Lathyrus pratensis* с 18% (2011 г.) до 8% (2020 г.) и увеличения ПП *Pimpinella saxifraga* с 7 до 22% соответственно. С 2014 г. отмечается возобновление *Pinus sylvestris*; к 2020 г. его ПП составляет <1%.

Участок А3. Крупных временных кластеров не выявлено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. Анализ видового состава свидетельствует о луговой стадии. Сообщество полидоминантное, с типичным для настоящих лугов составом доминантов (*Lathyrus pratensis*, *Poa palustris*, *Festuca pratensis*, *Pimpinella saxifraga*), положение которых в структуре доминирования изменяется по годам. Все виды являются диагностическими порядка Arrhenatheretalia класса Molinio-Arrhenatheretea. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Lathyrus pratensis*-*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia]. Древесные виды в 2020 г. представлены одиночными экземплярами возобновления *Sorbus aucuparia* и *Crataegus sanguinea* (проективное покрытие <1%).

Участок А4. Крупных временных кластеров не выявлено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. По видовому составу сообщество луговое с устойчивым доминированием *Alchemilla vulgaris*. Фитоценоз

определен как безранговое дериватное сообщество *Alchemilla vulgaris*-*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia/Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae]. В составе присутствуют виды порядка гликофитных лугов Arrhenatheretalia: *Lathyrus pratensis*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *Carum carvi* и др. Присутствуют виды порядка лесных полян и лугов Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae Ermakov et al., 1999: *Alchemilla vulgaris*, *Bistorta major*. Сообщества 2009–2010 гг. отличаются по видовой структуре от сообществ остальных периодов высоким уровнем покрытия *Festuca pratensis*. Динамика травяного покрова связана со снижением доли *F. pratensis* в СПП с 13–16% в 2009–2010 гг. до 6% в 2020 г. Кустарники представлены одиночными экземплярами *Chamaecytisus ruthenicus* и *Rosa acicularis* с покрытием 1.0%.

Участок А5. Крупных временных кластеров не обнаружено. По видовому составу сообщество соответствует луговой стадии. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Pimpinella saxifraga*-*Poa angustifolia* [Arrhenatheretalia]. Доминанты являются диагностическими видами порядка Arrhenatheretalia класса Molinio-Arrhenatheretea: *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Carum carvi*, *Pimpinella saxifraga*. Присутствуют виды союза Festucion pratensis Sipajlova et al., 1985 — *Trifolium pratense*, *Phleum pratense* и союза Cynosurion R. Tx. 1947 — *Taraxacum officinale* s.l., *Amoria repens*. Отмечается усиление роли *Cirsium setosum*: его доля в СПП возрастает с 3% в 2006 г. до 8% в 2020 г. Древесные виды в 2020 г. представлены возобновлением *Malus baccata* и *Crataegus sanguinea* (проективное покрытие менее 1%).

Серийные сообщества техноземов. **Участок Т1.** Отсутствие крупных временных кластеров указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии. В соответствии с видовым составом она определена как злаковая. Сообщество характеризуется доминированием *Calamagrostis epigeios*. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Tussilago farfara*-*Calamagrostis epigeios* [Dauco-Melilotion/Agropyron repentis], которое является переходным между союзом Dauco-Melilotion Görs 1966 класса Artemisietea vulgaris (диагностические виды в сообществе *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Linaria vulgaris*) и союзом Agropyron repentis класса Agropyreteea repentis Oberd. et al., 1967 (диагностические виды *Calamagrostis epigeios*, *Picris hieracioides*). В 2010 г. древесные виды были представлены единичными всходами *Pinus sylvestris*, а в 2020 г. древесно-кустарниковый покров образован разновозрастным возобновлением *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Salix* sp., *Picea obovata*, *Malus baccata*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Prunus padus*, *Crataegus sanguinea* (СПП 10%).

Участок Т2. Крупных временных кластеров не выявлено, что указывает на принадлежность к одной сукцессионной стадии, которая в соответствии с видовым составом является злаковой. В травяном покрове доминирует *Calamagrostis epigeios*. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Lathyrus pratensis*-*Calamagrostis epigeios* [Dauco-Melilotion/Agropyron repentis], которое является переходным между союзом Dauco-Melilotion (диагностические виды в сообществе *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Linaria vulgaris*) класса Artemisietea vulgaris и союзом Agropyron repentis класса Agropyreteea repentis (диагностические виды *Calamagrostis epigeios*, *Convolvulus arvensis*). Сукцессия идет в направлении развития сообщества класса Molinio-Arrhenatheretea (диагностические виды в сообществе *Poa angustifolia*, *Trifolium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Stellaria graminea* и др.). Увеличивается доля в СПП дерновинных луговых злаков, например *Poa angustifolia* (2008 г. — 1%, 2020 г. — 7%), *Poa palustris* (2007 г. — 1%, 2020 г. — 5%). Сообщества с наименьшей долей дерновинных злаков в СПП в дендрограмме несколько обособлены. В пределах пробной площади древесно-кустарниковый покров на начало наблюдений был представлен одиночным кустом *Salix* sp. В 2020 г. отмечено разновозрастное возобновление *Pinus sylvestris*, *Salix* sp., *Betula pendula*, *Malus baccata*, *Rosa acicularis*, *Hippophae rhamnoides*. Проективное покрытие — 4%.

Участок Т3. Растительный покров за период наблюдений существенно изменился. Дендрограмма видовой структуры показывает наличие двух временных кластеров — 2006–2013 гг. и 2014–2020 гг., что указывает на две сукцессионные стадии. Первая стадия — злаковая — характеризуется доминированием *Calamagrostis epigeios*. Фитоценоз определен как безранговое дериватное сообщество *Tussilago farfara*-*Calamagrostis epigeios* [Dauco-Melilotion/Agropyron repentis]. Сообщество является переходным между союзом Dauco-Melilotion класса Artemisietea vulgaris (диагностические виды в сообществе *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Linaria vulgaris*) и союзом Agropyron repentis класса Agropyreteea repentis (диагностические виды *Calamagrostis epigeios*, *Picris hieracioides*). Динамика сообщества связана со снижением ПП *Calamagrostis epigeios* с 32% в 2006 г. до 16% в 2013 г. Древесно-кустарниковые виды представлены одиночными экземплярами возобновления *Betula pendula*, *Salix* sp. с покрытием 1%.

Вторая стадия — луговая. Присутствуют диагностические виды класса Molinio-Arrhenatheretea союза Cynosurion R. Tx. 1947 (*Festuca rubra*, *Pimpinella saxifraga*, *Medicago lupulina*, *Leontodon autumnalis*) и союза Festucion pratensis Sipajlova et al., 1985 (*Trifolium pratense*, *Hieracium umbellatum*). Сохраняются и диагностические виды союза Dauco-

Melilotion класса *Artemisietea vulgaris* (*Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Picris hieracioides*). Фитоценоз можно определить как безранговое дериватное сообщество *Picris hieracioides*-*Festuca rubra* [*Artemisietea vulgaris*/Molinio-Arrhenatheretea]. Сообщество полидоминантное. В составе доминантной группы могут быть *Festuca rubra*, *Picris hieracioides*, *Melilotus albus*, *Hieracium umbellatum* и др. На этой стадии проективное покрытие *Calamagrostis epigeios* как доминанта первой стадии продолжает сокращаться — с 9% в 2014 г. до 1% в 2020 г. Наблюдается сокращение покрытия дерновинных злаков — с 13% в 2017 г. до 6% в 2020 г. и усиление роли *Trifolium pratense*, который в период 2018–2020 гг. становится доминантом.

Таким образом, на стадии рудерализированных суходольных лугов происходит перестройка структуры доминирования, при этом сообщество остается травяным с доминированием луговых видов. Древесно-кустарниковый покров в начале данной стадии представлен возобновлением *Betula pendula*, *Salix* sp., *Pinus sylvestris* (2%). В 2020 г. отмечено разновозрастное возобновление видов *Betula pendula*, *Salix* sp., *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, *Populus tremula*, *Amelanchier* sp., *Malus baccata*, *Acer negundo*, *Rosa acicularis*, *Crataegus sanguinea* (СПП 12%). В настоящее время покрытие древесно-кустарникового покрова еще не достигло порогового значения в 30% [8], соответствующего переходу на новую сукцессионную стадию, и сообщество остается луговым.

Участок Т4. Крупные временные кластеры отсутствуют. По составу видов сообщество является луговым, по структуре доминирования — полидоминантным. В состав доминантной группы могут входить *Trifolium pratense*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Vicia cracca*, *Achillea millefolium* и др. Фитоценоз определен как безранговое базальное сообщество *Trifolium pratense*-*Festuca pratensis* [Arrhenatheretalia]. Диагностические виды порядка Arrhenatheretalia класса Molinio-Arrhenatheretea — *Trifolium pratense*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Carum carvi* L. и др. Древесно-кустарниковые растения представлены одиночными особями *Chamaecytisus ruthenicus* с покрытием 1%.

Таким образом, сукцессионные процессы в сообществах разных участков различаются. На большинстве участков представлены сообщества, находящиеся на одной сукцессионной стадии: злаковой (Т1, Т2) или луговой (А2, А3, А4, А5 и Т4), на участках А1 и Т3 наблюдается серия, включающая две стадии: злаковую и луговую. Учитывая вышесказанное, при построении сукцессионного ряда использован прямой метод, а также косвенный метод экстраполяции пространственных рядов динамики растительности во временные [15]. В результате выделены четыре группы фитоценозов, отражающие последова-

тельные сукцессионные этапы: 1) злаковые — с сохранением сукцессионного статуса в течение наблюдаемого периода (далее — злаковые); 2) переходные злаковые — стадия, предшествующая переходу на луговую; 3) ранние луговые (рудерализованные луга), формирующиеся на основе злаковой стадии, включают виды предыдущей стадии с высоким покрытием; 4) сукцессионно стабильно луговые, которые характеризуются большим разнообразием злаков (далее — луговые).

Альфа-разнообразие. Всего зарегистрировано 120 видов травянистых и 16 древесных растений. Максимальное видовое богатство отмечено в молодом луговом фитоценозе участка А2, минимальное — в злаковых сообществах техногенно нарушенных территорий Т1 и Т2. Независимо от сукцессионной группы во всех сообществах со временем наблюдали увеличение видового богатства (табл. 2), за исключением раннего лугового сообщества участка Т3. Наибольший рост видового богатства отмечен в луговом фитоценозе участка А4 за счет внедрения опушечно-лесных и лесных видов из прилегающих лесных сообществ и в молодом луговом сообществе участка А2 за счет внедрения преимущественно опушечно-луговых видов.

Наименьшим альфа-разнообразием на агроземмах обладают переходные злаковые сообщества. В градиенте сукцессионного возраста прослеживается повышение показателей альфа-разнообразия у раннего и молодого луговых фитоценозов, а затем снижение у зрелых луговых. Луговые сообщества различаются по индексу разнообразия, но сходны по индексу выравненности. Молодое луговое сообщество агроземов отличается от зрелых более высокими видовой насыщенностью и разнообразием. Все сукцессионные стадии в пределах агроземов статистически значимо отличаются по видовой насыщенности. По индексам разнообразия и выравненности Шеннона значимо различаются только переходные злаковые и ранние луговые, а также молодое и зрелые луговые сообщества (табл. 3).

В отличие от фитоценозов агроземов переход между стадиями на техноземах не сопровождается существенным увеличением разнообразия. Статистически значимы различия только по видовой насыщенности между злаковой и переходной злаковой стадиями. Таким образом, при переходе со злаковой стадии на следующую рост числа видов не сопровождается увеличением их проективного покрытия, что отражается на стабильности видового разнообразия и выравненности видовой структуры сообществ.

Оценить роль субстрата в процессах восстановления травяного покрова можно при сравнении сообществ агроземов и техноземов в пределах отдельных сукцессионных стадий. На переходной

Таблица 2. Видовое разнообразие сообществ

Вид (группа) сообщества	Участок	Период (<i>n</i> , лет)	Видовое богатство травяного яруса, шт	Видовая насыщенность травяного яруса, шт/5 м ²	Индекс разнообразия Шеннона	Индекс выравненности Шеннона
Злаковые	T1	2010–2020 (11)	23 → 25	19.64 ± 3.41	2.19 ± 0.27	0.74 ± 0.07
	T2	2007–2020 (12)	24 → 26	18.08 ± 2.54	1.83 ± 0.15	0.63 ± 0.04
Переходные злаковые	A1	2010–2015 (6)	33 → 36	25.33 ± 3.01	2.19 ± 0.09	0.68 ± 0.04
	T3	2006–2013 (7)	32 → 39	26.00 ± 5.23	2.28 ± 0.40	0.70 ± 0.10
Ранние луговые	A1	2016–2020 (5)	39 → 43	30.20 ± 1.30	2.64 ± 0.11	0.77 ± 0.03
	T3	2014–2020 (7)	39 → 34	25.57 ± 1.90	2.48 ± 0.31	0.76 ± 0.09
Луговые	A2	2011–2020 (10)	40 → 50	35.60 ± 1.84	2.85 ± 0.13	0.80 ± 0.03
	A3	2009–2020 (12)	38 → 42	31.67 ± 3.14	2.73 ± 0.12	0.79 ± 0.02
	A4	2009–2020 (12)	37 → 52	34.33 ± 5.87	2.45 ± 0.16	0.70 ± 0.04
	A5	2006–2020 (14)	38 → 42	27.50 ± 2.35	2.61 ± 0.11	0.79 ± 0.03
	T4	2007–2020 (13)	34 → 37	29.15 ± 3.93	2.78 ± 0.10	0.83 ± 0.03

Таблица 3. Результаты сравнения видового разнообразия и выравненности видовой структуры сообществ методом линейных контрастов

Групповые контрасты	df	Видовая насыщенность травяного яруса, шт/5 м ²		Индекс разнообразия Шеннона		Индекс выравненности Шеннона	
		F	p	F	p	F	p
Стадии на агроземах							
[A1 (переходные злаковые)] – [A1 (ранние луговые)]	1; 9	9.2	<0.05	10.98	<0.01	9.0	<0.05
[A1 (ранние луговые)] – [A2 (молодые луговые)]	1; 13	7.6	<0.05	3.88	>0.05	2.30	>0.05
[A2] – [(A3 + A4 + A5)/3]	3; 44	3.64	<0.05	11.36	<0.001	4.0	<0.05
Стадии на техноземах							
[(T1 + T2)/2] – [T3 (переходные злаковые)]	2; 26	4.99	<0.05	2.50	>0.05	0.3	>0.05
[T3 (переходные злаковые)] – [T3 (ранние луговые)]	1; 12	0.20	>0.05	1.05	>0.05	1.08	>0.05
[T3 (ранние луговые)] – [T4]	1; 18	2.60	>0.05	2.9	>0.05	2.33	>0.05
В пределах стадии							
[T1] – [T2]	1; 21	1.26	>0.05	4.00	>0.05	4.78	>0.05
[A1 (переходные злаковые)] – [T3 (переходные злаковые)]	1; 11	0.29	>0.05	0.60	>0.05	0.49	>0.05
[A1 (ранние луговые)] – [T3 (ранние луговые)]	1; 10	4.94	>0.05	1.23	>0.05	0.26	>0.05
[A2] – [(A3 + A4 + A5 + T4)/4]	4; 57	11.54	<0.001	5.25	<0.01	2.00	>0.05
[A2] – [T4]	1; 21	5.38	<0.05	1.75	>0.05	3.0	>0.05
[A2 + A3 + A4 + A5]/4 – [T4]	4; 64	2.60	<0.05	3.00	<0.05	6.00	<0.01
Между стадиями							
[(T1 + T2)/2] – [переходные злаковые: (A1 + T3)/2]	3; 32	6.39	<0.001	3.21	<0.05	2.63	>0.05
[переходные злаковые: (A1 + T3)/2] – [ранние луговые: (A1 + T3)/2]	3; 21	2.05	>0.05	3.32	<0.05	2.78	>0.05
[ранние луговые: (A1 + T3)/2] – [(A2 + A3 + A4 + A5 + T4)/5]	6; 66	4.83	<0.001	3.08	<0.01	1.5	>0.05
[(T1 + T2)/2] – [(A2 + A3 + A4 + A5 + T4)/5]	7; 77	15.05	<0.001	17.63	<0.001	10.53	<0.001

злаковой стадии все показатели разнообразия незначительно выше на техноземах, а на ранней луговой — на агроземах. Однако если на начальных стадиях сукцессии различия в разнообразии сообществ агроземов и техноземов статистически незначимы, то на луговой стадии по всем показателям установлены статистически значимые различия. Так, луговое сообщество техноземов (Т4) характеризуется меньшей видовой насыщенностью, но большим видовым разнообразием и выравненностью по сравнению с луговыми сообществами агроземов (А2–А5). Такое соотношение этих показателей может рассматриваться как один из механизмов устойчивости лугового сообщества на техноземах.

В целом выделенные группы серийных сообществ характеризуются разными уровнями разнообразия и их динамикой. Видовая насыщенность и индекс разнообразия растут до стадии молодых луговых сообществ, а затем снижаются. Выравненность сообществ — более консервативный показатель. Значимые различия установлены только между злаковой и луговой стадиями, для последней характерны более высокие показатели. В целом различия между выделенными сукцессионными группами статистически значимы по видовой насыщенности и индексу разнообразия.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Динамические процессы, характерные для сукцессионного ряда, полученного в ходе прямых наблюдений на агроземах (участок А1) и техноземах (участок Т3), различны. Серия на агроземах характеризуется уменьшением покрытия сорных видов, их постепенным выпадением из состава сообществ, внедрением опушечно-луговых видов. Наблюдается ослабление роли длиннокорневищного злака *Elytrigia repens* и усиление дерновинных злаков, что соответствует существующим представлениям о динамике лугов [25]. Отмечено постепенное снижение покрытия *Elytrigia repens* на злаковой стадии и резкое сокращение (ниже 10%) при переходе на раннюю луговую стадию.

Серия сообществ на техноземах характеризуется ослаблением позиции *Calamagrostis epigeios* и внедрением дерновинных злаков, а также активным возобновлением древесных видов. Ослабление позиции *C. epigeios*, видимо, связано с самоугнетением [26] и затенением, которое он не переносит. Последнее является результатом постепенного увеличения высоты деревьев в сообществах, формирующихся на склонах около террас. Такой тип взаимоотношений можно оценить как конкурентное исключение через затенение [27]. По мере ослабления позиции *C. epigeios* появляется возобновление древесных растений. Это связано с тем, что *C. epigeios* угнетает сеянцы древесных растений [28].

По мере ослабления *Calamagrostis epigeios*, а также содоминанта *Tussilago farfara* роль доминанта переходит к *Festuca rubra*, доминирование которой в данном сообществе обусловлено ее биологическими особенностями, — она относится к мелкоукореняющимся злакам. В естественных условиях основная масса корней *F. rubra* размещается в слое 6(10)–15 см [29], что позволяет осваивать территорию с неразвитым почвенным покровом. На участке Т3 почва молодая, представлена слабовыраженной подстилкой, состоящей в основном из ветоши трав, и слабозадернованным гумусовым горизонтом мощностью 4.5–5.0 см. Ниже залегает субстрат отвала: суглинок с включениями шлака, руды, талька, известняка, агломерата, концентрата, окалины, шлама, кокса и т.д. [12].

Постепенное развитие возобновления древесных видов ведет к затенению травяного яруса и усилению угнетения *Calamagrostis epigeios*, а затем и *Festuca rubra*, выпадению опушечно-луговых видов. Доминирование переходит к *Trifolium pratense*. Изменение состава и структуры травяного яруса луговых сообществ под влиянием древесных растений показано во многих работах [30, 31]. В нашем случае описанные выше изменения не приводят к существенной перестройке сообщества — оно остается луговым с доминированием группы опушечно-луговых и луговых видов.

Как и в случае серии на участке агрозема А1, при переходе со злаковой стадии на луговую на техноземе происходит снижение покрытия доминанта первой стадии (длиннокорневищного злака) ниже 10%. Таким образом, пороговым значением покрытия доминанта злаковой стадии при переходе на луговую является 10%.

Сопоставление двух злаковых сообществ техноземов (Т1 и Т2) с разным уровнем загрязнения почвы тяжелыми металлами показывает существенные различия по индексам разнообразия и выравненности, что коррелирует с их различиями по степени доминирования *Calamagrostis epigeios*. Сообщество участка Т1 в большей степени приближается к критической точке проективного покрытия доминанта (10%). Положительная динамика наблюдается для древесно-кустарниковых видов, что позволяет предположить в дальнейшем переход к развитию лесного сообщества на этом участке.

Сообщество участка Т2 в большей степени отражает признаки злаковой стадии. Оно характеризуется сохранением высокого покрытия *Calamagrostis epigeios* как доминанта и низкими значениями индексов разнообразия (*H*) и выравненности (*J*) Шеннона. Положительная динамика в развитии дерновинных злаков на этом участке позволяет предположить возможность перехода в перспективе на луговую стадию.

Таким образом, различия показателей разнообразия сообществ связаны с их сукцессионным возрастом и физико-химическими параметрами почв.

ВЫВОДЫ

1. На исследованной территории выявлено 11 безранговых сообществ, относящихся к четырем классам растительности. Сообщества объединены в четыре группы, образующие следующий сукцессионный ряд: злаковые → переходные злаковые → ранние луговые → луговые.

2. В сукцессионном градиенте до стадии молодого лугового сообщества наблюдается увеличение видового богатства, видовой насыщенности и разнообразия. При переходе к зрелой луговой стадии эти показатели снижаются.

3. Сообщества агроземов и техноземов отличаются по скорости изменений в ходе сукцессии видовой насыщенности, разнообразия и выравниваемости. На агроземах эти показатели значимо увеличиваются, на техноземах переход между стадиями не сопровождается их существенным ростом.

4. Показана информативность использования кластерного анализа видовой структуры сообществ для выявления сукцессионных стадий. В качестве критерия при установлении границы злаковой и луговой стадий можно использовать величину проективного покрытия доминанта злаковой стадии в 10%.

Работа выполнена в рамках госзадания Нижнетагильского государственного социально-педагогического института ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» и Института экологии растений и животных УрО РАН.

Авторы благодарны профессору ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет» докт. биол. наук А.Р. Ишбирдину за методическую помощь и ценные замечания к работе.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлов Д.С., Букварева Е.Н. Биоразнообразие и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.
2. Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 308 с.
3. Дикарева Т.В., Опарин М.Л. Растительность северной части сухих степей Заволжья и ее антропогенные производные на залежах и пастбищах // Поволжский экологич. журн. 2002. № 3. С. 199–216.
4. Клюев Ю.А. Анализ восстановительной сукцессии на залежах Клетнянского полесья (в пределах Брянской области) // Бюлл. Брянского отд. РБО. 2013. № 2(2). С. 55–61.
5. Овчарова Н.В., Ямалов С.М. Синтаксономический и ординационный анализы восстановительных сукцессий травяной растительности правобережья реки Оби (Алтайский край) // Изв. Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3-1. С. 388–394.
6. Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Детерминированность и синхронность залежной сукцессии в степях Тувы // Изв. РАН. Серия биологич. 2014. № 6. С. 621–630.
7. Debussche M., Escarré J., Lepart J. et al. Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited // Journal of Vegetation Science. 1996. № 7. P. 519–526.
8. Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M. et al. Impacts of land abandonment on vegetation: Successional pathways in european habitats // Folia Geobotanica, Springer Verlag. 2011. V. 46 (4). P. 303–325. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
9. Манаков Ю.А., Куприянов А.Н. Критерии для диагностики первичных стадий сукцессии на отвалах Кузбасса // Горный информационно-аналитический бюлл. 2009. Т. 7. № 12. С. 186–193.
10. Наумова Л.Г. Экологическая ботаника. Ч. II. Фитоценология: Учеб. пособие-экстерн для магистрантов биологического и экологического направлений. Уфа: Вагант, 2012. 42 с.
11. Dhar A., Comeau P.G., Karst J. et al. Plant community development following reclamation of oil sands mine sites in the boreal forest: a review // Environmental Reviews. 2018. V. 26 (3). P. 286–298. <https://doi.org/10.1139/er-217-0091>
12. Жуйкова Т.В., Мелинг Э.В., Кайгородова С.Ю. и др. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале // Экология. 2015. № 3. С. 163–172. [Zhuikova T.V., Meling E.V., Kaigorodova S.Yu. et al. Specific features of soils and herbaceous plant communities in industrially polluted areas of the Middle Urals // Russ. J. of Ecology. 2015. V. 46. № 3. P. 213–221. <https://doi.org/10.1134/S1067413615030133>]
13. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
14. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.
15. Махнев А.К., Трубина М.Р., Прямоусова С.А. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала / Отв. ред. Шиятов С.Г. и др. Свердловск, 1990. С. 3–40.
16. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. Биологическое разнообразие: Учеб. пособие. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. 432 с.
17. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
18. Копе́цку К., Нейну С. A new approach to the classification of antropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. V. 29. P. 17–20.
19. Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ)

- ществ): Учеб. пособие. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2015. 166 с.
20. Kavğacı A., Şilc U., Basaran S. et al. Classification of plant communities along postfire succession in *Pinus brutia* (Turkish red pine) stands in Antalya (Turkey) // Turkish J. of Botany. 2017. V. 41. P. 299–307.
21. Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 495 с.
22. Курочкина Л.Я., Вухрер В.В. Развитие идей В.Н. Сукачева о сингенезе // Вопросы динамики биогеоценозов: IV ежегодные чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1987. С. 5–27.
23. Куприянов А.Н., Манаков Ю.А. Закономерности восстановления растительного покрова на отвалах Кузбасса // Сибирский лесной журн. 2016. № 2. С. 51–58.
24. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учеб. для вузов. М.: Логос, 2000. 264 с.
25. Работнов Т.А. Луговедение. Биология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1984. 320 с.
26. Любарский Е.Л. К изучению экологии и взаимоотношений некоторых длиннокорневищных растений сосняков // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. С. 290–312.
27. Куркин К.А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 419–424.
28. Уланова Н.Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1995. Вып. 10. С. 4–19.
29. Егорова В.Н. Овсяница красная // Биологическая флора Московской области / Под ред. Павлова В.Н., Работнова Т.А., Тихомирова В.Н. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 78–90.
30. Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. Восстановление лесной растительности на месте суходольных лугов // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1383–1386.
31. Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестник Санкт-Петербургского ун-та, 2012. Сер. 3. Вып. 2. С. 3–12.

УДК 630*561.24+551.583(470.56)

РЕКРЕАЦИЯ И РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ СОСНЯКОВ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ “ОЗЕРО ТУРГОЯК”, ЮЖНЫЙ УРАЛ

© 2022 г. В. В. Кукарских^а, Н. М. Дэви^{а, *}, М. О. Бубнов^а, Л. И. Агафонов^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202/3

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

Поступила в редакцию 02.12.2021 г.

После доработки 28.01.2022 г.

Принята к публикации 30.01.2022 г.

В старовозрастных древостоях исследовано влияние рекреационных нагрузок на радиальный прирост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на участках с V стадией рекреационной дигрессии на территории организованного и неорганизованного отдыха и ненарушенных участках. За 100-летний период не обнаружено негативных изменений в динамике радиального прироста, обусловленных рекреацией, но установлено значимое увеличение ширины годичных колец и числа выпадающих годичных колец в хронологиях на участках активной рекреации. Выявлена линейная зависимость между числом выпадающих колец и индексом суровости засух scPDSI. В условиях летних засух близость озера может смягчать негативное влияние рекреации на древостои даже на участках с V стадией рекреационной дигрессии.

Ключевые слова: рекреационная дигрессия, сосна обыкновенная, радиальный прирост, засухи, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0367059722030076

С 1970 г. население планеты возросло в 2 раза, а площадь урбанизированных территорий удвоилась с 1992 г. [1]. В последние десятилетия в связи с возросшей мобильностью населения, расширением индустрии массового отдыха и трендом на развитие местного туризма, широким доступом к электронным источникам информации вырос поток желающих провести свободное время за городом, на особо привлекательных природных территориях.

В Челябинской области популярностью пользуется оз. Тургояк. О привлекательности озера как места отдыха известно еще с рубежа XIX–X вв. Одно из первых упоминаний об озере как курортной зоне встречается в книге В.А. Весновского “Иллюстрированный путеводитель по Уралу” [2], а позднее были опубликованы результаты исследований географа В.Н. Сементовского [3, 4], благодаря которым озеро Тургояк получило общероссийскую известность. Берега озера полностью покрыты сосновым лесом и на протяжении более 100 лет являются местом массового отдыха. Близкое расположение крупных городских агломераций — Миасса, Златоуста, Кыштыма, Челябинска, Екатеринбурга — привлекает в окрестности оз. Тургояк много отдыхающих. В результате существует проблема чрезмерного и неконтролируемого рекреационного использования и деграда-

ции его прибрежных территорий, которая привлекает большое общественное внимание.

Цель настоящей работы состояла в исследовании реакции деревьев и древостоев сосны на рекреационную нагрузку. Ставились следующие задачи: 1) исследовать возрастную структуру древостоев; 2) изучить влияние рекреации и факторов климата на радиальный прирост деревьев; 3) определить для древостоев риски природно-антропогенного характера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу исследований положен сравнительный анализ реакции деревьев и древостоев в зоне активной рекреации и на ненарушенных участках. Под зоной активной рекреации понимается “объект рекреационный — любое ограниченное по площади место, обладающее особенно привлекательными для отдыха свойствами” [5]. Под рекреационной нагрузкой принято понимать непосредственное влияние различных видов отдыха и транспорта отдыхающих на природные комплексы и объекты, имеющие наиболее выраженную привлекательность для посетителей и отдыхающих по причине их живописности, эстетической комфортности или бальнеологическим факторам [6].

Степень рекреационной нагрузки принято представлять стадиями рекреационной дигрессии (РД), которые соответствуют этапам трансформаций биоценозов [7–9]. Среди методов оценки РД наиболее часто используют метод учета доли площади, вытоптанной до минерального горизонта. В соответствии с вытоптанной площадью выделяются уровни рекреационной нагрузки, каждому из которых присваивается соответствующая стадия РД, характеризующая этап рекреационных изменений [6].

Подход, основанный на выделении стадий дигрессии по вытоптанной площади, получил широкое распространение в рекреационном лесоведении. В настоящее время существует несколько схем определения стадий РД [7, 8, 10–14], которые достаточно сходны при определении доли вытоптанной площади. Для определения стадий РД мы руководствовались исследованиями Н.С. Казанской с соавт. [7] и Л.П. Рысина с соавт. [8].

Учитывали следующие положения о влиянии рекреации на древостой:

- реакция древесного яруса на рекреационное воздействие проявляется позднее, чем других ярусов растительности [9, 15];

- в результате уплотнения почвы и ухудшения ее водно-физических свойств увеличивается число суховершинных деревьев; древостой на уплотненных почвах чаще подвергаются инвазии насекомых-вредителей, грибных заболеваний, менее устойчивы к неблагоприятным погодно-климатическим факторам [16, 17];

- при рекреационных нагрузках III и больших стадий РД наблюдается снижение радиального прироста деревьев [18, 19];

- с увеличением рекреационной нагрузки изменяется возрастная структура древостоев: возрастает доля молодых, а старые особи исчезают [20, 21].

Объектом исследования были лесные участки прибрежной зоны оз. Тургояк на территориях организованного отдыха (базы отдыха) и на берегу озера-спутника Инышко – территория неорганизованного отдыха. Были выбраны четыре территории со сходными геоморфологическими и микроклиматическими условиями в исторически сходных лесорастительных и погодно-климатических условиях (рис. 1). Каждая территория представлена тест-полигонами (ТП) с участками V степени РД и ненарушенными (контрольными) ТП без видимых следов рекреации (табл. 1). Критерии подбора контрольных ТП: отсутствие тропиной сети; наличие ярусов естественного живого напочвенного покрова, подлеска и подроста. Три территории являются зонами организованного отдыха: клуб-отель “Золотой пляж” (ТП 1а, 1б, 1в); Городской пляж на южном берегу оз. Тургояк, с. Тургояк (ТП 3а, 3б, 3в); база отды-

ха “Форелька” (ТП 4а, 4б). Тест-полигоны на берегу оз. Инышко относятся к зоне неорганизованного отдыха (ТП 2а, 2б). Наиболее старым рекреационным объектом (используется более 100 лет) является Городской пляж.

Инфраструктура баз отдыха вписана в сохранившиеся естественные древостой, где сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является основным лесообразователем и в свежих типах лесорастительных условий формирует тип леса сосняк мшисто-разнотравный [22]. На ненарушенных ТП обильны подрост (высота 0.5–2 м, возраст до 10 лет) и подлесок, хорошо развит живой напочвенный покров (проективное покрытие до 100%). Увлажнение ТП обеспечивается атмосферными осадками. На пляжных ТП может сказываться влияние уровня озера, поскольку они располагаются в непосредственной близости от уреза воды.

В зоне активной рекреации выбирали участки с оборудованными местами отдыха в виде беседок, мангальных зон, оборудованных костровищ, организованные под пологом древостоя. На пляжах исследовали деревья в береговой полосе не далее 15 м от уреза воды. Все рекреационные ТП имели 100% площади, вытоптанной до минерального горизонта. У двух третей деревьев на Городском пляже (ТП 3а) корневая система со стороны озера подвергалась волновой абразии. У всех деревьев поверхностные корни были частично оголены от вытаптывания. На всех деревьях в зонах рекреации имелись механические повреждения от 10% (ТП 1а) до 70% (ТП 3а) поверхности стволов на высоте до 1.5 м от комля. На всех ТП не отмечено суховершинности крон деревьев, поражения деревьев насекомыми-вредителями или грибными заболеваниями.

На каждом ТП выбирали площадку, на которой отбирали керны древесины на высоте ствола 1.1–1.3 м со всей выделенной площади ТП (табл. 2). По кернам определяли возрастную структуру древостоя каждого участка с распределением по 20-летним классам возраста [23]. Анализ различий в абсолютной величине годичного прироста на рекреационных и ненарушенных ТП исследовали в период 1940–2016 гг. В старовозрастных древостоях на этом этапе роста уже не выражена возрастная кривая годичного прироста, которая у всех деревьев характеризуется горизонтальной прямой. Также с 1940-х гг. можно ожидать накопленный с 1900-х гг. эффект влияния рекреационной нагрузки на радиальный прирост деревьев.

Дальнейшую обработку кернов выполняли по общепринятой методике [24]. Измерения ширины годичных колец и визуальную перекрестную датировку индивидуальных древесно-кольцевых хронологий (ДКХ) выполняли на комплексе LINTAB 5 в программном пакете TSAP [25]. Ка-

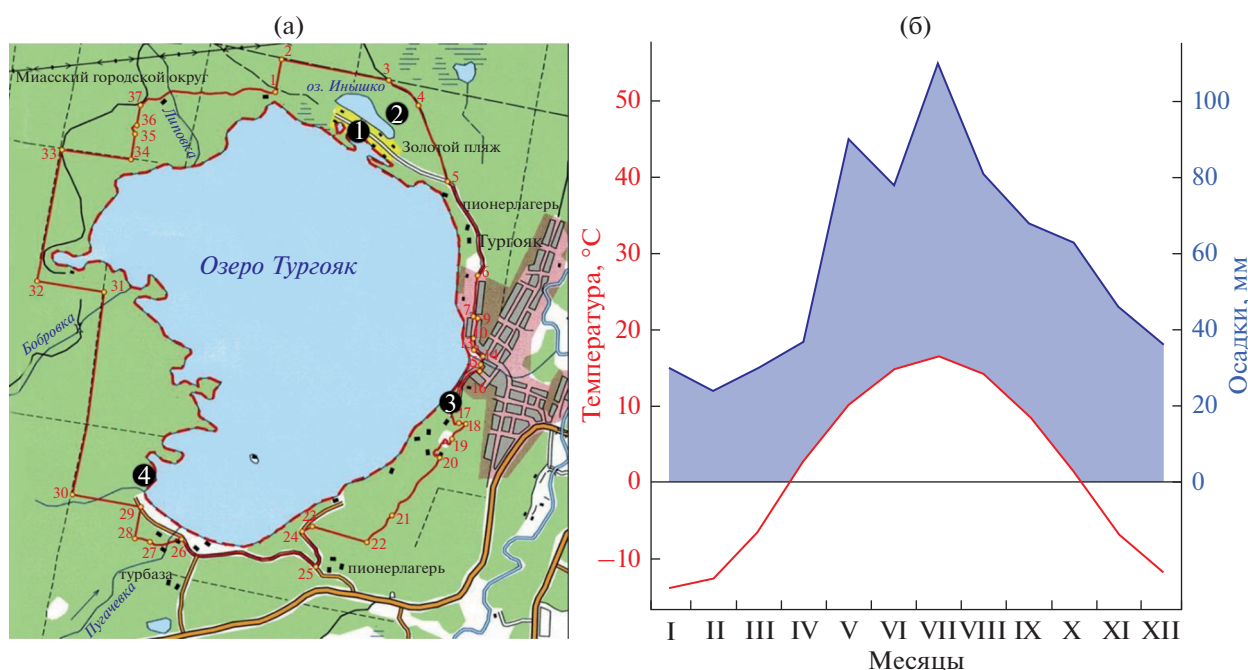


Рис. 1. Окрестности оз. Тургойск (а) и тест-полигоны: 1 – клуб-отель “Золотой пляж”, 2 – оз. Инышко, 3 – Городской пляж, 4 – база отдыха “Форелька”, участок “Мысы”; климатограмма (б) по метеостанции Златоуст за 1936–2016 гг. (55°10' с.ш., 59°40' в.д.), расстояние до оз. Тургойск 47 км.

чество перекрестного датирования ДКХ проверяли в программе COFESNA [26]. В анализе использовали хронологии по ширине годовичных колец (ШГК) и хронологии индексов прироста. Для

построения последних применяли процедуру стандартизации, которая позволяет устранить в хронологиях по ШГК влияние возраста деревьев и случайных кратковременных воздействий раз-

Таблица 1. Краткая характеристика дендрохронологических тест-полигонов и собранного материала в прибрежной зоне оз. Тургойск

Номер тест-полигона	Территория	Характеристика условий	Площадь участка, м ²	Количество деревьев	Состав древостоя
1а	Клуб-отель “Золотой пляж”	Рекреационный участок, мангальная зона	1087	44	10С
1б	Клуб-отель “Золотой пляж”	Рекреационный участок, пляж	680	31	10С
1в	Клуб-отель “Золотой пляж”	Ненарушенный участок	900	51	10С
2а	Оз. Инышко	Рекреационный участок, зона палаток	1150	44	10С ед. Лц
2б	Оз. Инышко	Ненарушенный участок	800	21	10С ед. Лц
3а	Городской пляж	Рекреационный участок, Береговая линия 200 м	32	32	10С
3б	Городской пляж	Рекреационный участок, зона палаток	1230	26	10С
3в	Городской пляж	Ненарушенный участок	590	30	10С ед. Лп
4а	База отдыха “Форелька”	Рекреационный участок, зона палаток	1020	72	10С ед. Лц
4б	База отдыха “Форелька”	Ненарушенный участок	450	46	10С ед. Лц

Таблица 2. Статистические характеристики хронологий по ширине годовых колец

Тест-полигон	Период, годы	Длина, лет	Возраст деревьев, средний/медиана	Межсерийный коэффициент корреляции	Коэффициент чувствительности	Ширина годового кольца (1920–2016 гг.), мм	Выпавшие кольца, %	Автокорреляция I порядка
						средняя $\pm$ SD		
1а	1817–2016	200	146/146	0.71	0.31	0.77 $\pm$ 0.29	0.376	0.785
1б	1799–2015	217	174/174	0.69	0.35	0.68 $\pm$ 0.23	0.53	0.807
1в	1803–2016	214	194/203	0.79	0.34	0.46 $\pm$ 0.15	0.931	0.773
2а	2007–2016	210	164/163	0.70	0.33	0.62 $\pm$ 0.18	0.58	0.817
2б	1826–2015	190	176/179	0.76	0.28	0.61 $\pm$ 0.17	0.054	0.807
3а	1822–2015	194	152/149	0.63	0.32	0.73 $\pm$ 0.25	0.461	0.87
3б	1828–2016	189	160/160	0.72	0.38	0.57 $\pm$ 0.27	2.615	0.905
3в	1842–2015	174	153/152	0.74	0.31	0.63 $\pm$ 0.22	0.483	0.905
4а	1814–2016	203	157/165	0.67	0.30	0.62 $\pm$ 0.18	0.233	0.792
4б	1818–2016	199	166/174	0.77	0.30	0.49 $\pm$ 0.15	0.054	0.807

Примечание. Заливкой выделены не нарушенные рекреацией тест-полигоны.

личной природы. Стандартизацию и построение обобщенных ДКХ для каждого ТП осуществляли в программном пакете R [27]. Возрастные тенденции прироста были устранены методом кубического сплайна с окном, равным 67% длины хронологии [28].

Для анализа связи хронологий с климатическими факторами (температура воздуха, атмосферные осадки) использовали данные метеостанции Златоуст (см. рис. 1) за период с 1936 г. по 2016 г. Значения индексов суровости засух Палмера (scPDSI) взяты по данным пространственной экстраполяции CRU TS 4.04 [29] за период 1936–2016 гг. в окне с разрешением $0.5 \times 0.5^\circ$ по широте и долготе, в которое попадает оз. Тургой (координаты северо-западного угла ячейки: 55.5° с.ш., 60.00° в.д.). Корреляционные функции стандартизованных (остаточных) хронологий с данными ближайшей ячейки были рассчитаны с помощью программы DENDROCLIM2002 [30].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средний возраст деревьев на ТП варьирует от 146 (ТП 1а) до 194 (ТП 1в) лет с преобладанием деревьев старше VII класса возраста (табл. 2, рис. 2). Древостой на всех ТП ступенчато-разновозрастный и представлены 5–7 возрастными поколениями с постепенным увеличением доли старовозрастных деревьев (см. рис. 2), что указывает на единство и естественность процесса их формирования [31, 32].

Межсерийный коэффициент корреляции (корреляция между индивидуальной и совокупной хронологиями на каждом ТП) в хронологиях

по абсолютной ШГК оказался выше на ненарушенных ТП (варьирует от 0.74–0.79), чем на ТП с рекреационной нагрузкой (0.63–0.71). Коэффициент чувствительности на ненарушенных участках (0.28–0.34) лишь незначительно меньше в сравнении с участками с антропогенной нагрузкой (0.30–0.38).

Выявлены различия в абсолютной величине радиального прироста между рекреационными и ненарушенными ТП. На последних средняя ШГК за 1920–2016 гг. несколько ниже, чем на ТП с рекреацией. Для того чтобы установить статистическую значимость этих различий, хронологии объединили в три категории: две рекреационных (пляжные ТП 1б, 3а и мангально-палаточные ТП 1а, 2а, 3б, 4а) и одна из ненарушенных ТП (1в, 2б, 3в, 4б), и сравнили ШГК на них. Различия между ненарушенными ТП и обеими категориями ТП с рекреацией оказались значимыми ($p \leq 0.05$) на всем исследуемом интервале времени (рис. 3). Исключением являются годы масштабных суровых засух на Южном Урале – 1931, 1936, 1938, 1946, 1948, 1949, 1951, 1955, 1957, 1963, 1965, 1975, 1981, 1984, 1991, 1995, 1998, 2010 [33], в которые наблюдается резкое снижение ШГК у всех категорий ТП и различия становятся недостоверными.

Все хронологии по ШГК имеют очень высокие коэффициенты автокорреляции (см. табл. 2), что свидетельствует о зависимости прироста текущего года от условий предшествующего года [34]. Обобщенные индексированные хронологии также имеют высокий значимый коэффициент корреляции друг с другом (табл. 3), что указывает на единство факторов, определяющих величину радиального прироста [34]. Однако коэффициенты

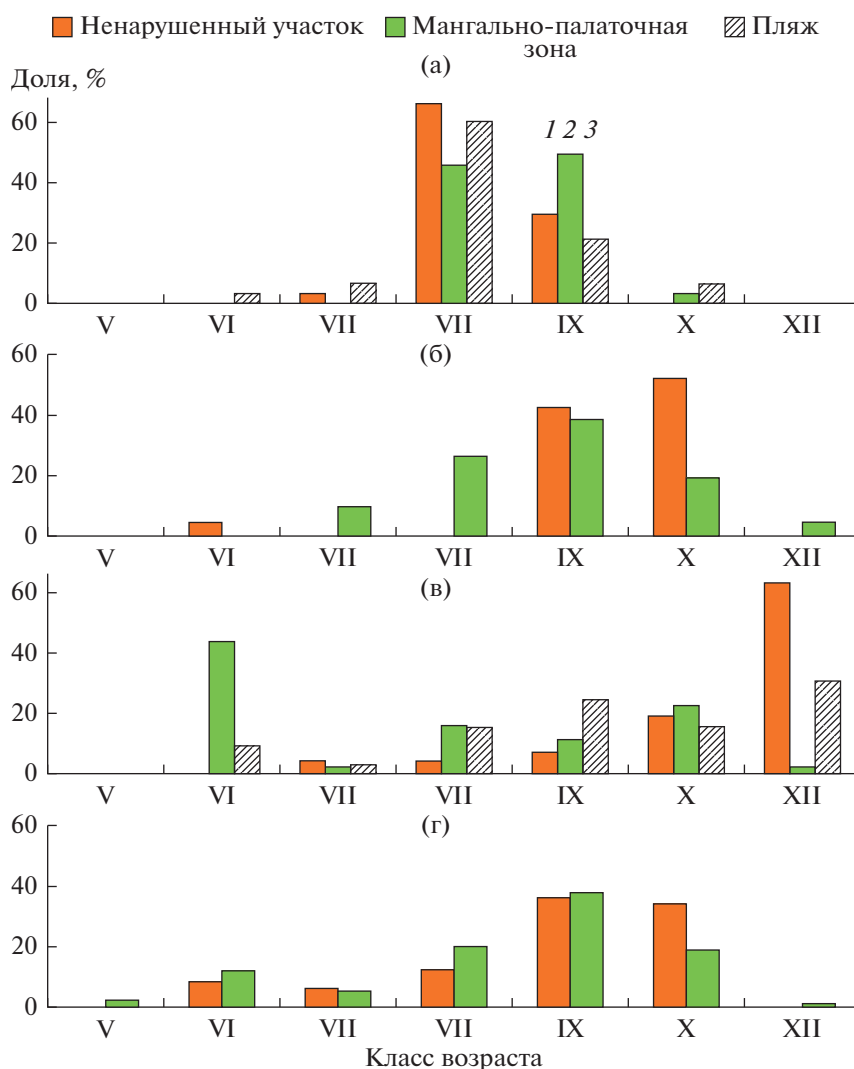


Рис. 2. Возрастная структура древостоев исследованных тест-полигонов: а — клуб-отель “Золотой пляж”; б — оз. Инышко; в — Городской пляж; г — база отдыха “Форелька”; 1 — ненарушенный участок, 2 — мангально-палаточная зона, 3 — пляж.

корреляции между наиболее контрастными условиями на пляжных ТП 1б и 3а и ненарушенных рекреаций ТП 1в, 2б, 3в и 4б менее высокие и варьируют от 0.59 до 0.69.

В обобщенных индексированных хронологиях для последних 100 лет не выявлено различий в многолетней динамике прироста между ненарушенными и рекреационными ТП. Этот факт, а также высокая значимая связь между хронологиями позволяют получить генерализированные ДКХ, которые представлены тремя категориями (рис. 4): все ненарушенные (ТП 1в, 2б, 3в, 4б), все пляжные (ТП 1б и 3а) и все мангально-палаточные (ТП 1а, 2а, 3б, 4а).

Анализ связи индексов прироста на всех категориях ТП с температурой воздуха и атмосферны-

ми осадками выполнен для периода с октября предшествующего года по сентябрь текущего (рис. 5). Выявлено сходство между ненарушенными и мангально-палаточными ТП, на которых осадки одинаково значимо положительно влияют на величину прироста в мае–июле, а влияние температуры воздуха значимо отрицательно в мае и июне (см. рис. 5а, б). Связи прироста сосны пляжных ТП с осадками значимо положительны в июне, августе и сентябре, а с температурой воздуха значимо отрицательны только в одном месяце — июне (см. рис. 5в).

Погодичный анализ частоты встречаемости выпадающих годовичных колец на всех категориях ТП за период с 1920 г. по 2016 г. показал, что максимальное число выпадающих колец приходится на годы суровых засух в 1931, 1936, 1975 гг. (рис. 6).

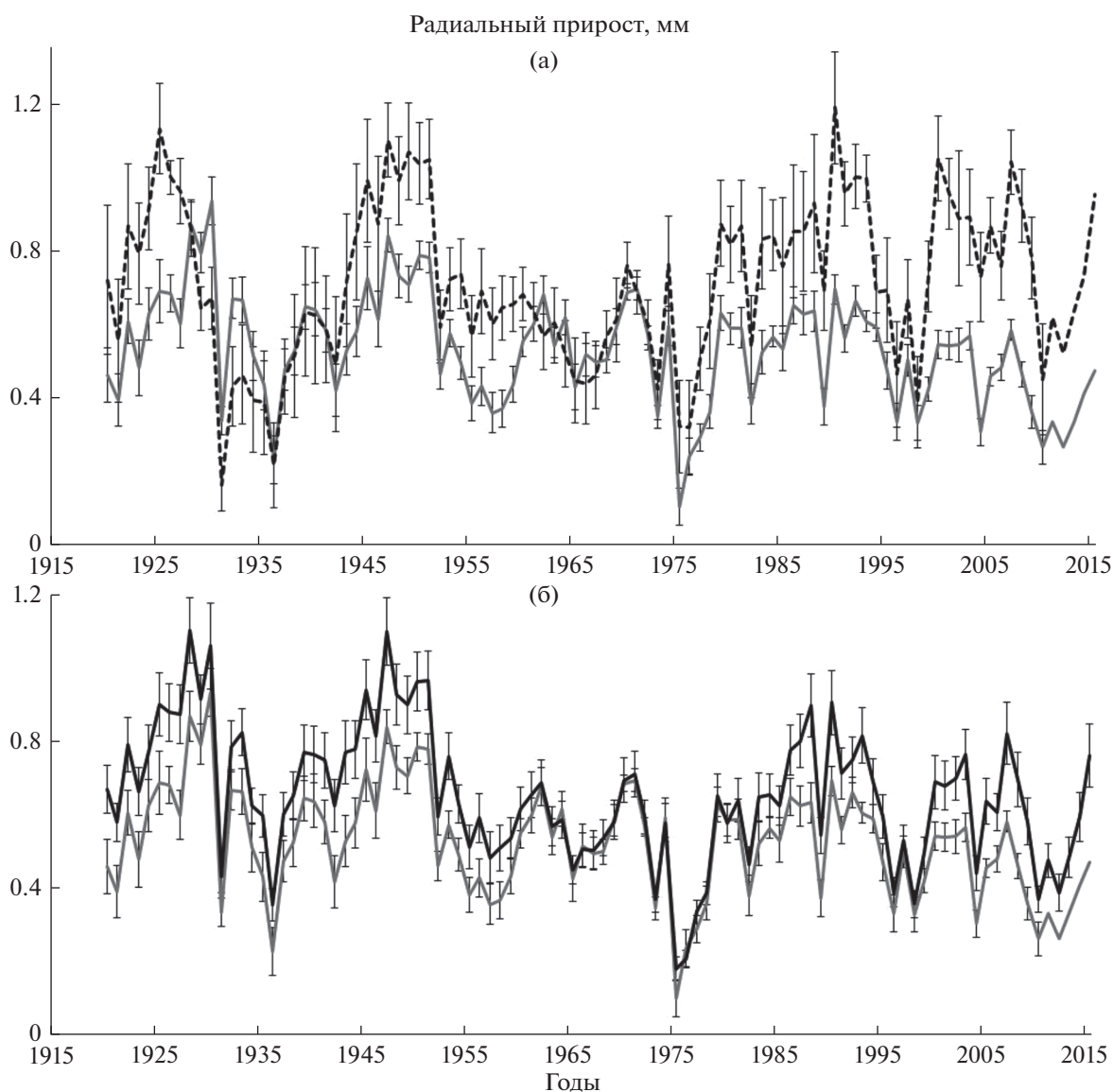


Рис. 3. Различия в средней абсолютной величине годичного прироста между хронологиями по категориям: а — тест-полигоны, не нарушенные рекреацией (серая линия), и пляжные тест-полигоны (пунктирная линия); б — тест-полигоны, не нарушенные рекреацией (серая линия), и мангально-палаточные тест-полигоны (черная линия). Вертикальными линиями обозначены 95%-ные доверительные интервалы.

Отметим, что наиболее часто выпадающие кольца, и не только в годы особенно суровых засух, встречаются на мангально-палаточных ТП (0.94% от всех измеренных годичных колец), меньше на ненарушенных (0.87%) и лишь 0.64% на пляжных.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обозначенные нами выше исходные положения о влиянии рекреационной нагрузки на древостой не нашли достаточного подтверждения. В древостоях на рекреационных ТП не выявлено сушевершинности и признаков поражения деревьев насекомыми-вредителями или грибными за-

болеваниями, не изменилась возрастная структура древостоя. Однако обнаружены особенности радиального прироста сосны исследованных территорий, которые ранее не отмечали другие авторы. Важно отметить, что полное вытаптывание и уплотнение почвы не повлияли негативно на величину радиального прироста на тест-полигонах в зоне активной рекреации — пляжных (1б и 3а) и мангально-палаточных ТП (1а, 2а, 3б и 4а), как это показано в исследованиях [18, 19]. Даже длительная и возрастающая во времени (более 100 лет) рекреационная нагрузка в пляжной зоне ТП 3а (Городской пляж) не сказалась на динамике радиального прироста деревьев.

Таблица 3. Матрица коэффициентов корреляции между обобщенными индексированными хронологиями всех исследуемых тест-полигонов (1920–2015 гг.)

Тест-полигоны	1в	1а	1б	2б	2а	3в	3б	3а	4б
1в									
1а	0.89								
1б	0.68	0.77							
2б	<u>0.85</u>	0.76	0.63						
2а	0.84	0.85	0.72	0.87					
3в	<u>0.79</u>	0.85	0.69	<u>0.74</u>	0.76				
3б	0.78	0.84	0.82	0.69	<u>0.79</u>	0.86			
3а	0.67	0.72	<u>0.77</u>	0.6	0.73	0.65	0.78		
4б	<u>0.84</u>	0.86	0.66	<u>0.79</u>	0.81	<u>0.77</u>	0.69	0.59	
4а	0.8	0.85	0.67	0.71	<u>0.78</u>	0.83	<u>0.73</u>	0.66	0.88

Примечание. Жирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции ($p \leq 0.05$) между пляжными и ненарушенными ТП, подчеркнуты коэффициенты корреляции между ненарушенными ТП, заливкой обозначены коэффициенты корреляции между пляжными и мангально-палаточными ТП.

Не изменилась и возрастная структура древостоев. На ненарушенных и рекреационных ТП на оз. Инышко (2а, 2б) и базе отдыха “Форелька” (4а, 4б) древостои имеют сходную ступенчато-разновозрастную структуру без видимых различий в распределении деревьев по классам возраста. Возможно, это объясняется коротким в масштабе жизни древостоя временем (последние 30–40 лет) использования ТП как рекреационных территорий. На территории Городского пляжа на всех исследованных ТП (3а, 3б и 3в) также сохраняется исходная ступенчато-разновозрастная структура с преобладанием деревьев VIII и IX классов возраста, сложившаяся более 100 лет назад. Аналогичная ступенчато-разновозрастная структура древостоев, только с более равномерным распределением классов возраста, сохраняется на всех ТП территории клуба-отеля “Золотой пляж”. Отсутствие изменений в возрастной структуре исследованных ТП мы объясняем тем, что все территории рекреации возникли в древостоях с уже сложившейся возрастной структурой, характерной для старовозрастных древостоев на этапе их перехода в финальную, относительно устойчивую фазу естественного развития лесных сообществ, наиболее соответствующую местным экологическим условиям [35, 36].

Интересен результат различий по величине прироста годовичных колец на разных категориях тест-полигонов. Неожиданной по сравнению с публикуемыми данными [18, 19] оказалась повышенная величина радиального прироста у деревьев из категории рекреационных ТП (см. рис. 3). Увеличенный радиальный прирост деревьев мангально-палаточной категории ТП мы объясняем отсутствием на них подроста, подлеска и живого напочвенного покрова, особенно из мхов, кото-

рые в условиях ненарушенных ТП могут перехватывать от 30 до 80% выпадающих атмосферных осадков. Эти компоненты вертикальной структуры древостоя также участвуют в транспирации и физическом испарении влаги с поверхности растений [37–41]. Эффект перехвата, транспирации и физического испарения влаги с поверхности растений снижает количество поступающей в почву влаги, что в условиях повторяющихся засух [33, 36] имеет значение: больше влаги поступает в почву — больше величина прироста годовичного кольца. Это подтверждается менее выраженной напряженностью связей прироста с температурой и осадками у деревьев мангально-палаточной категории ТП по сравнению с ТП на ненарушенных участках (см. рис. 5а, б).

Повышенные величины ШГК в категории пляжных ТП мы объясняем тем, что водные объекты (водохранилища, реки, озера) влияют на местный климат, смягчая его температурный режим и повышая влажность воздуха [42, 43]. Это влияние ярко выражено в условиях холодного [44], а также сухого и умеренно сухого климата [45]. Известно положительное влияние водных объектов на радиальный прирост деревьев, обусловленное специфическим температурным режимом и влажностью воздуха в зоне их влияния [46–50].

Максимальные значения прироста в категории пляжных ТП обусловлены близостью уреза воды оз. Тургояк. На ТП 3а корневые системы у 2/3 деревьев находятся в зоне волновой абразии берега. Во время волнений озерная вода достигает зоны корневых систем со стороны озера, обеспечивая деревья дополнительной влагой. Для территории с элементами засушливого климата и повторяющихся летних засух [33, 36], когда негатив-

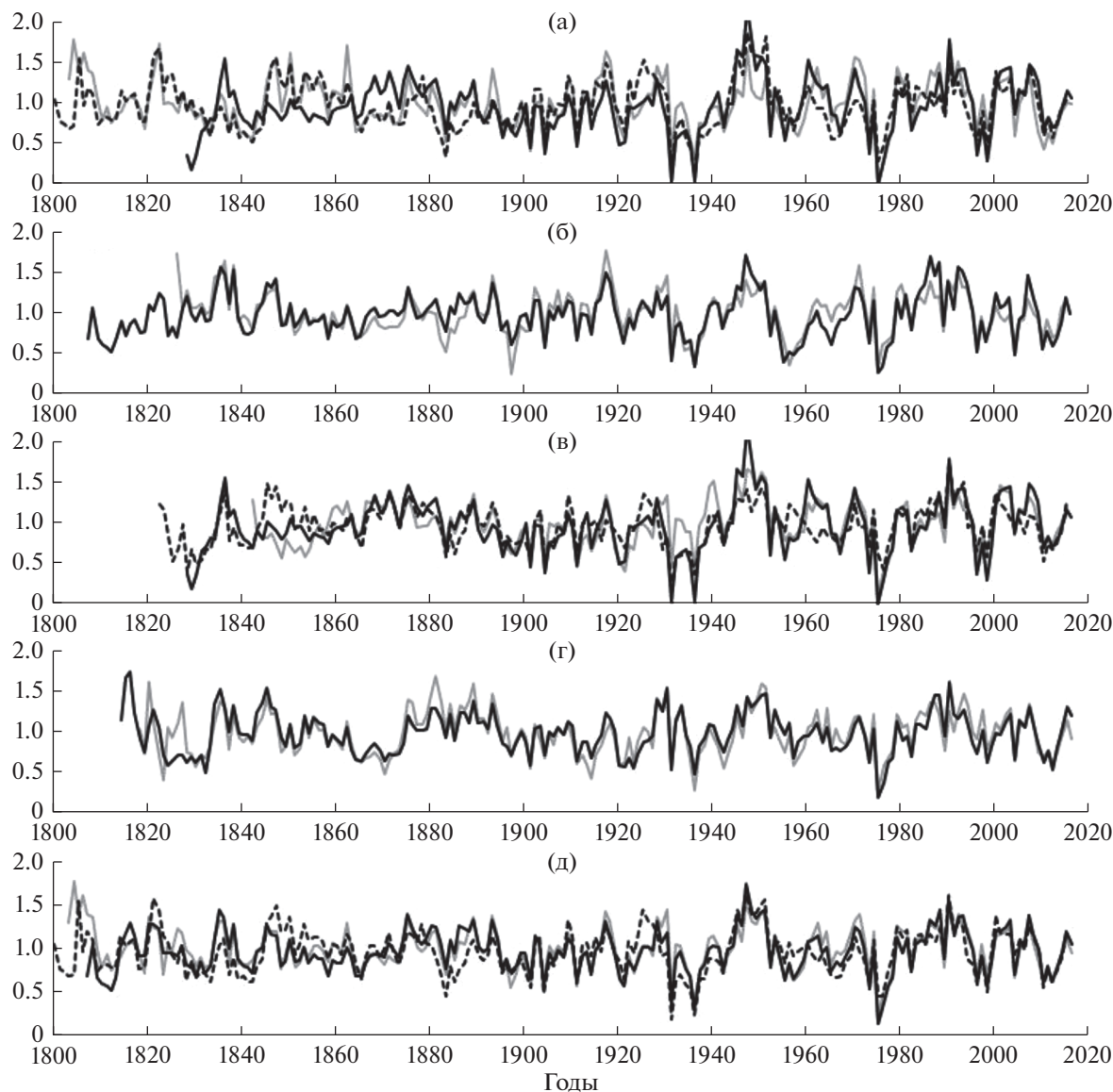


Рис. 4. Индексы прироста обобщенных древесно-кольцевых хронологий на тест-полигонах: а – клуб-отель “Золотой пляж”, б – оз. Инышко, в – Городской пляж, г – база отдыха “Форелька”, д – генерализованные хронологии; серая линия – ненарушенные ТП, пунктирная – пляжные ТП, черная – мангально-палаточные ТП.

ное влияние температуры на прирост наиболее выражено [51], дополнительная влага будет положительно влиять на величину прироста. Кроме того, деревья пляжных ТП произрастают в зоне более высокой влажности воздуха, что также благоприятно сказывается на их развитии, особенно в годы с засухами. Этим объясняется особенность отклика радиального прироста деревьев пляжных ТП на температуру и осадки (см. рис. 5в).

Близость озера изменяет характер связи прироста с климатом – сглаживает негативное влияние температуры, которое проявляется только в июне, и заметно слабее, чем на других категориях ТП. В июне и июле уровень озера достигает се-

зонного максимума, а ветреная погода вызывает волнения и накат воды на пляжные зоны. Вследствие этого на пляжных ТП появляется дополнительный источник влаги, смягчающий напряженность связей прироста с температурой воздуха и атмосферными осадками, что выражается в отсутствии значимых связей прироста с осадками в июне и июле и температурой воздуха в июле (см. рис. 5в). Мы полагаем, что данный комплекс факторов (озерная вода, влажность воздуха) обеспечивает устойчивое жизненное состояние деревьев и повышенный радиальный прирост (см. рис. 3а), несмотря на сильное вытаптывание почвы, оголенные корни и механические поранения стволов деревьев этой категории ТП.

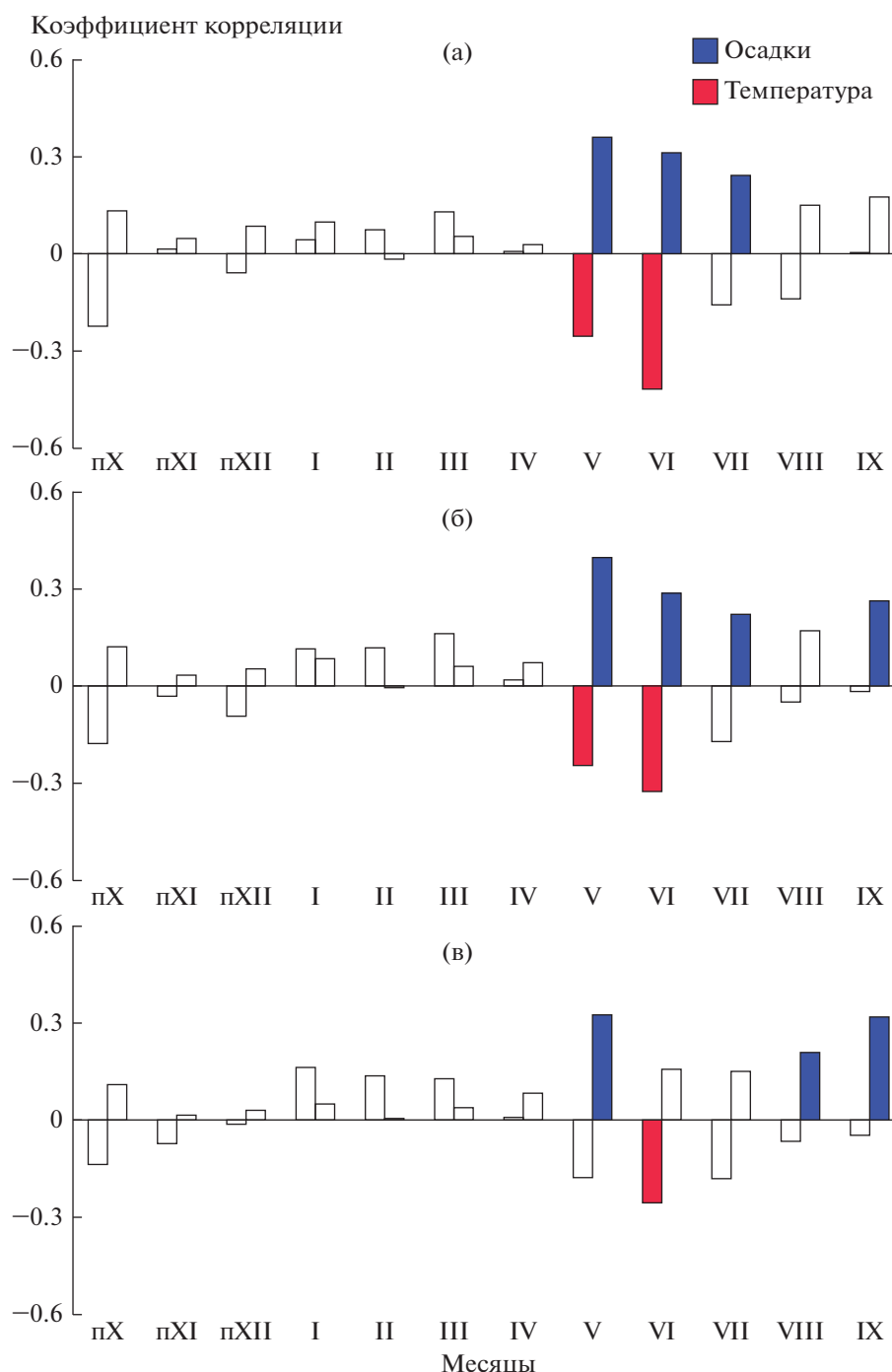


Рис. 5. Значимые коэффициенты корреляции ($p < 0.05$, $n = 79$) между индексами радиального прироста сосны, температурой воздуха (красные столбики) и количеством осадков (синие столбики) с октября предшествующего года (пХ) по сентябрь текущего года роста: а – ненарушенные тест-полигоны, б – мангально-палаточные, в – пляжные.

Сходство связи радиального прироста деревьев ненарушенных и мангально-пляжных ТП с температурой воздуха и осадками (см. рис. 5а, б) объясняется единым количеством поступающих атмосферных осадков на фоне общего поля температуры, несмотря на различия в вертикальной структуре ярусов растительности.

Засухи являются основным фактором, вызывающим выпадение годичных колец [51, 52]. Суровые засухи 1931, 1936 и 1975 гг. вызвали наибольшее количество случаев выпадения колец на всех исследованных ТП (см. рис. 6). Наибольшее количество выпавших колец в 1930–2016 гг. выявлено у деревьев в категории мангально-палаточ-

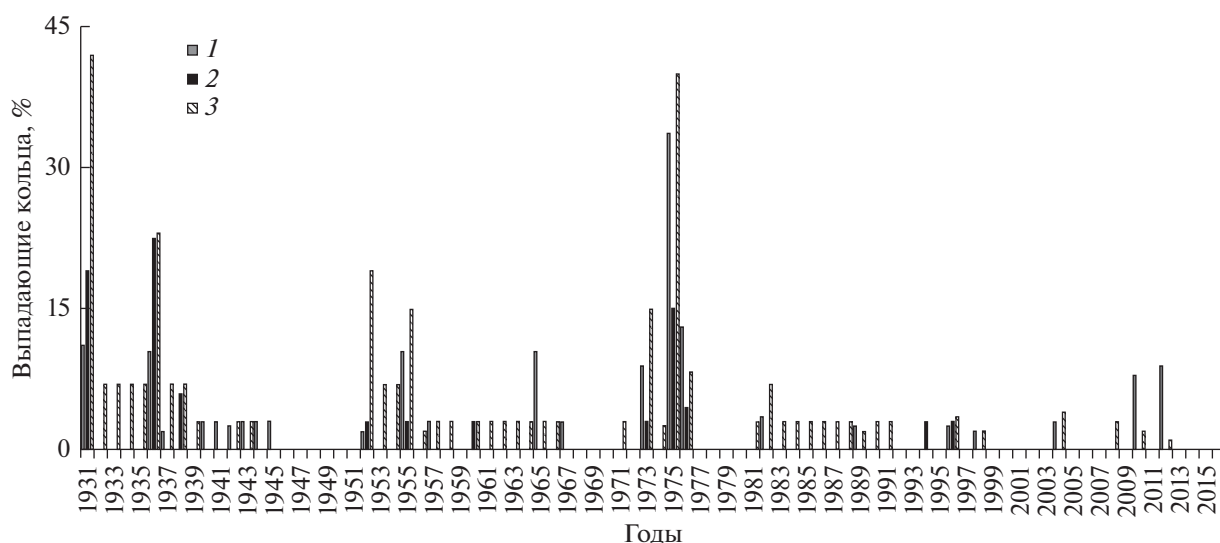


Рис. 6. Выпадающие годичные кольца (% от общего количества годичных колец) в древесно-кольцевых хронологиях сосны в категориях исследованных тест-полигонов: 1 – ненарушенные, 2 – пляжные, 3 – мангально-палаточные.

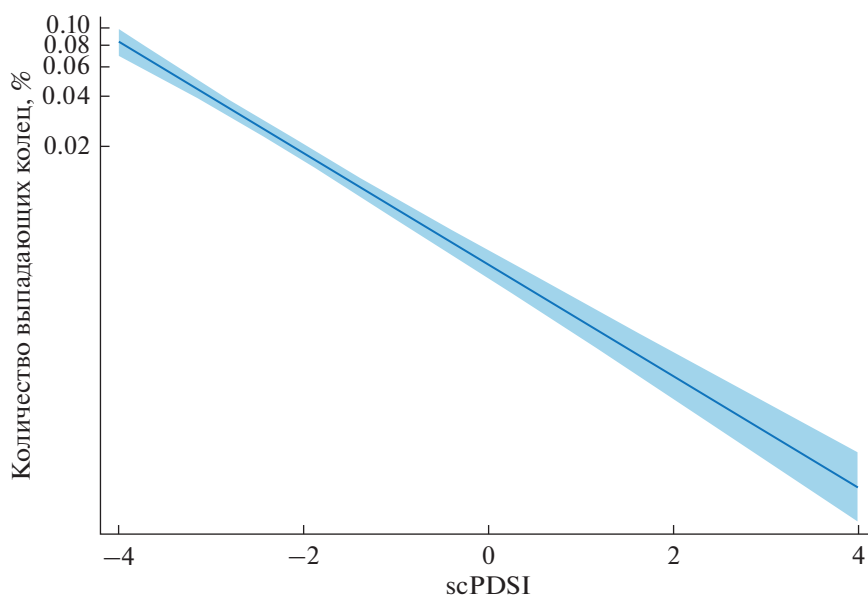


Рис. 7. Зависимость количества выпадающих годичных колец (% от общего количества измеренных колец) от индекса суровости засух Палмера (scPDSI) в индексированных хронологиях из категории мангально-палаточных тест-полигонов: прямая линия – значения связи между исследуемыми параметрами, заливкой показан доверительный интервал 95%.

ных ТП. Оно фиксируется у большего числа деревьев и практически во все годы, когда случались даже непродолжительные засухи. Это явление можно объяснить отсутствием нижних ярусов растительности в вертикальной структуре насаждения. С голой поверхности почвы испарение влаги, особенно при засухе, происходит быстрее и в три фазы: интенсивное испарение, которое зависит исключительно от метеоусловий; убывающее испарение, которое наблюдается при иссушении тонкого поверхностного слоя почвы; фаза

низкого испарения [53]. Известно, что почвы района исследования отличаются невысокой влагоемкостью и хорошей водоотдачей [54]. При наступлении засухи физическое испарение происходит в основном из верхних горизонтов почвы, не прикрытых растительностью, и деревья мангально-палаточной категории ТП практически сразу начинают испытывать недостаток почвенной влаги. Процесс иссушения почвы усиливается ее уплотнением [53]. Исследования хода сезонного роста годичных колец показали, что низкая

влажность почвы лимитирует этот процесс [55, 56], и если засуха приходится на момент дифференциации клеток, то в части ствола дерева годичное кольцо может не сформироваться [57, 58].

Для условий района исследования мы проанализировали связь между частотой выпадения годичных колец с индексом суровости засух Палмера (scPDSI), рассчитанного по гридам. Получена линейная зависимость частоты выпадающих колец от усиления индекса суровости засух scPDSI. Анализ показал, что чем суровее/жестче засуха, тем больше случается выпадений годичных колец у деревьев мангально-палаточных ТП (рис. 7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании полученных результатов можно утверждать, что радиальный прирост деревьев не всегда может быть использован как оценочный критерий степени деградации территории под влиянием рекреации. Оценка степени рекреационной дигрессии по площади, вытоптанной до минерального горизонта почвы, т.е. до V стадии рекреационной дигрессии, не всегда обуславливает ухудшение жизненного состояния основного яруса древостоя, в частности не вызывает снижения радиального прироста. В нашем случае старовозрастные древостои сосны обыкновенной со сложившейся возрастной структурой оказались достаточно устойчивыми к интенсивной рекреационной нагрузке. Близость естественного водоема и обусловленная этим повышенная влажность воздуха могут компенсировать негативное влияние рекреационной нагрузки и засух. В условиях повторяющихся засух выпадение годичных колец наиболее характерно для территорий с высокой рекреационной дигрессией и обусловлено отсутствием подроста, подлеска и живого напочвенного покрова из-за вытаптывания и уплотнения почвы. Интенсивное физическое испарение с поверхности почвы на фоне засухи в период формирования годичных колец (май–июнь) обуславливает потери почвенной влаги, что сопровождается явлением выпадающих колец, хорошо фиксируемым в древесно-кольцевых хронологиях. Поскольку климат территории исследования характеризуется повторяющимися засухами, можно предположить, что наиболее опасным для жизненного состояния старовозрастных древостоев может быть синергетический эффект от влияния повторяющихся засух на фоне возрастающей рекреационной нагрузки.

Исследование выполнено в рамках программы фундаментальных научных исследований ИЭРиЖ УрО РАН (НИР № 122021000093-6), а также при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-05-00591).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. IPBES Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (Version 1) // Zenodo, 2019. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5657041>
2. *Весновский В.А.* Путеводитель по курортам Урала. Минеральные воды, целебные грязи, кумысолечебницы, санатории, климатические станции, кумысолечебные пункты в губерниях: Пермской, Вятской, Уфимской, Оренбургской и Самарской. Екатеринбург, 1902. 166 с.
3. *Сементовский В.Н.* Жемчужина Южного Урала. Озеро Турояк // Природа и люди. 1913. № 13. С. 225–228.
4. *Сементовский В.Н.* Турояк. 1916. Издание автора. 60 с.
5. *Реймерс Н.Ф.* Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 638 с.
6. ОСТ 56-84-85 Использование лесов в рекреационных целях. Термины и определения. М.: Изд. офиц., 1986. 7 с.
7. *Казанская Н.С., Ланина В.В., Марфенин Н.Н.* Рекреационные леса. М.: Лесная пром-сть, 1977. 96 с.
8. *Рысин Л.П., Абатуров А.В., Савельева Л.И.* и др. Динамика и устойчивость рекреационных лесов. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. 165 с.
9. *Кузнецов В.А.* Почвы и растительность парково-рекреационных ландшафтов Москвы: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2015. 170 с.
10. ОСТ 56-100-95 Методы и единицы рекреационных нагрузок на лесные природные комплексы. М.: Изд. офиц., 1995. 14 с.
11. Общесоюзные нормативы для таксации лесов: Справочник / Под ред. Загребеева В.В. М.: Колос, 1992. 494 с.
12. Рекомендации по оценке последствий рекреационного лесопользования в лесопарках Москвы // Состояние зеленых насаждений и городских лесов в Москве. Аналитический доклад по данным мониторинга 1999. М., 2000. С. 213–226.
13. *Конашова С.И.* Эколого-лесоводственные основы формирования и повышения устойчивости рекреационных лесов: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Екатеринбург, 2000. 36 с.
14. *Хайретдинов А.Ф., Конашова С.И.* Рекреационное лесоводство. М.: МГУЛ, 2002. 308 с.
15. *Оборин М.С.* Особенности анализа рекреационной и антропогенной нагрузки вследствие санаторно-курортной и туристской деятельности // Географический вестник. 2010. № 2. С. 19–24.
16. *Васильева И.Н.* Влияние вытаптывания на физические свойства почвы и корневые системы растений // Лесоводственные исследования в Серебряноборском опытном лесничестве. М.: Наука, 1973. С. 36–44.

17. Гласова Н.В., Феклистов П.А. Состояние древостоя рекреационных ельников-черничников // Вестн. Поморского ун-та. Серия: Естественные и точные науки. 2005. Т. 1(7). С. 61–65.
18. Киселева В.В., Ломов Д.В., Обьденников В.И., Титов А.П. История и современное состояние сосняков Алексеевской роши национального парка “Лосиный остров” // Лесоведение. 2010. № 3. С. 42–52.
19. Матвеев С.М., Мироненко А.В., Тимащук Д.А. Лесоводственный и дендроклиматический анализ искусственных сосновых фитоценозов, подверженных рекреационной дигрессии в пригородной зоне г. Воронежа // Журнал Сибирского федер. ун-та. Биология. 2015. Т. 8. № 4. С. 410–425.
20. Данчева А.В. Влияние рекреационной нагрузки на естественное возобновление сосновых насаждений Казахского мелкосопочника // Аграрный вестник Урала. 2011. № 11 (90). С. 22–23.
21. Рысин Л.П., Рысин С.Л. Урболесоведение. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2012. 240 с.
22. Фильрозе Е.М. Закономерности естественного лесовозобновления в лесах Ильменско-Вишневогорского лесорастительного района // Вопросы развития лесного хозяйства на Урале. II. Челябинская обл. / Труды Ин-та биол. УФАН. Свердловск, 1961. Вып. 25. С. 83–96.
23. Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная пром-сть, 1980. 408 с.
24. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В и др. Методы дендрохронологии. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2000. Ч. 1. 80 с.
25. Rinn F. TSAP. Reference Manual. Version 3.0. Heidelberg, 1996. 263 p.
26. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree ring dating and measurement // Tree-Ring Bull. 1983. V. 43. № 3. P. 69–78.
27. R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2019 URL. www.R-project.org/
28. Cook E.R., Peters K. Detrending and autoregressive time series modeling, with interactive graphics. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies // Tree-Ring Bull. 1981. V. 41. P. 45–53.
29. Harris I., Osborn T.J., Jones P., Lister D. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. 2020. Sci. Data 7. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0453-3>
30. Biondi F., Waikul K. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies // Computers & Geosciences, 2004. V. 30. P. 303–311.
31. Колесников Б.П., Трусов П.Ф., Фильрозе Е.М. Опыт применения генетической классификации типов леса при устройстве лесов Ильменского заповедника // Вопросы восстановления и повышения продуктивности лесов Челябинской области / Труды Ин-та биол. УФАН. Свердловск, 1961. Вып. 26. С. 45–71.
32. Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
33. Страшная А.И., Максименкова Т.А., Чуб О.В. Агрометеорологические особенности засухи 2010 года в России по сравнению с засухами прошлых лет // Тр. Гидрометеорол. науч.-исслед. центра РФ. 2011. № 345. С. 171–188. <https://elibrary.ru/item.asp?id=16555543>
34. Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences / Cook E.R., Kairukstis L.A. Eds. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.
35. Основы лесной биогеоценологии. Ред. Сукачев В.Н., Дылис Н.В. М.: Наука, 1964. 571 с.
36. Колесников Б.П. Лесорастительные условия и лесохозяйственное районирование Челябинской области // Вопросы восстановления и повышения продуктивности лесов Челябинской области / Труды Ин-та биол. УФАН. Свердловск, 1961. Вып. 26. С. 3–44.
37. Burgy R.H., Pomeroy C.R. Interception Losses in Grassy Vegetation // Transactions, American Geophysical Union. 1958. V. 39. No. 6. P. 1095–1100.
38. Corbett E.S., Crouse R.P. Rainfall interception by annual grass and chaparral losses compared // U.S. Forest Serv. Res. Paper PSW-48. 1968. Berkeley, Calif., Pacific SW. Forest & Range Exp. Sta. 12 p.
39. Thurnow T.L., Blaciburn W.H., Warren S.D., Taylor C.A. Rainfall interception by midgrass, shortgrass, and live oak mottes // J. of Range Management. 1987. V. 40. № 5. P. 455–460.
40. Elumeeva T.G., Soudzilovskaia N.A., During H.J., Cornelissen J.H. The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species // J. Veg. Sci. 2011. V. 22. P. 152–164. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01237.x>
41. Oishi A., Miniat C., Novick K. et al. Warmer temperatures reduce net carbon uptake, but do not affect water use, in a mature southern Appalachian forest // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. V. 252. P. 269–282. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.01.011>
42. Вендров Л.С., Дьяконов К.Н. Водохранилища и окружающая среда. М.: Наука, 1976. 136 с.
43. Савкин В.М. Водохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 109–121.
44. Фоминых Л.А., Чугур В.Г. Оазисы Севера. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1988. 170 с.
45. Degu A.M., Hossain F., Niyogi D. et al. The influence of large dams on surrounding climate and precipitation patterns // Geophys. Res. Lett. 2011. 38. L04405. <https://doi.org/L046482> <https://doi.org/10.1029/2010G>
46. Агафонов Л.И. Радиальный прирост древесной растительности в пойме Нижней Оби // Сибирский экологич. журн. 1999. № 2. С. 135–144.
47. Agafonov L.I., Gurskaya M.A. The Influence of the Lower Ob River runoff on radial growth of trees // Contemporary Problems of Ecology. 2013. V. 6. № 7. P. 779–787.

48. Agafonov L.I., Meko D.M., Panyushkina I.P. Reconstruction of Ob River, Russia, discharge from ring widths of floodplain trees // J. of Hydrology. 2016. V. 543. P. 198–207.
<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2016.09.031>
49. Zhirnova D.F., Belokopytova L.V., Meko D.M. et al. Climate change and tree growth in the Khakass-Minusinsk Depression (South Siberia) impacted by large water reservoirs // Scientific Reports. 2021. V. 11. 14266.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-93745-0>
50. Arzac A., Diaz de Quijano D., Khotcinskaia K.I. et al. The buffering effect of the Lake Baikal on climate impact on *Pinus sylvestris* L. radial growth // Agricultural and Forest Meteorology. 2022. V. 313. 108764.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108764>
51. Agafonov L.I., Guskaya M.A., Kukarskih V.V. et al. Insular Pine Forests of the Southern Urals and Ribbon Pine Forests of the Altai as Objects of Dendroclimatic Research // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. P. 349–357.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721050036>
52. Fonti P., Babushkina E.A. Tracheid anatomical responses to climate in a forest-steppe in Southern Siberia // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 32–41.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.09.002>
53. Шейн Е.В. Курс физики почв: Учебник. М.: Изд-во МГУ, 2005. 432 с.
54. Миронов Б.А. Гидрологические особенности лесов Ильменского заповедника // Вопросы развития лесного хозяйства на Урале. II. Челябинская область / Труды Ин-та биол. УФАН. Свердловск, 1961. Вып. 25. С. 33–46.
55. Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. Growth dynamics of conifer tree rings. images of past and future environments // Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. V. 183. 362 p.
56. Antonova G.F., Stasova V.V. Seasonal distribution of processes responsible for radial diameter and wall thickness of Scots pine tracheids // Сибирский лесн. журн. 2015. № 2. С. 33–40.
57. Novak K., de Luis M., Čufar K., Raventós J. Frequency and variability of missing tree rings along the stems of *Pinus halepensis* and *Pinus pinea* from a semiarid site in SE Spain // Journal of Arid Environments. 2011. V. 75. Issue 5. P. 494–498.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.12.005>
58. Novak K., de Luis M., Saz M.A. et al. Missing rings in *Pinus halepensis* – the missing link to relate the tree-ring record to extreme climatic events // Front. Plant Sci. 31 May 2016.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00727>

УДК 574.42:599.32(470.5)

ВРЕМЕННЫЕ МАСШТАБЫ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ И ИХ СООТНОШЕНИЕ С УРОВНЯМИ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ РАЗЛИЧИЙ ФАУН

© 2022 г. Н. Г. Смирнов^а, *, Ю. Э. Кропачева^а

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

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

Поступила в редакцию 30.09.2021 г.

После доработки 11.11.2021 г.

Принята к публикации 06.12.2021 г.

Работа выполнена на материалах из современных и древних (голоценовых и позднелепесточных) местонахождений орнитогенных скоплений остатков грызунов Урала. Разработаны и апробированы критерии отнесения временной динамики сообществ грызунов к тем или иным масштабам на основе их сопоставления с уровнями пространственных различий современных фаун грызунов из местонахождений, находящихся на территориях разного ботанико-географического ранга — округов, подзон и зон. На основе распределения долей остатков грызунов (%) в разновременных местонахождениях Среднего Урала рассчитаны парные коэффициенты экологического и таксономического сходства. Показана аналогия пространственных различий и масштабов временной динамики (зональные различия — эволюционный масштаб, подзональные различия — исторический масштаб, внутриокружные различия — актуальный масштаб).

Ключевые слова: Средний Урал, фауна грызунов, динамика, временной масштаб, пространственные различия, ботанико-географические округа, зоны, подзоны

DOI: 10.31857/S0367059722030106

Цель данной работы — разработка и апробация приемов оценки временных масштабов динамики состава и структуры сообществ грызунов в позднем плейстоцене и голоцене на основе сопоставления современных референтных и тестируемых фаун разного возраста.

При изучении динамики фаун грызунов основным материалом служат разновозрастные скопления субфоссиальных и ископаемых костных остатков, накопленные в результате кормодобывающей деятельности сов-миофагов. Такие скопления на Урале чаще всего обнаруживаются в гротах и нишах на скалах, где поколение за поколение оставляют свои погадки филины. Хорошо известно [1], что в кормовой спектр филинов входят практически все виды мелких млекопитающих, обитающие в пределах их охотничьих территорий. При обильных сборах костных остатков жертв это обеспечивает полную характеристику видового состава региональной фауны грызунов. Структура населения в отличие от состава фауны отражается в добыче с определенным искажением. Жертвы подразделяются на основные, альтернативные и сопутствующие в соответствии с их долей в добыче хищника [1, 2].

Наибольшая доля основных жертв обусловлена не только большой численностью в природе, широким распространением соответствующих местообитаний, но и их доступностью. Эти характеристики приходится учитывать при реконструкции структуры локальных фаун на основе изучения костных остатков, извлекаемых из орнитогенных местонахождений. В основе такой работы лежит список видов жертв с указанием количества остатков идентифицированных элементов скелета. Согласно этим данным вычисляются количество и доля особей соответствующих видов.

Попытки классификации временных преобразований фаун путем отнесения их к одному из трех масштабов — актуальному, историческому или эволюционному — предпринимались и ранее, но на ограниченном материале и без четко сформулированных методических приемов [3]. Настоящая работа частично заполняет эти пробелы и позволяет продвинуться к поставленной цели. Нами сохранены самые общие критерии разделения динамики на три масштаба, в основе которых находятся степень обратимости и глубина преобразования фаун, максимальной из которых является смена зонального типа, относимая к эволю-

ционному масштабу. Преобразования сообществ эволюционного масштаба, как правило, сопровождаются трансформациями морфологических характеристик отдельных видов, вымиранием или появлением новых. Минимальная динамика фиксируется по обратимым колебаниям структуры фаун в пределах актуального масштаба. Промежуточный масштаб именуется историческим и фиксируется по частично обратимым сдвигам структуры и состава фаун, который не достигает уровня смены зонального типа. Исследование масштабов временной динамики в данной работе самым тесным образом сопрягается с пространственными различиями современных фаун из местонахождений, относящихся к различным ботанико-географическим подразделениям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пространственные различия современных фаун оценены по материалам из местонахождений, относящихся к различным ботанико-географическим подразделениям Урала (округа, подзоны, зоны) [4]. Расположение использованных местонахождений и их принадлежность к ботанико-географическому подразделению представлены на рис. 1. В лесостепной зоне Зауралья и южной оконечности Уральских гор расположены местонахождения Сухарыш [5] и Верблюжка [6]. Остальные местонахождения относятся к таежной зоне. В подзоне южной тайги Среднего Урала расположены местонахождения Филин, Старик [7], Ёква [8] (Чусовской округ), в подзоне подтаежных лесов на границе с Красноуфимской лесостепью находятся гrotы Сухореченский [9] и Нижнеиргинский, слой 2 [10]. Фауны из районов средней (Пихтовка, Шежим) и северной (Кыбла) тайги охарактеризованы по данным из местонахождений в верховьях рек Печора и Илыч [11, 12].

Отнесение данных местонахождений к современности основано на том, что они происходят из погадок ныне жилых гнезд филинов или заселялись в XX в., как об этом свидетельствуют очевидцы (гrotы Филин, Старик, Ёква, Пихтовка, Шежим, Кыбла, Верблюжка). Материалы из второго слоя Нижнеиргинского гrotа имеют радиоуглеродную дату 705 ± 20 лет (СПБ № 571) [10] и также рассматриваются в ряду современных местонахождений.

Материалы по временной динамике фаун грызунов происходят из позднеплейстоценовых и голоценовых местонахождений Среднего Урала, имеющих радиоуглеродные датировки, а также материалы из современных локалитетов, которым был присвоен статус референтных. Приво-

дятся калиброванные значения возраста древних местонахождений:

Подзона южной тайги: пещера Аракаево VIII — 19144 ± 695 лет (ИМЭЖ-230) [9]; гrot Дыроватый Камень на р. Серга, слой 11 — 10577 ± 237 лет (ИЭМЭЖ-1072) [9]; гrot Дыроватый Камень на р. Серга, сл. 8 — 7367 ± 44 (ИЭМЭЖ-1365) [9] (см. рис. 1).

Подзона смешанных подтаежных лесов: гrot Нижнеиргинский, сл. 2 — 705 ± 20 лет (СПБ-571); гrot Нижнеиргинский, сл. 3, гор. 5 — 3104 ± 116 лет (СПБ-809) [10].

Для иллюстрации наименьшего масштаба временной динамики фаун из орнитогенных сборов костных остатков грызунов использованы межгродовые различия в питании бородатой неясыти. Погадки птиц собраны на компактной территории в период гнездования птиц в 2017–2020 гг. в окр. пос. Скородум (предлесостепные леса южной тайги) [13].

Процедуре описания временной динамики состава и структуры фаун предшествует этап извлечения костных остатков из породы и определение их принадлежности к той или иной части скелета и таксону. На основе этих данных для каждого вскрытого горизонта и слоя формируются таблицы, где для обнаруженных таксонов указывается количество остатков и особей. Эти сведения служат основой для характеристики состава фауны и соотношения долей разных компонентов.

При описании и анализе динамики в данной работе был использован метод парных сравнений. Для начала цепочки сравнений тестируемых древних фаун, характеризующих разные временные фазы региональной динамики, выбирается ближайшее по территориальному расположению местонахождение остатков современных грызунов, фауне из которого можно присвоить ранг референтной. Изучаемые фауны упорядочиваются в хронологическом порядке и проводится процедура парных сравнений. В этом ряду референтная фауна служит эталоном современного зонального состояния. Тестируемые древние фауны в первую очередь сравниваются с ней, а также между собой.

Основное качество референтной фауны — полноценное отображение видового состава обитающих в регионе грызунов. Ранее было показано [14], что в орнитогенных остеологических сборах обнаруживаются остатки даже самых редких грызунов, если количество особей превосходит 150, а число щёчных зубов порядка одной тысячи. Еще одно требование к сравниваемым местонахождениям — принадлежность к одному и тому же типу по агенту накопления костных остатков. Этот показатель оценивается по комплексу признаков:

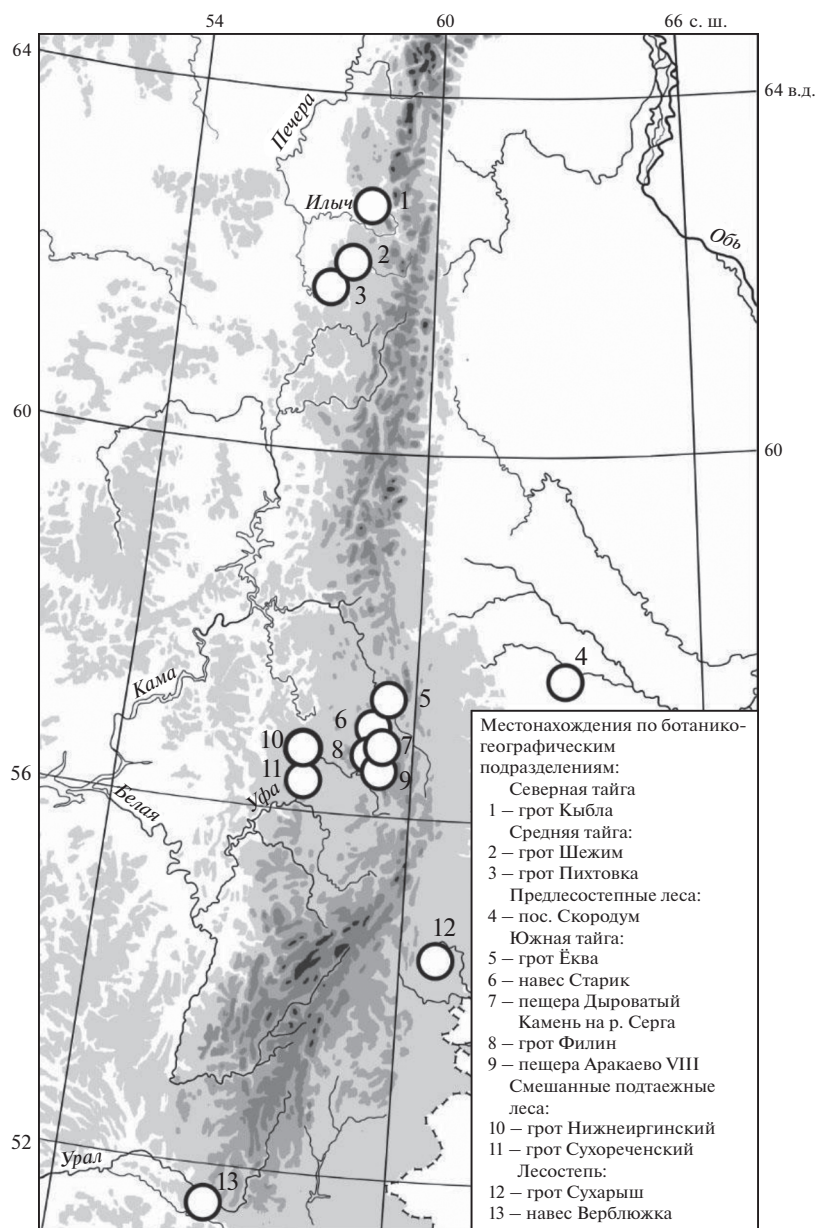


Рис. 1. Расположение местонахождений, материалы из которых использованы в анализе.

расположению местонахождений, степени и типу сохранности остатков. В некоторых случаях важнейшей характеристикой служит состав жертв (птицы, мелкие млекопитающие, рыбы или другие группы животных) [15]. Нами использованы местонахождения в карстовых полостях, где агентом накопления был филин. Единственным исключением служат сборы погадок у гнезд бородастой неясыти у пос. Скородум.

Сравнение древних и референтных фаун дает количественную оценку различий в хронологическом аспекте. Чтобы отнести эти различия к определенному масштабу динамики, они соп-

ставлены с пространственными различиями фаун из современных местонахождений, расположенных в разных ботанико-географических подразделениях Урала.

В качестве критерия сходства сравниваемых фаун использован показатель сходства Л.А. Животовского [16]:

$$R = \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i q_i},$$

где p_i и q_i — частоты i -го по номеру вида или группы видов в сравниваемых выборках, m — число общих видов.

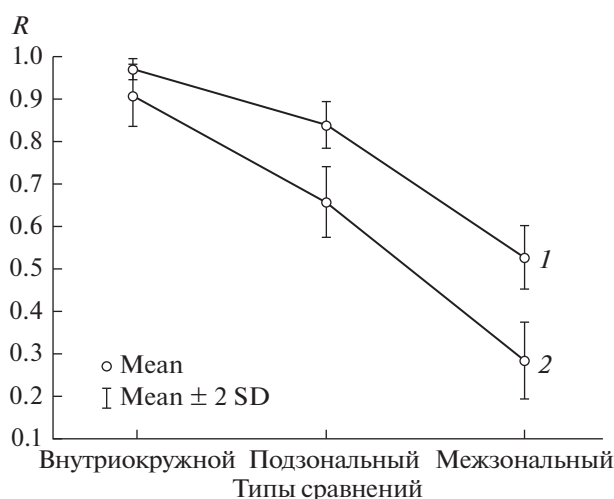


Рис. 2. Средние значения показателя R при разных типах пространственных сравнений современных сообществ грызунов: 1 — экологического сходства ($Reco$); 2 — таксономического сходства ($Rtax$).

Значимость отличия R от 1 определяется критерием идентичности:

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2}(1 - R),$$

где N — объемы 1-й и 2-й выборок. Если величина I больше табличного значения χ^2 с $m - 1$ степенями свободы, то на выбранном уровне значимости выборки отличаются друг от друга.

Показатель R принимает значения от 0 при полном несхождении до 1 при полном схождении. Когда в основу расчетов берутся доли особей таксонов в сравниваемых фаунах, то он является показателем таксономического сходства и обозначается как $Rtax$. Если виды объединяются по принадлежности к экологическим группам, то показатель сравниваемых пар фаун именуется экологическим ($Reco$). Группы, по которым распределяются виды для расчета $Reco$, формируются в соответствии с распространением в современных биотопах и занимаемых там экологических нишах.

Поскольку основной задачей описания эволюционного и исторического масштабов динамики фаун является оценка глубины их преобразования, то в этой процедуре определяющим элементом служит наземная (плакорная) часть населения, так как именно по ней оцениваются зональные характеристики [17]. Остальные элементы — виды из околотовной, агрополево́й, синантропной групп — могут образовывать основу пищевого спектра хищника, но для поставленной задачи бесполезны и должны исключаться из анализа. Деление фаун на экологические категории начинается с подразделения на естественную и синантропную

части. К последней относятся серая крыса и домовая мышь. В отдельную агрополево́ую категорию включаются обыкновенная полевка и ее виды-двойники. Виды околотовных местообитаний (ондатра, водяная полевка, полевка-экономка) невозможно отнести ни к одной зональной группе, и они вместе с вышеперечисленными синантропными и агрополевыми видами исключаются из анализа зональной характеристики фаун.

При расчетах экологических показателей сходства $Reco$ зональные виды группируются в следующие категории: 1) таежные (белка, бурндук, летяга, лесные полевки, лесной лемминг, лесная мышовка); 2) лесолуговые (темная полевка, малая лесная мышь); 3) луговые (обыкновенный хомяк и полевая мышь); 4) лугово-степной вид (узкочерепная полевка); 5) степные (слепшонка, степная пеструшка, серый и эверсманов хомячки, большой тушканчик, степная пищуха); 6) тундровые (копытный, сибирский лемминг, полевка Миддендорфа). Частоты встречаемости особей соответствующих видов суммируются в пределах каждой категории и по этим значениям производятся вычисления. Показатели таксономического сходства $Rtax$ высчитываются на основе частот встречаемости особей каждого вида, общего для сравниваемых фаун, из тех, что вошли в список зональных видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристики временной динамики сопоставлены с пространственными различиями фаун из районов, находящихся в разных ботанико-географических подразделениях (окружного, подзонального, зонального уровней).

Таблица 1. Показатели экологического (*Eco*), левая половина таблицы) и таксономического (*Tax*, правая половина таблицы) сходства фаун грызунов из местонахождений, находящихся на территориях разного ботанико-географического ранга (*I*; df)

Зона			Тайга						Лесостепь				
	Подзона		Северная тайга	Средняя тайга		Смешанные подтаежные леса		Южная тайга		Верблюжка	Сухарыш		
		Округ		Кыбла	Шежим	Пихтовка	Нижне-иргинский, слой 2	Сухореченский	Филин			Старик	Ёква
Тайга	Северная тайга	Средняя тайга	Северная тайга	Кыбла	Шежим	Пихтовка	Нижне-иргинский, слой 2	Сухореченский	Филин	Старик	Ёква	Верблюжка	Сухарыш
	Средняя тайга	Кыбла	Шежим	Пихтовка	Нижне-иргинский, слой 2	Сухореченский	Филин	Старик	Ёква	Верблюжка	Сухарыш		
Смешанные подтаежные леса	Северная тайга	Средняя тайга	Северная тайга	Кыбла	Шежим	Пихтовка	Нижне-иргинский, слой 2	Сухореченский	Филин	Старик	Ёква	Верблюжка	Сухарыш
Лесостепь	Южная тайга	Сухореченский	Северная тайга	Кыбла	Шежим	Пихтовка	Нижне-иргинский, слой 2	Сухореченский	Филин	Старик	Ёква	Верблюжка	Сухарыш
	Южная тайга	Чусовской	Северная тайга	Кыбла	Шежим	Пихтовка	Нижне-иргинский, слой 2	Сухореченский	Филин	Старик	Ёква	Верблюжка	Сухарыш
Южная тайга	Чусовской	Северная тайга	Кыбла	Шежим	Пихтовка	Нижне-иргинский, слой 2	Сухореченский	Филин	Старик	Ёква	Верблюжка	Сухарыш	

Таблица 2. Парные коэффициенты экологического и таксономического сходства фаун, демонстрирующие аналогю пространственных различий и масштабы временной динамики

Сравниваемые местонахождения	<i>Reco</i> (<i>I</i> ; df)	<i>Rtax</i> (<i>I</i> ; df)	Разница в возрасте местонахождений, лет
Аналог межзонального различия (эволюционный масштаб временной динамики)			
Ёква – Аракаево VIII	0.24 (2032.51; 2)	0.18 (2213.32; 4)	19 144
Ёква – Дыроватый Камень, сл. 11	0.5 (1496.21; 2)	0.41 (1752.16; 6)	10 577
Аналог подзонального различия (исторический масштаб временной динамики)			
Ёква – Дыроватый Камень, сл. 8	0.85 (174.3; 2)	0.59 (481.16; 4)	7367
Дыроватый Камень, сл. 11 – Аракаево VIII	0.82 (3442.59; 5)	0.77 (4390.72; 10)	8567
Дыроватый Камень, сл. 8 – сл. 11	0.79 (393.81; 5)	0.77 (442.16; 8)	3210
Аналог различий внутри одного округа (актуальный масштаб временной динамики)			
Нижнеиргинский, сл. 2 – сл. 3	0.99 (6.82; 2)	0.94 (32.27; 9)	2399
Скородум, 2017–2020	0.96 (19.97; 2)	0.95 (27.13; 3)	3
Скородум, 2019–2020	0.97 (9.47; 2)	0.88 (32.88; 3)	1
Скородум, 2017–2019	0.99 (0.56; 2)	0.93 (21.43; 4)	2

Таблица 3. Распределение долей остатков грызунов по экологическим группам в разновременных (от современности до позднего плейстоцена) местонахождениях Среднего Урала, %

Местонахождение и его возраст		Экологические группы видов					
		таежные	лесолуговые	луговые	лугово-степные	степные	тундровые
Грот Ёква (XX в.)		76	18	6	0	0	0
Грот Нижнеиргинский	сл. 3, гор. 5 (3104 ± 116 лет)	46	5	48	0	0	0
	сл. 2 (705 ± 20 лет)	42	12	45	0	1	0
Пос. Скородум (сборы свежих погадок)	2017 г.	11	48	0	41	0	0
	2019 г.	13	44	0	42	0	0
	2020 г.	22	58	0	20	0	0
Пещера Дыроватый Камень	сл. 8 (7367 ± 44)	64	8	2	22	<1	4
	сл. 11 (10577 ± 237 лет)	13	19	<1	60	8	<1
Аракаево VIII (19144 ± 695 лет)		5	1	<1	46	30	18

Минимальное пространственное сходство наблюдалось при межзональном сравнении (рис. 2). Так, 16 пар сравнений местонахождений, расположенных в таежной зоне Северного и Среднего Урала, имеют показатели экологического сходства с фаунами из лесостепной зоны Зауралья и южной оконечности Урала – от 0.28 до 0.75, в среднем 0.52 (табл. 1).

Показатели таксономического сходства при том же сравнении оказались еще меньше (см. рис. 2) – от 0.03 до 0.54 при среднем 0.28, что отражает кардинальное различие в видовом составе. Это дает

основание при сравнениях разновременных фаун, получив аналогичные величины показателей сходства, считать такие фауны принадлежавшими к разным зональным типам. Именно такой уровень сходства (табл. 2) дает сравнение современной референтной таежной фауны из грота Ёква с позднеплейстоценовой фауной из пещеры Аракаево VIII (их различие в возрасте составляет около 19 тыс. лет). Масштаб их динамики демонстрируют данные по соотношению долей остатков грызунов из разных экологических групп (табл. 3). Так, доля лугово-степных, степных и

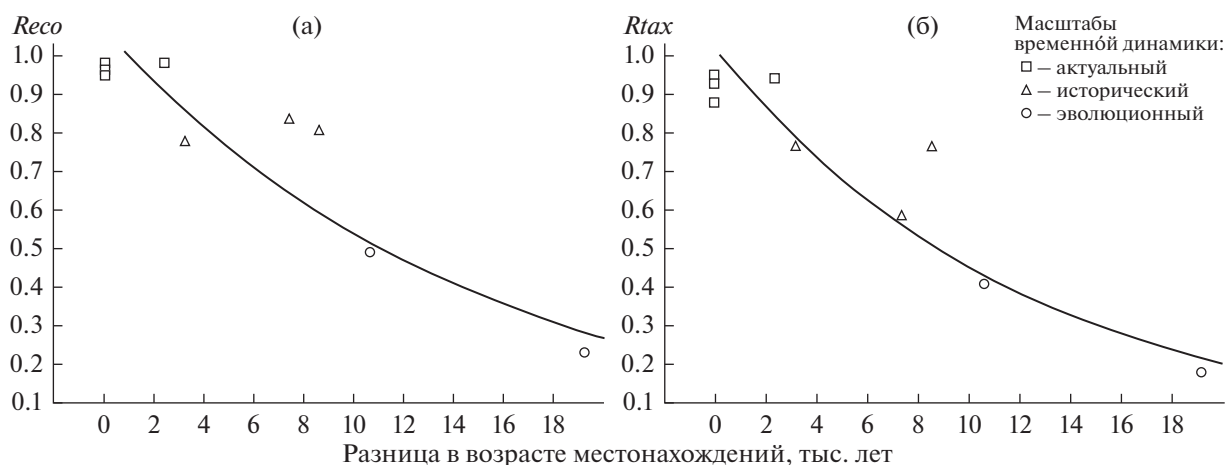


Рис. 3. Показатели сходства (R) пар фаун разного масштаба временной динамики: а — экологического сходства ($Reco$); б — таксономического сходства ($Rtax$).

тундровых видов в Аракаево VIII составляет 94%, тогда как в Ёкве виды этих групп отсутствуют. Не столь радикальную динамику, но вполне сопоставимую с межзональными различиями демонстрирует сравнение таежной фауны из Ёквы с фауной из слоя 11 грота Дыроватый Камень на р. Серга (разница в возрасте около 9 тыс. лет). Отсутствующие в таежной фауне Ёквы виды из лугово-степной, степной и тундровой групп в слое 11 Дыроватого Камня составляют по доле остатков 68%. Эти примеры, безусловно, убеждают, что аналогия межзональных пространственных различий эволюционному масштабу временной динамики вполне правомочна. Графическое представление показателей сходства пар фаун разного временного масштаба на основе табл. 2 представлено на рис. 3.

Временная динамика эволюционного масштаба, как и межзональное пространственное сопоставление, нуждаются в подразделении на градации по степени выраженности. Широкий диапазон варьирования (от близкого к 0 до 0.75) имеет смысл делить по крайней мере на три части (0–0.24; 0.25–0.49; 0.50–0.75). Соответствующие масштабы следует именовать эволюционным максимального, среднего и минимального уровней. Эти уровни отражают не столько временной диапазон, сколько глубину преобразования структуры фаун [3].

Большой уровень сходства по сравнению с межзональным демонстрируют фауны, которые расположены в пределах одной зоны, но в разных подзонах. Так, при сравнении 23 пар современных фаун, находящихся в северной, средней и южной тайге, экологическое сходство варьировало от 0.51 до 0.97 при среднем 0.83, а таксономи-

ческое было равно от 0.34 до 0.91 при среднем 0.65. Такое пространственное сходство фаун на подзональном уровне позволяет искать в подобном интервале соответствующие аналоги среди сравнений фаун разного возраста. Именно в эти интервалы значений попадает сходство следующих разновременных фаун: Ёква — Дыроватый Камень на р. Серга, сл. 8; Дыроватый Камень на р. Серга, сл. 8 — Дыроватый Камень на р. Серга, сл. 11; Дыроватый Камень на р. Серга, сл. 11 — Аракаево VIII (см. табл. 2). Эта временная динамика относится к историческому масштабу. Состав фаун при такой динамике меняется не кардинально, а за счет редких и очень редких видов при постоянстве доминантов [3].

Третий, самый тесный, уровень пространственного сходства демонстрируют фауны, находящиеся внутри одних ботанико-географических округов. Для сравнений удалось подобрать 5 пар фаун. Показатели экологического сходства варьировали от 0.94 до 0.99 (среднее 0.97), а таксономического — от 0.84 до 0.98 (среднее 0.90). Временным аналогом такой пространственной динамики может служить сходство фаун с показателями, близкими к единице, которые демонстрируют динамику в актуальном масштабе. Примером могут служить фауны горизонтов 2 и 3 грота Нижнеиргинский, возраст которых различается всего на 1780 лет, а показатели экологического и таксономического сходства соответственно равны 0.99 и 0.94, т.е. близки к единице (см. табл. 2). Такие значения отражают обратимые сдвиги относительной численности некоторых видов при постоянстве основных зональных характеристик [3]. Не менее убедительным примером динамики в актуальном масштабе служит сходство фаун, выявленное при сравнении состава погадок боро-

датых неясителей, собранных на компактной территории гнездования в Ирбитском районе Свердловской области в 2017–2020 гг.: показатели экологического сходства варьировали от 0.96 до 0.99 при среднем 0.97, а таксономического — от 0.88 до 0.95 при среднем 0.92 (см. табл. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полноценным материалом для изучения многолетней динамики фауны грызунов являются субфоссильные и ископаемые остатки мелких млекопитающих из их массовых скоплений в скальных гротах и навесах, служивших для гнезд и присад филинов. Послойные раскопки и датирование этих скоплений позволяют сравнивать видовой состав и структуру жертв хищников в последовательные временные отрезки. Количественной мерой такого сравнения в данной работе послужили парные показатели экологического и таксономического сходства (*Reco* и *Rtax*). Однако в описаниях и сравнениях использованы не все обнаруженные виды, а только те, которые указывают на зональную характеристику фауны. Для оценки экологического сходства последние группируются в следующие категории: таежные виды, лесолуговые, луговые, лугово-степные, степные, тундровые. Не использованы в анализе виды околоводных и агрополевых местообитаний, а также синантропные.

Для отнесения временной динамики к тому или иному масштабу основным критерием служит аналог степени различия (сходства) фаун в пространственном градиенте.

Динамика наименьшего временного масштаба, именуемого актуальным, аналогична степени сходства пар сравниваемых фаун, находящиеся внутри одних ботанико-географических округов. Такое сходство настолько велико, что сравнение долей экологических категорий близко или равно единице, как и таксономическое сходство.

Эволюционный масштаб временной динамики сопоставляется с пространственным сравнением фаун, находящихся в разных ботанико-географических зонах. Такая динамика, как и межзональное сопоставление, подразделяются на три градации по степени выраженности.

Исторический масштаб временной динамики фаун занимает промежуточное положение между актуальным и эволюционным. Его аналогом в пространственной дифференцировке служит сходство фаун из разных ботанико-географических подзон.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и живот-

ных УрО РАН при частичной поддержке РФФИ (проекты № 19-04-01008 и 19-04-00507).

Авторы выражают благодарность Е.П. Изварину за содействие в выполнении работы и рецензенту за конструктивную критику и советы по улучшению статьи.

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

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Penteriani V., del Mar Delgado M.* The eagle owl. London: Bloomsbury Publishing, 2019. 384 p.
2. *Смирнов Н.Г., Кропачева Ю.Э.* Основные и сопутствующие жертвы филина (*Bubo bubo*) в задачах исторической экологии // *Экология*. 2019. № 5. С. 387–391.
3. *Смирнов Н.Г.* Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // *Экология*. 2006. № 6. С. 452–457.
4. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / П.В. Куликов, Н.В. Золотарева, Е.Н. Подгаевская; науч. ред. Мухин В.А. Екатеринбург: "Гошицкий", 2013. 612 с.
5. *Смирнов Н.Г.* Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // *Вековая динамика биогеоценозов: Чтения памяти академика В.Н. Сукачева*. М.: Наука, 1992. С. 17–35.
6. *Kuzmina E.A., Smirnov N.G., Ulitko A.I.* New data on Late Pleistocene–Holocene small mammal communities from the Ural–Sakmara interfluvium, Southern Urals // *Quaternary international*. 2016. V. 420. P. 56–64.
7. *Садыхова Н.О.* Сообщество мелких млекопитающих долины реки Серги в позднем голоцене // *Экология в меняющемся мире: Мат-лы конф. молодых ученых*. Екатеринбург, 2006. С. 208–210.
8. *Кропачева Ю.Э., Улитко А.И., Шеринев М.Ю.* и др. Характеристика питания филина по материалам из грота Ёква в природном парке "Река Чусовая" // *Научные исследования на ООПТ Урала: Мат-лы межрегион. конф.* Екатеринбург, 2021. С. 67–70.
9. *Смирнов Н.Г.* Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, 1993. 64 с.
10. *Izvarin E.P., Ulitko A.I., Nekrasov A.E.* Palaeontological description of Nizhneirginsky Grotto Upper Holocene sediments (Ufa Plateau, Fore-Urals) with taphonomic and palaeoenvironmental remarks based on bird and small-mammal assemblages // *Quaternary International*. 2020. V. 546. P. 160–169.
11. *Садыхова Н.О., Смирнов Н.Г.* Формирование локальных и элементарных фаун в зоогенных отложениях Печоро-Илычского заповедника / *Труды*

- Печоро-Илычского государственного заповедника. 2005. Вып. 14. С. 152–158.
12. Садыкова Н.О. Подходы к изучению вековой и многолетней динамики сообществ мелких млекопитающих на палеонтологическом материале (на примере Северного Урала) // Экология от Арктики до Антарктики: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2007. С. 277–282.
13. Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г., Зыков С.В. и др. Питание бородатой неясыти (*Strix nebulosa*) при разной численности жертв в период гнездования // Экология. 2019. № 1. С. 40–46.
14. Смирнов Н.Г., Маркова А.К. Методические вопросы оценки таксономического разнообразия млекопитающих на основе остеологических сборов // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С. 3–16.
15. Andrews P. Owls, caves and fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. Chicago: University of Chicago Press, 1990. 231 p.
16. Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 4. С. 587–601.
17. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

УДК 574.583

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПЛАНКТОННЫХ И БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА

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

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

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

Поступила в редакцию 06.04.2021 г.

После доработки 01.11.2021 г.

Принята к публикации 12.11.2021 г.

Река Северная Двина — один из крупнейших водотоков Европейского Северо-Востока России — испытывает многофакторное антропогенное воздействие, что приводит к изменению структуры водных биоценозов: изменениям видового разнообразия, численности и биомассы организмов, общему снижению водных биологических ресурсов. В работе приведены результаты комплексного изучения беспозвоночных зоопланктонных и зообентосных сообществ устьевой области р. Северная Двина. Установлено, что зоопланктонные и зообентосные сообщества характеризуются достаточно высоким таксономическим разнообразием. Согласно рыбохозяйственной классификации, уровень развития зоопланктона в нижнем течении реки позволяет отнести этот район к малокормным для рыб-планктофагов. Средние значения численности и биомассы зообентоса позволяют классифицировать исследованный участок реки как высококормный для рыб-бентофагов. Качество речных вод по показателям зоопланктона имело выраженную сезонную динамику — оно изменялось от II класса (слабо загрязненные воды) в период весеннего половодья до I класса (условно чистые воды) в иные сезоны. Исключение составляли два участка — рукав Корабельный и протока Маймакса, где нагрузка на сообщества водных организмов проявлялась и в летне-осеннюю межень. Преобладание эврибионтных видов в составе зоопланктона, вероятно, свидетельствует об антропогенной нагрузке на речную экосистему. В целом экологическое состояние обследованной части водотока по показателям зоопланктона может быть оценено как удовлетворительное.

Ключевые слова: зоопланктон, зообентос, разнообразие, продуктивность, пространственно-сезонные изменения, сапробность речных вод

DOI: 10.31857/S0367059722030088

Любые виды работ в акваториях водоемов, на их берегах или на площади водосбора влияют на водные биоценозы и часто ведут к нарушению экологического равновесия. Долговременная антропогенная нагрузка может в конечном итоге привести к трансформации водных экосистем, частичному или полному их разрушению [1].

Река Северная Двина образуется при слиянии рек Сухоны и Юга и впадает в Двинской залив Белого моря. Ее общая протяженность составляет 744 км, площадь водосбора — 357 тыс. км² [2]. Здесь расположено около половины всех предприятий Архангельской области, которые загрязняли и загрязняют экосистему реки сбросами с высоким содержанием загрязняющих веществ. Более 85% загрязнителей приходилось на предприятия целлюлозно-бумажной промышленности, а также на поступления загрязнителей со всей площади водосбора реки и из других источников (аэротехногенные сбросы, продукты горе-

ния, заготовка леса, сельское хозяйство). Дополнительным источником загрязнения служил вынос веществ с площадей торфоразработок, а также из донных отложений. Многолетнее проведение в прошлом молевого сплава на реках Двинского бассейна также негативно сказалось на состоянии его гидрологического и гидрохимического режимов. Таким образом, спектр антропогенных факторов, воздействующих на бассейн р. Северной Двины, широк; большинство факторов воздействуют на речную биоту опосредованно — через среду обитания гидробионтов и лишь некоторые — непосредственно на рыб [3].

Начиная с 1980-х гг. в результате ухудшения экологической обстановки в Двинском бассейне наблюдаются изменения общей структуры водных биоценозов: изменение видового разнообразия гидробионтов, численности и биомассы организмов, общее снижение продукционных процессов [3, 4]. Поэтому исследования водной

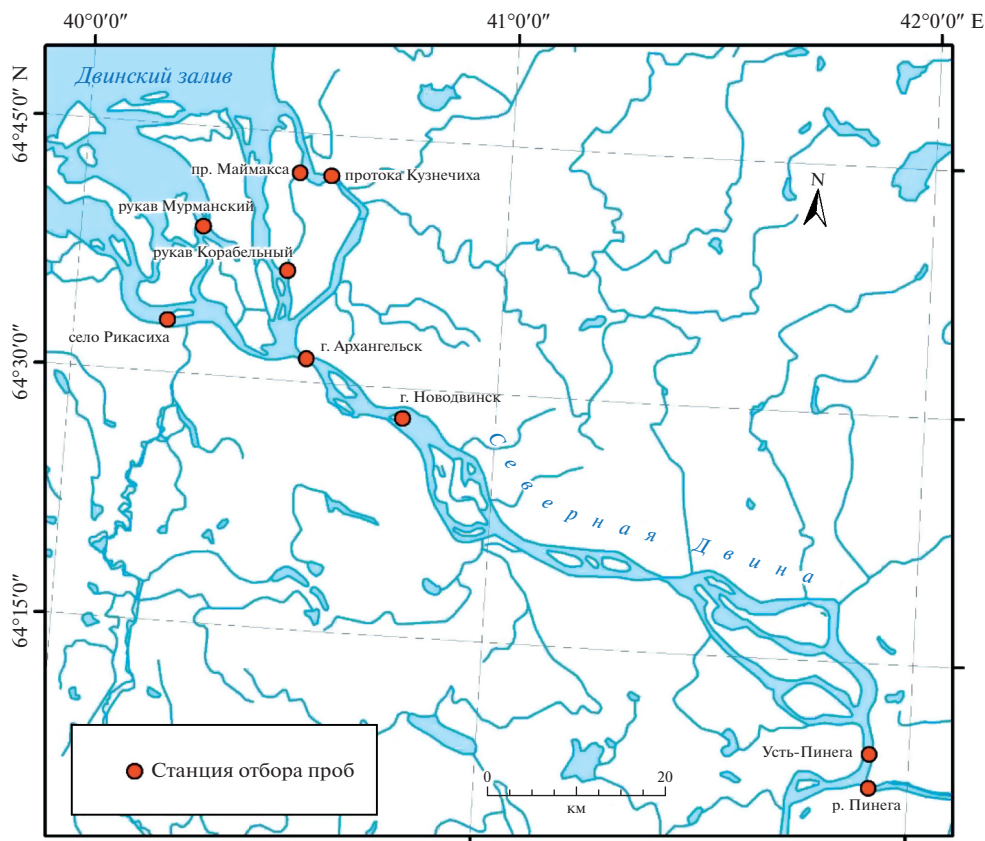


Рис. 1. Участки отбора проб в нижнем течении р. Северная Двина.

экосистемы р. Северная Двина в условиях антропогенного стресса актуальны в целях разработки рекомендаций по сохранению биоразнообразия реки и рациональному использованию ее водных биологических ресурсов.

Цель настоящей работы — оценка качественных (таксономический состав) и количественных (численность и биомасса) характеристик зоопланктонных и зообентосных сообществ устьевой области р. Северная Двина в их сезонной и пространственной динамике.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы зоопланктона отбирали в 2019 г. в р. Северная Двина (рис. 1) с поверхностного горизонта путем процеживания 100 л воды через планктонную сеть с размером ячеи 0.072 мм. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида и обрабатывали в камеральных условиях. Всего за период исследований отобрано 104 пробы. Сбор и обработку зоопланктонных проб проводили в соответствии с руководством [5]. Численность зоопланктона пересчитывали на 1 м³; биомассу вычисляли с использованием размерно-весовых зависимостей [6]; видовую принадлеж-

ность организмов устанавливали при помощи соответствующих определителей зоопланктона [7]. Доминантные виды в сообществах выделяли по относительной численности при нижнем уровне доминирования 10%. Оценку качества речных вод проводили с использованием индекса сапробности Пантале и Букка в модификации Сладечека с учетом индикаторной значимости видов [5, 8].

Пробы зообентоса (всего 93) отбирали на тех же станциях с помощью дночерпателя Петерсена с площадью захвата 0.025 м². Промывку собранных проб грунта проводили 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]. Для определения организмов был использован стереоскопический микроскоп МБС-12, взвешивание каждой группы организмов проводили на электронных весах “KERN EW” с точностью до 0.001 г. В работе по определению донных животных использовали общепринятые идентификаторы [9–11]. Оценку качества воды осуществляли на основании руководящего документа по гидробиологическим показателям (макрозообентос) [12].

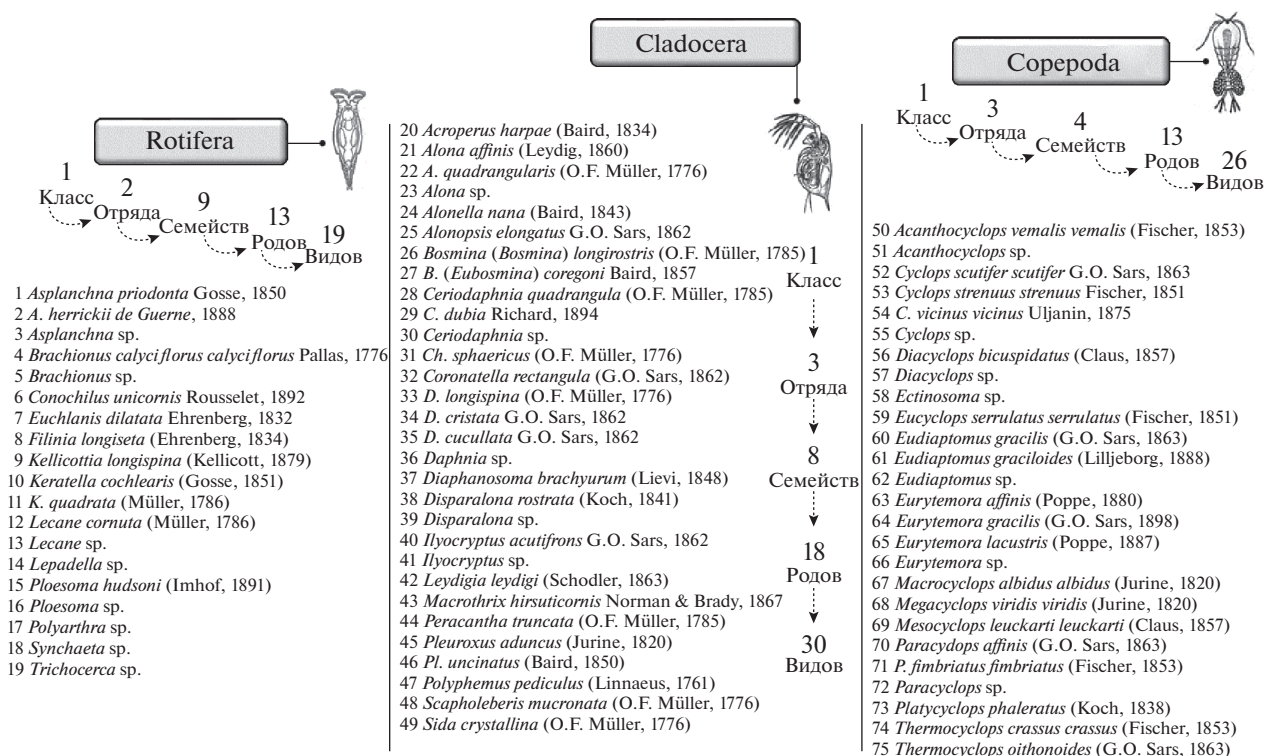


Рис. 2. Состав таксонов зоопланктона устьевой области р. Северная Двина.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Зоопланктон. Таксономическое разнообразие. Число видов в водных объектах, структура, сезонная и межгодовая динамика сообществ определяются историей формирования биоты, экотопами и трофическими условиями. Состояние зоопланктона, его видовое разнообразие и количественные характеристики определяют состояние кормовой базы для рыб, а также важно для процессов самоочищения водных объектов [13, 14].

Зоопланктон устьевой области р. Северная Двина представлен тремя крупными группами беспозвоночных: коловратками, ветвистоусыми и веслоногими ракообразными — всего 75 видов, относящихся к 21 семейству. По качественному составу зоопланктонное сообщество характеризовалось как клadoцерно-копеподное, представленное как ветвистоусыми (40.0%), включавшими 30 видов из 18 родов и 8 семейств, так и веслоногими (34.7%) ракообразными (26 видов, объединенных в 13 родов 4 семейств). Четверть всех видов зоопланктонных организмов (25.3%) составляли коловратки, 19 видов которых отнесены к 13 родам и 9 семействам (рис. 2). В целом зоопланктон р. Северная Двина представлен большим числом видов, что определяет широкие рамки его приспособляемости к условиям существования.

Таксономический состав зоопланктона типичен для Северодвинского бассейна: часто встречаются представители северной фауны и виды с широким географическим распространением. В исследованной акватории происходит смешивание пресных вод с морскими, поэтому зоопланктон представлен видами разной экологической принадлежности. В частности, в сообществах есть солоноватоводные виды родов *Eurytemora*, *Ectinosoma* и другие представители отряда Harpacticoida. Преобладающая по видовому богатству группа — ветвистоусые ракообразные, субдоминанты — веслоногие.

Количественные показатели зоопланктона. Устьевые области рек приливных морей отличаются высокой пространственно-временной изменчивостью гидрологических и гидрохимических параметров. Это связано с наличием широкого спектра гармоник волн прилива, которые генерируют короткопериодные (часы—сутки) и долгопериодные (месяцы—годы) колебания [15], что влияет на вариации численности и биомассы зоопланктона, а также на его распределение по акватории. В целом численность зоопланктона изменялась в широком диапазоне — от 15 до 4785 экз/м³, биомасса — от 0.22 до 101 мг/м³. Следует отметить, что планктонное население беспозвоночных в период отбора проб отличалось низкими количественными показателями (табл. 1).

Таблица 1. Пространственные и сезонные изменения количественных показателей зоопланктона устьевой области р. Северная Двина

Пункты наблюдений	Общая численность, экз/м ³	Общая биомасса, мг/м ³	Класс качества вод (индекс сапробности)
Период весеннего половодья; слабо загрязненные воды			
Устье р. Пинега	100	1.43	II (1.71)
с. Усть-Пинега	820	15.38	II (1.66)
г. Новодвинск	1900	35.67	II (1.58)
г. Архангельск у ж/д моста	980	14.37	II (1.71)
Протока Кузнечиха	360	4.42	II (1.56)
Рукав Корабельный	800	9.80	II (1.57)
Протока Маймакса	570	7.75	II (1.57)
Рукав Никольский	640	8.1	II (1.56)
Приустьевое взморье	40	0.75	II (1.73)
В среднем в период весеннего половодья	690	10.85	II (1.56–1.73)
Период летней межени; условно чистые воды			
Устье р. Пинега	640	9.77	I (1.36)
с. Усть-Пинега	640	8.24	I (1.44)
г. Новодвинск	740	8.61	I (1.40)
г. Архангельск у ж/д моста	530	11.80	I (1.42)
Протока Кузнечиха	4785	100.52	I (1.35)
Рукав Никольский	530	10.66	I (1.46)
Период летней межени; слабо загрязненные воды			
Рукав Корабельный	100	1.34	II (1.90)
Протока Маймакса	1535	22.63	II (1.55)
В среднем в период летней межени	1188	21.69	I–II (1.35–1.90)
Осенний период; условно чистые воды			
с. Усть-Пинега	20	0.54	I (1.40)
г. Новодвинск	22	0.41	I (1.40)
г. Архангельск у ж/д моста	23	0.95	I (1.45)
Протока Кузнечиха	135	1.35	I (1.43)
Рукав Никольский	40	0.32	
Приустьевое взморье	25	0.22	I (1.26)
Осенний период; слабо загрязненные воды			
Рукав Корабельный	17	0.22	II (1.65)
Протока Маймакса	15	0.34	II (1.87)
В среднем в осенний период	37	0.54	I–II (1.26–1.87)
В целом по устьевой области	15–4785	0.22–100.52	I–II (1.26–1.90)

Ранее отмечалось [13], что в экосистемах крупных водоемов и водотоков число видов и их биомасса могут быть ниже, чем в менее крупных.

Пространственно-сезонные изменения количественных показателей. На различных участках реки количественные показатели зоопланктона заметно изменялись в разные сезоны года. В период весеннего половодья наибольшего обилия достигал ротаторный планктон, что в целом характерно для речных систем. Наибольшие значения численности и биомассы зоопланктона наблюдались на верхних участках устья р. Северная Двина, где они составляли соответственно 820 экз/м³ и 15 мг/м³ в районе с. Усть-Пинега и 1900 экз/м³ и 36 мг/м³ на участке г. Новодвинск. По мере приближения к морю показатели снижались до 40 экз/м³ и 1 мг/м³ на участке приустьевого взморья. Средняя для периода весеннего половодья численность составила 690 экз/м³, биомасса — 11 мг/м³.

Не установлено явных закономерностей изменчивости количественных показателей зоопланктона в пробах из рукавов и протоков собственно дельты Двины: наименьшие показатели наблюдали в протоках Кузнечиха (360 экз/м³ и 4 мг/м³) и Маймакса (570 экз/м³ и 8 мг/м³); более высокие параметры оказались в Никольском (640 экз/м³ и 8 мг/м³) и Корабельном (800 экз/м³ и 10 мг/м³) рукавах.

Наиболее высокие средние количественные показатели зоопланктона (1188 экз/м³ и 22 мг/м³) отмечены в летнюю межень, что соответствует типичным особенностям развития зоопланктона. В русловой части реки параметры составляли в районе с. Усть-Пинега 640 экз/м³ и 8 мг/м³; у г. Новодвинск — соответственно 740 экз/м³ и 9 мг/м³; у г. Архангельск — 530 экз/м³ и 12 мг/м³ (см. табл. 1). Как и весной, летом выявлен тренд снижения численности зоопланктона от верхних участков устья к морю. В то же время в период летней межени на части станций на фоне снижения численности зоопланктонных организмов происходило увеличение общей биомассы. Это объясняется присутствием крупных представителей ветвистоусых рода *Daphnia*, составлявших до 41.9% суммарной биомассы.

Сильно различались оценки обилия зоопланктона весной и летом на разных участках собственно дельты р. Северная Двина, где летом были зафиксированы максимальные значения численности и биомассы. Так, в протоках Кузнечиха и Маймакса численность была 4785 и 1535 экз/м³ соответственно, что превышало весенние показатели на этих же станциях в 3–13 раз. Еще более существенные колебания выявлены при сравнении

суммарных биомасс зоопланктона. В протоке Маймакса их летние показатели почти в 3 раза превысили весенние — с 8 до 23 мг/м³, а в протоке Кузнечиха — более чем в 20 раз (с 4 мг/м³ весной до 101 мг/м³ летом). В этих протоках основной вклад в численность и биомассу вносили эврибионтные первичные фильтраторы — виды рода *Bosmina* и солоноватоводные фильтраторы — виды рода *Eurytemora*. В протоке Маймакса доминировали преимущественно виды рода *Bosmina*, которые способны переносить незначительные колебания солености; в протоке Кузнечиха — виды рода *Eurytemora*, что указывает на значительное влияние прибрежных вод на речную систему в протоках. Эти протоки отличаются по морфометрическим характеристикам по сравнению с крупными рукавами реки и в них создается благоприятный термический режим в период летней межени, что положительно сказывается на количественном развитии перечисленных выше организмов.

В осенний период наблюдали минимальные значения численности и биомассы зоопланктона, что объясняется сезонным изменением термического режима. В это время численность и биомасса почти на всех станциях были минимальными, за исключением протоки Кузнечиха. Повсеместно превалировали ветвистоусые ракообразные, кроме протоки Маймакса, где доминировали веслоногие ракообразные *Seropoda*, составлявшие 66.7% от суммарной численности и 53.2% от общей биомассы. Пространственное распределение численности и биомассы зоопланктона осенью было неоднородным, отражая разнообразие условий устьевой области реки.

Оценка качества воды по показателям зоопланктона. Видовой состав и трофическая структура зоопланктона важны для оценки состояния водных объектов. По состоянию зоопланктона можно судить о пространственных особенностях качества вод, их сезонных изменениях на всей акватории водного объекта или отдельных участках [16]. Сведения об уровне сапробности, оцененном на основании анализа индикаторных видов зоопланктона р. Северная Двина, поверхностно представлены в работе [17]. Долгое время гидролого-экологическое состояние р. Северная Двина формировалось под влиянием не только природных, но и антропогенных факторов [18, 19]. Для интегрированной оценки влияния на зоопланктонные сообщества всех воздействий используется индекс сапробности [20]. По нашим данным, качество вод по показателям зоопланктона имело сезонную динамику (см. табл. 1): в период весеннего половодья на всех участках качество вод соответствовало II классу (слабо загрязненные), в другие сезоны — I классу (условно чистые воды), за исключением двух участков (ру-

Таблица 2. Состав таксонов макрозообентоса в устьевой области р. Северная Двина

Таксон			
	COELENTERATA		
	<i>Hydrozoa</i> (1 вид)	30	<i>Anodonta</i> sp.
1	<i>Hydrozoa</i> gen. sp.	31	<i>Arctica islandica</i> (Linnaeus, 1767)
	NEMATODA	32	<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn, 1817)
	<i>Nematoda</i> (1 вид)	33	<i>Axinopsida orbiculata</i> (G.O. Sars, 1878)
2	<i>Nematoda</i> gen. sp.	34	<i>Bivalvia</i> gen. sp.
	<i>Turbellaria</i> (1 вид)	35	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)
3	<i>Turbellaria</i> gen. sp.	36	<i>Ennucula tenuis</i> (Montagu, 1808)
	NEMERTEA (1 вид)	37	<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)
4	<i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston, 1828)	38	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1791)
	ANNELIDA (1 вид)	39	<i>Pisidiidae</i> gen. sp.
	Hirudinea (3 вида)	40	<i>Pisidium</i> sp.
5	<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	41	<i>Pisidium tenuilineatum</i> Stelfox, 1918
6	<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	42	<i>Sphaerium solidum</i> (Normand, 1844)
7	<i>Hirudinea</i> gen. sp.	43	<i>Sphaerium</i> sp.
	Oligochaeta (7 видов)	44	<i>Astarte borealis</i> (Schumacher, 1817)
8	<i>Enchytraeidae</i> gen. sp.	45	<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)
9	<i>Haplotaxis gordioides</i> (Hartmann, 1821)	46	<i>Unio</i> sp.
10	<i>Naididae</i> gen. sp.	47	<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)
11	<i>Oligochaeta</i> gen. sp.		ARTHROPODA
12	<i>Paranais</i> sp.		Crustacea (6 видов)
13	<i>Stylaria</i> sp.	48	<i>Crustacea</i> gen. sp.
14	<i>Tubificidae</i> gen. sp.		Ostracoda
	Polychaeta (6 видов)	49	<i>Ostracoda</i> gen. sp.
15	<i>Micronephthys minuta</i> (Théel, 1879)		Amphipoda
16	<i>Myriochele oculata</i> Zachs, 1923	50	<i>Gammarus</i> sp.
17	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844		Isopoda
18	<i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)	51	<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)
19	<i>Scoloplos armiger</i> (Müller, 1776)	52	<i>Isopoda</i> gen. sp.
20	<i>Sedentaria</i> gen. sp.		Aranei
	MOLLUSCA	53	<i>Aranei</i> gen. sp.
	<i>Gastropoda</i> (8 видов)		Insecta (22 вида)
21	<i>Admete viridula</i> (Fabricius, 1780)		Diptera
22	<i>Cryptonatica affinis</i> (Gmelin, 1791)		Chironomidae
23	<i>Cylichna alba</i> (T. Brown, 1827)	54	<i>Chironomidae</i> gen. sp.(lv)
24	<i>Galba truncatula</i> (O.F. Müller, 1774)	55	<i>Chironomidae</i> gen. sp.(pp)
25	<i>Gastropoda</i> gen. sp.	56	<i>Chironomidae</i> gen. sp.(imago)
26	<i>Lymnaea tumida</i> (Held, 1836)	57	<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus, 1758)
27	<i>Valvata piscinalis</i> (O.F. Müller, 1774)		Culicidae
28	<i>Valvata pusilla</i> Martinson, 1961	58	
	Bivalvia (19 видов)		Dixidae
29	<i>Amesoda solida</i>		<i>Culicidae</i> gen. sp.
59	<i>Dixidae</i> gen. sp.	67	<i>Trichoptera</i> gen. sp.
	Heleidae	68	<i>Coleoptera</i> gen. sp.
60	<i>Dasyhelea</i> sp.	69	<i>Sphaeridium</i> sp.

Таблица 2. Окончание

Таксон			
61	Heleidae gen. sp.	70	Sphaeriidae gen. sp.
	Simuliidae		Ephemeroptera
62	Simuliidae gen. sp.	71	<i>Centroptilum luteolum</i>
	Tipulidae	72	Ephemeroptera gen. sp.
63	Tipulidae gen. sp.		Plecoptera
	Tabanidae	73	<i>Isoperla grammatica</i> (Poda, 1761)
64	<i>Tabanus</i> sp.	74	Plecoptera gen. sp.
65	Tanypodinae gen. sp.		Megaloptera
	Trichoptera	75	Megaloptera gen. sp.
66	<i>Hydropsyche angustipennis</i> (Pictet, 1834)		

Таблица 3. Численность и биомасса таксономических групп донных беспозвоночных в устьевой области р. Северная Двина в период исследования

Таксон	Численность, экз/м ²	Доля общей численности, %	Биомасса, мг/м ²	Доля общей биомассы, %
Oligochaeta	265	57.5	1349	3.0
Chironomidae	90	19.5	1792	3.0
Mollusca	59	13.0	46337	92.0
Crustacea	2	0.3	3	<0.1
Insecta, кроме Chironomidae	31	6.7	636	1.0
Прочие	15	3.0	371	1.0

кав Корабельный и протока Маймакса). Считается, что при отсутствии загрязнения доминируют стенобионтные, а при загрязнении — эврибионтные виды [13]. В наших пробах по численности преобладали эврибионтные виды, что указывает на возможное ухудшение среды обитания гидробионтов.

Зообентос — основа кормовой базы бентосоядных рыб. По уровню его развития можно судить о потенциальной рыбопродуктивности водоемов [21]. Также организмы зообентоса — биологические индикаторы, используемые при оценке качества воды [22]. Представители донной фауны характеризуются широким спектром экологических особенностей, крупными размерами, значительной продолжительностью жизни, что обуславливает способность аккумулировать загрязняющие вещества и делает их удобным объектом для мониторинга пресноводных экосистем [22, 23].

Всего обнаружено 75 таксонов донных беспозвоночных, 54 из которых характерны для пресноводных водоемов и водотоков и 21 — для морских экосистем (табл. 2). Таким образом, донные сообщества нижнего течения р. Северная Двина ха-

рактеризуются достаточно высоким общим таксономическим разнообразием. Зообентос примерно в равных долях был представлен тремя крупными таксономическими группами: Arthropoda (37.5% всех обнаруженных видов), Mollusca (36.0%) и Annelida (21.3%). Из членистоногих преобладали водные личинки насекомых (29.5% всех видов), значительно меньше было ракообразных (8.0%). Основную часть видов моллюсков составляли двустворчатые (25.3%) и меньше — брюхоногие (10.7%). Из кольчатых червей примерно равно представлены олигохеты (9.3%) и полихеты (8.0%) и меньше — пиявки (4.0%). Представители Coelenterata, Nematoda, Platyhelminthes и Nemer-tea отмечены в пробах единично.

Средние значения количественных показателей зообентоса для обследованной акватории составили: численность — 460 экз/м², биомасса — 50488 мг/м². По численности доминировали олигохеты и личинки хирономид (265 и 90 экз/м² соответственно, или 57.0 и 20.0% от общей суммарной численности). Меньший вклад в общую численность вносят моллюски (59 экз/м², или 13.0%) и насекомые (кроме личинок хирономид)

Таблица 4. Численность и биомасса ведущих групп беспозвоночных на разных участках р. Северная Двина

Таксон	Численность, экз/м ²				Биомасса, мг/м ²			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Bivalvia	—	192	34	2	—	142793	41093	582
Chironomidae	43	109	173	34	40	252	6786	90
Coleoptera	—	—	15	—	—	—	28	—
Crustacea	—	—	—	6	—	—	—	14
Culicidea	—	5	8	—	—	21	10	—
Ephemeroptera	—	2	3	—	—	18	1	—
Gastropoda	—	5	—	3	—	358	—	522
Heleidae	14	—	52	1	4	—	1592	1
Hirudinea	—	13	—	—	—	125	—	—
Hydrozoa	—	—	3	—	—	—	129	—
Nematoda	—	16	—	—	—	223	—	—
Oligochaeta	114	221	615	109	78	722	4380	214
Simuliidae	—	—	3	—	—	—	261	—
Tabanidae	—	—	3	—	—	—	320	—
Tipulidae	—	—	8	—	—	—	251	—
Trichoptera	—	9	—	—	—	36	—	—
Turbellaria	14	2	10	—	14	975	18	—

Примечание: I — с. Усть-Пинега (август), загрязненные воды; II — г. Новодвинск (март–июль), слабо загрязненные воды; III — г. Архангельск (февраль–октябрь), загрязненные воды; IV — Мурманский рукав (июль–август), грязные воды.

(31 экз/м², или 6.7%). Численность иных компонентов была невелика и изменялась от 2 до 15 экз/м² (табл. 3). По биомассе абсолютно доминировали моллюски (46337 мг/м², или 92.0% общей биомассы). Олигохеты и личинки хирономид по биомассе занимали по 3.0% каждая. Только личинки комаров и олигохеты встречены на всех без исключения станциях.

При анализе количественных характеристик макрозообентоса пробы условно сгруппировали по четырем районам, достаточно удаленным друг от друга, — от с. Усть-Пинега (самый верхний участок низовья) до Мурманского рукава уже собственно дельты (табл. 4). В этом градиенте состав зообентоса значительно изменялся. В верхней части градиента преобладали олигохеты, составляя 62.0% по численности и 57.0% по биомассе. Субдоминантной группой были личинки хирономид (23.0% по численности и 29.0% по биомассе). Иная ситуация сложилась на участке реки в черте г. Новодвинска, где по численности преобладают олигохеты (38.5%), двусторчатые моллюски (33.0%) и хирономиды (19.0%), а по биомассе 98.0% приходилось на представителей Bivalvia. В низовьях реки в черте г. Архангельска по численности доминируют олигохеты (66.0%), а по биомассе — двусторчатые моллюски (75.0%). При этом субдоминантной группой были представи-

тели семейства Chironomidae — 19.0% по численности и 12.0% по биомассе. В собственно дельте Двины, в районе Мурманского рукава, по численности также доминировали олигохеты (66.0%) и личинки хирономид (19.0%). По биомассе в пробах в Мурманском рукаве доминировали двусторчатые (41.0%) и брюхоногие (37.0%) моллюски и в меньшей степени олигохеты (15.0%). Еще меньше по биомассе были представлены личинки хирономид (6.0%) и ракообразные (1.0%).

Оценка качества воды по показателям зообентоса. В пространственном отношении качество вод р. Северная Двина имело II–IV классы качества. Слабо загрязненные воды отмечались вблизи г. Новодвинска (весенне-летний период), загрязненные — вблизи г. Архангельска (с февраля по октябрь) и около с. Усть-Пинега (летний период). В Мурманском рукаве в летний период наблюдались грязные воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты обследования сообществ водных беспозвоночных устьевой области р. Северная Двина свидетельствуют об их богатом составе. Таксономический список планктонной фауны включал 75 видов из 21 семейства. Зоопланктонное сообщество по качественному составу харак-

теризовалось как кладоцерно-копеподное, в равной степени представленное обеими группами ракообразных. Выявлены особенности сезонного и пространственного развития зоопланктона. Наиболее продуктивным был планктон у г. Новодвинска весной и проток Кузнечиха и Маймакса в летний сезон, что позволяет отнести их к районам с благоприятной кормовой базой для откорма водных биоресурсов. В целом, согласно рыбохозяйственной классификации [24], уровень развития зоопланктона в нижнем течении реки позволяет отнести этот район к малокормным водным объектам для рыб-планктофагов.

Преобладание эврибионтных видов в составе зоопланктона, вероятно, свидетельствует об антропогенной нагрузке на речную экосистему. Качество воды нижнего течения р. Северная Двина по показателям зоопланктона имело выраженную сезонную динамику: оно изменялось от II класса (слабо загрязненные воды) в период весеннего половодья до I класса (условно чистые воды) в последующие сезоны. Но на двух участках антропогенная нагрузка на гидробиоценоз проявлялась и в летне-осеннюю межень. В целом экологическое состояние обследованной части водотока по показателям зоопланктона удовлетворительное.

Результаты исследования зообентоса также свидетельствуют о его высоком таксономическом разнообразии. Зообентос представлен 75 таксонами беспозвоночных, 54 из которых характерны для пресноводных и 21 — для морских экосистем. В составе донного сообщества по численности доминировали малощетинковые черви и в меньшей степени личинки хирономид. Доля остального зообентоса была невелика. Основу биомассы зообентоса составили двустворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* и *Unio pictorum*. Средние значения численности и биомассы для исследованного района в целом составили 460 экз/м² и 51 г/м², что, согласно рыбохозяйственной классификации [24], позволяет классифицировать исследованный участок реки как высокормный водоток для рыб-бентофагов. Максимальные значения численности были зафиксированы в дельте Северной Двины в черте г. Архангельска (за счет большого количества олигохет и личинок хирономид), а биомассы — в районе г. Новодвинска и дельте Северной Двины в черте г. Архангельска (за счет скоплений двустворчатых моллюсков).

Проведенные исследования закладывают основу мониторинга экосистемы р. Северная Двина в условиях происходящих климатических изменений и растущей антропогенной нагрузки.

Работа выполнена в рамках государственного задания “Исследование закономерностей формирования пресноводной ихтиофауны Европей-

ского Северо-Востока России в условиях меняющегося климата и воздействия антропогенных факторов” (тема № 0332-2019-0001) и частично проекта РФФИ № 18-05-01041 “Биогеохимические процессы на границе раздела река — море в Европейской Субарктике: экосистемный подход”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Новоселов А.П., Студенов И.И. Факторы техногенного воздействия на бассейн реки Северная Двина // Вестн. Северного (Аркт.) федер. ун-та. Сер. “Естественные науки”. 2014. № 2. С. 32–40.
2. Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. Т. 3. Л., 1972. 663 с.
3. Новоселов А.П. Экологическое состояние бассейна р. Северной Двины // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3. Тольятти, 2003. С. 206.
4. Бреховских В.Ф., Волков З.В. Проблемы качества поверхностных вод в бассейне Северной Двины. М.: Наука, 2003. 233 с.
5. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. Абакумова В.А. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.
6. Кононова О.Н. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар, 2018. 152 с.
7. 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.
8. Унифицированные методы исследования качества вод // Методы биологического анализа вод. М.: Изд-во СЭВ, 1976. Ч. III. 186 с.
9. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Под ред. Кутикова Л.А., Старобогатова Я.И. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
10. 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.
11. 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.
12. РД 52.24.309-2016 “Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши”. М.: ГХИ, Росгидромет, 2016.
13. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология / Под ред. Хлебовича В.В. СПб.: Наука, 2013. 343 с.
14. Имант Е.Н., Змётная М.И., Новосёлов А.П. Оценка качества вод нижнего течения реки Северная Двина на основании анализа индикаторных видов зоо-

- планктона // Проблемы региональной экологии. 2020. № 1. С. 12–20.
15. *Лещёв А.В., Мискевич И.В., Коробов В.Б.* и др. Пространственные особенности приливной изменчивости гидролого-гидрохимических характеристик устьевой области реки Северная Двина в зимнюю межень // *Океанология*. 2017. Т. 57. № 2. С. 303.
 16. *Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек / Отв. ред. Комов В. Т. М.: Наука, 2005. 263 с.
 17. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2013 год. Архангельск, 2014. 236 с.
 18. *Никаноров А.М., Иванов В.В., Брызгалов В.А.* Реки Российской Арктики в современных условиях антропогенного воздействия. Ростов-на-Дону: НОК, 2007. 280 с.
 19. *Никаноров А.М., Брызгалов В.А., Решетняк О.С., Кондакова М.Ю.* Транспорт загрязняющих веществ по крупным рекам Европейского Севера и Сибири // *Водные ресурсы*. 2015. Т. 42. № 3. С. 279–287.
 20. *Шурганова Г.В., Тарбеев М.Л., Голубева А.В., Тарасова А.А.* Оценка качества воды малых и средних рек Нижегородского Поволжья на основании анализа индикаторных видов зоопланктона // *Вода: химия и экология*. 2011. № 10. С. 87–92.
 21. *Перова С.Н., Щербина Г.Х.* Макрозообентос Рыбинского и Горьковского водохранилищ – как кормовая база рыб-бентофагов // *Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Мат-лы Междунар. конф. Борок*, 2003. С. 99–100.
 22. *Новоселов А.П., Студёнов И.И., Козьмин А.К.* и др. Видовое разнообразие и динамика показателей кормовой базы рыб оз. Лача. Ч. 2. Зообентос // *Arctic Environmental Research*. 2017. V. 17. № 3. P. 233–244.
 23. *Баканов А.И.* Использование характеристик разнообразия зообентоса в мониторинге состояния пресноводных экосистем // *Мониторинг биоразнообразия*. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1997. С. 278–282.
 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 591.53:597.6

ОСОБЕННОСТИ ДИЕТЫ ГРЕБЕНЧАТОГО ТРИТОНА *TRITURUS CRISTATUS* (LAURENTI, 1768) НА ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2022 г. Д. Л. Берзин^а, *, А. В. Буракова^а

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

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

Поступила в редакцию 19.05.2021 г.

После доработки 15.12.2021 г.

Принята к публикации 27.12.2021 г.

С использованием неинвазивного метода исследования содержимого желудков получены оценки спектров питания гребенчатого тритона (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)) в двух местообитаниях на восточном пределе его распространения. Желудки *T. cristatus* промывали с помощью шприца с тонким силиконовым катетером. Этот метод точнее, чем традиционные, поскольку позволяет извлечь крупных беспозвоночных и является менее травматичным. После извлечения пищевого комка тритонов выпускали в водоемы. Всего отловили 81 экз. взрослых гребенчатых тритонов – 41 экз. на Среднем Урале и 40 экз. на Южном. Установлены различия потенциального и реализованного трофических спектров тритонов в двух сравниваемых водоемах. Впервые в содержимом желудков гребенчатого тритона обнаружена нематода *Megalobatrachonema terdentatum* (Linstow, 1890).

Ключевые слова: трофический спектр, оофагия, гельминты, неинвазивный метод, хвостатые земноводные

DOI: 10.31857/S0367059722030040

Земноводные, связывая водные и наземные биоценозы, выполняют роль консументов [1], что делает их удобной моделью для изучения биоценологических связей. Гребенчатый тритон (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)), как и все хвостатые амфибии, в течение всей жизни является хищником. Следовательно, трофический спектр в онтогенезе меняется не столь кардинально, как у бесхвостых земноводных [2]. Биоценологическая роль *T. cristatus* может варьировать в зависимости от численности популяций, структуры биоценоза и условий среды [3]. На территории России питание гребенчатого тритона изучалось эпизодически [2, 4–6], и таксономический состав потенциальных жертв не известен.

T. cristatus – охраняемый вид, включенный в Красные книги Свердловской и Челябинской областей (II категория) [7, 8]. Исследование особенностей питания необходимо для разработки мер его охраны. Гребенчатый тритон мозаично распространен и редко встречается на территории Урала, являющегося границей обитания вида на востоке ареала, и особенности его питания здесь ранее не исследовали. Цель нашей работы – изучить специфику диеты взрослых особей *T. cristatus* с применением неинвазивного метода исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Местообитания. Сбор материала проведен на территории Южного Урала (56°15'2.58" с.ш., 59°16'36.18" в.д.) 10.05.2021 г. (д. Шемаха, северо-западная часть Нязепетровского района Челябинской области) и Среднего Урала (56°50'26.33" с.ш., 57°33'13.68" в.д.) 17.05.2021 г. (д. Большое Кошаево, юго-западная часть Красноуфимского района Свердловской области). Водоем на Южном Урале техногенного происхождения склонового типа, расположенный в лесостепной зоне (подзона южной тайги) в 5 м от проселочной дороги вблизи смешанного леса, в пойме р. Шемаха. Грунт в водоеме глинистый, торфяной. Водоем примыкает к малоэтажной застройке и часто посещается сельскохозяйственными животными. Водная растительность обильна. Водоем на Среднем Урале карстового типа, расположен в лесостепной зоне (подзона южной тайги) в 15 м от русла р. Иргина. Грунт глинистый, слегка каменистый, водная растительность скудная.

Температуру воды измеряли однократно в дневное время суток ртутным термометром ТП-22 с ценой деления 0.5°C в мае перед началом взятия проб беспозвоночных и в августе перед взятием проб воды. Глубину водоема измеряли с помощью эхолота DEEPER CHIRP+. Гидрохимические анализы выполнены в лаборатории инженерно-эколо-

гических испытаний ООО “АкваСолум”. Одним из наиболее информативных показателей послужил уровень ХПК (химическое потребление кислорода) — количество кислорода (или окислителя в расчете на кислород, мг/л), необходимое для окисления содержащихся в пробе органических веществ, при котором углерод, сера, фосфор и другие элементы (кроме азота), если они присутствуют в органическом веществе, окисляются до CO_2 , H_2O , P_2O_5 , SO_3 , а азот превращается в аммонийную соль. ХПК определяли титриметрическим методом [9].

Отбор проб. Всего изучили 81 экз. взрослых гребенчатых тритонов: Средний Урал — 41 экз., Южный Урал — 40 экз. Отлов тритонов производили приблизительно в одно и то же дневное время (с 12.00 до 16.00) в период максимальной активности земноводных. Желудки тритонов промывали с помощью шприца объемом 5 мл, наполненного водой и соединенного с силиконовым катетером (диаметр 1.0 мм) [10, 11]. Тонкий катетер создает достаточный просвет для выхода пищевого комка и стимулирует рвотный рефлекс у амфибий. Пищевые частицы, оставшиеся в ротовой полости тритона после промывания, удаляли энтомологическим пинцетом.

Недостатком традиционного метода промывания желудка [2, 12, 13] является способ всасывания пищевого комка, при котором крупные частицы не попадают в пробу. Используемый нами метод позволяет извлечь большее количество беспозвоночных, включая крупные пищевые объекты (например, раковины моллюсков), повышает точность исследования и мало травматичен. После извлечения пищевого комка тритонов выпускали в исходную среду обитания.

Анализ проб. Для изучения объектов питания тритонов в среде с помощью водного сачка (150 × 126 мм) с размером ячейки 0.1 мм отбирали пробы беспозвоночных с прибрежной, мелководной и глубоководной частей водоема на наиболее посещаемых тритонами участках [14]. На каждом водоеме в одинаковый промежуток времени водным сачком проводили по 10 взмахов длиной 1.5 м.

Извлеченное содержимое желудков помещали в пробирки с 90%-ным этанолом. В целях идентификации пищевых объектов пробы просматривали под бинокулярным микроскопом Meiji Techno EMZ-8TR (Япония). Беспозвоночных и их фрагменты отделяли от прочего содержимого желудка. Идентификацию водных беспозвоночных и макропаразитов проводили с использованием стандартных методик и определителей [15–20].

Зараженность макропаразитами. Зараженность тритонов макропаразитами оценили по следующим показателям: P — доля зараженных особей хозяина в исследованной выборке, %; A — средняя численность паразитов определенного вида или

группы паразитов у всех особей хозяина, экз/особь хозяина; I — среднее количество гельминтов, приходящихся на одну исследованную особь хозяина, экз/особь хозяина [21].

Анализ данных. Степень перекрывания потенциальных и реализованных трофических спектров, а также сравнение диет тритонов из разных местообитаний и со средой производили по индексу Мориситы [22]:

$$I(m) = \frac{2(\sum P_{ij} \times P_{ik})}{\sum (P_{ij}^2 + P_{ik}^2)},$$

где P_{ij} — доля i -го компонента в диете j -го вида; P_{ik} — доля i -го компонента в диете k -го вида.

Для оценки видового разнообразия трофических спектров рассчитывали индексы биологического разнообразия Маргалефа, Шеннона, Бергера-Паркера [23]. Индексы видового разнообразия считали для объединенной выборки беспозвоночных в одном водоеме. Значения индексов и их доверительные интервалы, за исключением индекса Маргалефа, рассчитывали с помощью программы Past 4.07d, значимость различий оценивали с применением модуля permutation test. Данный модуль позволяет вычислить ряд индексов разнообразия для двух выборок, а затем сравнить различия, используя случайные перестановки ($n = 9999$ случайных матриц с двумя выборками). Бутстрепный доверительный интервал индекса Маргалефа рассчитывали в среде R version 4.1.1 (скрипт размещен по адресу: https://github.com/ANSozontov/Berzin_2021). Статистическую обработку данных о зараженности тритонов макропаразитами проводили с использованием программ Quantitative Parasitology 3.0 [24].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в желудках *T. cristatus* из двух местообитаний обнаружено 863 беспозвоночных (включая их фрагменты), относящихся к 4 типам: Mollusca, Arthropoda, Oligochaeta, Nematoda. Выявлено 11 таксонов, общих для двух местообитаний (табл. 1). В желудках *T. cristatus* отмечено наличие собственной кожи тритонов. Встречаемость кожи в желудках выше у животных, отловленных на Среднем Урале. У 40% тритонов, отловленных на Среднем Урале, в желудках обнаружена икра *Rana arvalis* Nilsson, 1842 без галлерт (у 11 самок и 5 самцов). Среднее число икринок в желудке у самок составило 17.2 ± 4.4 шт., у самцов — 3.2 ± 1.5 шт.

Среднее число беспозвоночных на желудок в водоеме на Южном Урале составило 19.61 ± 0.34 экз., на Среднем Урале — 1.48 ± 0.16 экз. В желудках половозрелых тритонов в местообитании на Среднем Урале много наземных беспозвоночных, однако при этом у 20% амфибий из водоема желудка были пустыми, чего не наблюдалось у жи-

Таблица 1. Трофический спектр *T. cristatus* с территорий Среднего и Южного Урала

Таксон	Южный Урал			Средний Урал		
	доля объектов в желудках, %	встречаемость в желудках, %	доля в водоеме, %	доля объектов в желудках, %	встречаемость в желудках, %	доля в водоеме, %
Gastropoda Cuvier, 1797	6.0	60.1	16.1	10.1	12.5	60.7
Bivalvia Linnaeus, 1758	0.5	7.3	2.6	—	—	—
Ephemeroptera Hyatt et Arms, 1891	—	—	0.2	—	—	—
Trichoptera Kirby, 1813	0.2	4.9	0.7	3.4	5.0	1.4
Hemiptera Linnaeus, 1758	—	—	0.2	1.7	2.5	5.0
Diptera Linnaeus, 1758						
Chaoboridae Edwards, 1912	—	—	0.2	1.7	2.5	13.9
Culicidae Meigen, 1818	35.4	80.5	6.2	5.1	7.5	4.3
Chironomidae Jacobs, 1900	0.9	7.3	0.4	8.5	7.5	0.7
Stratiomyidae Latreille, 1802	0.5	9.8	0.3	8.5	12.5	0.7
Ceratopogonidae Newman, 1834	0.4	4.9	0.5	1.7	2.5	0.7
Simuliidae Newman, 1834	0.1	2.4	—	1.7	2.5	—
Syrphidae Latreille, 1802	0.1	2.4	—	—	—	—
Coleoptera Linnaeus, 1758						
Dytiscidae Latreille, 1802	8.8	68.3	0.7	13.5	3.0	2.9
Curculionidae Latreille, 1802	0.1	2.4	—	—	—	—
Haliplidae Aubé, 1836	—	—	0.2	—	—	—
Gyrinidae Latreille, 1810	—	—	0.1	—	—	—
Elodidae Shuckard, 1840	—	—	0.1	—	—	—
Chrysomelidae Latreille, 1802	—	—	0.2	—	—	—
Noteridae Thomson, 1857	—	—	0.1	—	—	2.6
Odonata Fabricius, 1793	0.6	9.8	0.7	—	—	—
Branchiata Lang, 1888 (=Crustacea)						
Cyclopoida Burmeister, 1834	8.6	58.5	18.0	—	—	—
Daphnidae Müller, 1785	4.5	29.3	17.2	3.4	5.0	5.7
Branchinectidae Daday, 1910	17.5	75.6	0.3	—	—	—
Cyclestherida Sars, 1899	2.2	19.5	0.2	—	—	—
Ostracoda Latreille, 1802	11.6	70.7	33.3	—	—	—
Прочие объекты						
Oligochaeta Grube, 1850	0.5	7.3	0.3	37.3	27.5	—
Hirudinea Lamarck, 1818	—	—	0.2	—	—	—
Acari Leach, 1817	0.1	2.4	0.9	—	—	—
Araneae Clerck, 1757	—	—	0.1	—	—	—
Myriapoda Latreille, 1802	—	—	—	3.4	2.5	—
Nematoda Rudolphi, 1808	1.2	14.6	—	—	—	—
Икра <i>R. arvalis</i>	—	—	—	—	40.0	—
Головастики <i>R. arvalis</i>	—	—	—	—	—	1.4
Кожа <i>T. cristatus</i>	0.1	2.4	—	—	22.5	—

вотных с Южного Урала. В содержимом желудков животных в местообитании на Среднем Урале обнаружены представители 13 таксонов, большую долю из которых составляют (здесь и далее в порядке убывания) Oligochaeta, Gastropoda, Diptera. В пищевом спектре амфибий преобладали дождевые черви, чаще всего потребляются представители Diptera из семейств Stratiomyidae и Chironomidae, в меньшей степени — Culicidae, единично Chaoboridae, Ceratopogonidae, Simuliidae.

В желудках тритонов из местообитания на Южном Урале обнаружены представители 20 таксонов, среди которых преобладали Crustacea (Branchinectidae, Ostracoda, Cyclopoida), Diptera (Culicidae), Coleoptera (Dytiscidae). Преобладание в пищевом спектре амфибий представителей Diptera и Crustacea связано с обилием данных таксономических групп в окружающей среде. Частое обнаружение представителей Culicidae в трофическом спектре, вероятно, обусловлено высоким преобладанием данных форм в местообитании на Южном Урале и их крупным размером. По частоте встречаемости и количеству особей в желудках тритонов доминируют различные ракообразные. Отряд Coleoptera представлен в пищевом спектре в меньшей степени, чем Diptera и Crustacea, и преимущественно личиночными формами.

В рационе амфибий из водоема на Южном Урале отмечены таксоны водных и наземных объектов, не представленные в местообитании на Среднем Урале, — Odonata, Acari и Curculionidae (см. табл. 1). Моллюски в желудках представлены водными формами родов *Planorbis* sp., *Physa* sp., *Lymnaea* sp., *Sphaerium* sp.

У взрослых тритонов с Южного Урала зафиксировано присутствие паразитических нематод *Megalobatrachonema terdentatum* (Linstow, 1890) (= *Chabaudgolvania terdentatum*). Данная находка связана с наличием в среде моллюсков рода *Planorbis* — промежуточных хозяев *M. terdentatum*: *P. M. terdentatum* составляет 14.6%, *A. M. terdentatum* — 0.24 экз., в одной особи тритонов встречается до 3 экз.

Анализ перекрывания спектров питания с помощью индекса Мориситы между изучаемыми местообитаниями по частоте потребляемых беспозвоночных выявил низкий уровень сходства проб из желудков (16%) и несколько более высокое сходство составов организмов в пробах из воды (37%). Отмечен значительный уровень перекрывания проб из желудков со средой в водоеме на Южном Урале — 48%, что связано с высокой частотой встречаемости беспозвоночных в среде, а также со степенью их доступности. Невысокий уровень перекрывания (26%) проб из желудков со средой в водоеме на Среднем Урале обусловлен значительным вкладом наземных форм в питание гребенчатого тритона.

Проанализированы индексы видового разнообразия в спектрах питания. Индексы Маргалефа и Бергера-Паркера в пробах из желудков тритонов из местообитания на Среднем Урале оказались выше в сравнении с водоемом на Южном Урале, что обусловлено преобладанием в питании икры остромордой лягушки. Значение индекса Шеннона у тритонов из водоема на Южном Урале было достоверно выше в сравнении с водоемом на Среднем Урале (табл. 2).

В пробах беспозвоночных из водоемов индекс Шеннона значимо выше в местообитании на Южном Урале в сравнении с водоемом на Среднем Урале. Значение индекса доминирования Бергера-Паркера в популяции тритонов из местообитания со Среднего Урала выше в сравнении с местообитанием на Южном Урале, что обусловлено доминированием одного таксона (*Gastropoda*). Значимых различий между пробами из желудков и водоемов по индексу Шеннона не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение спектров питания гребенчатого тритона на Южном и Среднем Урале показало, что *T. cristatus* использует разные стратегии пищедобывания в зависимости от особенностей местообитания и доступности кормовых объектов. Число систематических групп в реализованном и потенциальном спектрах, по-видимому, обусловлено как фенологическими особенностями исследуемых популяций, так и физико-химическими параметрами обоих местообитаний, а также некоторой селективностью питания в условиях дефицита кормов. Разнообразие потенциального трофического спектра тритонов зависит от ряда особенностей: специфика биотопа (обильная водная и околотовная растительность и ее остатки), уровень ХПК, расположение водоема и уровень его прогреваемости.

В условиях низкого обилия в среде кормовых объектов у гребенчатого тритона наиболее сильно выражена избирательность питания. Известно, что тритоны рода *Triturus* (Rafinesque, 1815) достаточно часто поедают икру в местах нереста — данное явление обнаружено у *T. cristatus*, *T. dobrogicus* (Kiritzescu, 1903), *T. carnifex* (Laurenti, 1768) [2, 11]. У хвостатых нередко выражена межвидовая оофагия среди самок [2, 25]. Приспособительный смысл данного явления состоит в восстановлении повышенных энергозатрат на формирование и откладку яиц [2, 26]. Наличие собственной кожи в желудках тритонов, видимо, связано с аутоканнибализмом, который характерен для многих хвостатых амфибий, в том числе и для *T. cristatus* [2]. Поедание сброшенной кожи обусловлено длительным голоданием хвостатых амфибий, что,

Таблица 2. Параметры водоемов и значения индексов видового разнообразия

Показатель	Южный Урал	Средний Урал	<i>p</i> *
Параметры водоемов			
Максимальная глубина, м	1.8	4.0	
Площадь водного зеркала, м ²	1522	472	
Дата**	17.05.2020/07.08.2020	10.05.2020/06.08.2020	
<i>T</i> , °C	16.9/20.3	18.0/17.0	
pH	7.05/6.99	7.9/7.6	
ХПК, мг/л	21.4/26.1	5.61/25.2	
Минерализация, мг/л	270.0/960.0	330.0/90.0	
Индексы видового разнообразия для проб из среды			
Индекс Маргалефа	4.22 (4.15–4.30***)	2.23 (2.14–2.30)	0.113
Индекс Шеннона	1.92 (1.86–1.98)	1.51 (1.29–1.72)	0.004
Индекс Бергера-Паркера	0.33 (0.31–0.36)	0.61 (0.53–0.69)	0.001
Индексы видового разнообразия для проб из желудков			
Индекс Маргалефа	2.99 (2.66–3.31)	2.50 (1.62–3.40)	0.428
Индекс Шеннона	2.03 (1.96–2.10)	1.05 (0.89–1.21)	0.001
Индекс Бергера-Паркера	0.35 (0.32–0.39)	0.77 (0.72–0.82)	0.001

Примечание. * – уровень значимости; ** – оценки гидрохимических и физических показателей, полученные в разные даты; *** – в скобках приведены 95%-ные доверительные интервалы.

вероятно, позволяет восполнить энергетические резервы [25, 26].

В условиях дефицита водных кормов в трофическом спектре увеличивается доля крупных наземных пищевых объектов (*Oligochaeta*), которые, видимо, более заметны и питательны, имеют высокое соотношение белка к собственной биомассе (59%) [27]. Это также может быть связано с питанием земноводных до посещения водоема или случайным захватом ими некоторых сухопутных форм. В реализованном спектре из-за недостатка легко перевариваемых кормов возрастает доля представителей водных моллюсков (*Gastropoda*), которые, видимо, хуже усваиваются, но более доступны в среде по сравнению с другими таксонами. Подобное явление наблюдается и у обыкновенного тритона в градиенте урбанизации г. Екатеринбурга [28]. Гребенчатый тритон не выбирает конкретную добычу, а существенным ограничением спектра питания является размер потребляемых объектов [29]. Исключением может быть оофагия [2].

В результате исследований на Среднем Урале мы обнаружили долю тритонов, которые не питались, тогда как другие авторы утверждают обратное [6, 25]. Вероятно, это связано с физико-химическими характеристиками водоема. *T. cristatus*, видимо, потребляет организмы, которые преобладают в среде конкретного местообитания, как это показано авторами из Италии [29], Великобритании [30] и Мордовии [6]. Нами установлено, что гребенчатый тритон избегает потребления

и собственных яиц, предпочитая икру бесхвостых амфибий. Отмечен факт употребления большего количества яиц самками по сравнению с самцами [2, 25, 29, 31]. При недостатке корма тритоны прибегают к оофагии и поеданию собственной кожи, что соответствует нашим данным.

Высокий уровень перекрытия потенциального спектра питания, по-видимому, обусловлен сходным составом крупных таксономических групп гидробионтов, которые встречаются в водоемах на территории всего Урала. Низкий уровень перекрытия реализованного спектра питания между исследуемыми водоемами объясняется высокой долей наземных форм в местообитании на Среднем Урале. Эти различия обусловлены физико-химическими характеристиками водоема: температурный режим, глубина, площадь и расположение. В местообитании на Южном Урале нерестовый водоем имеет небольшую глубину, расположен относительно далеко от реки (около 300 м), в нем присутствуют обильная водная и околотовная растительность и ее остатки, о чем свидетельствует высокий уровень ХПК (см. табл. 2). Установлено, что в водоеме, имеющем большую площадь (местообитание на Южном Урале), в спектре питания тритонов наблюдается большее количество водных беспозвоночных, что может быть связано с фенологическими особенностями *T. cristatus*, т.е. тритоны в водоеме на Среднем Урале начинают позже питаться. Это характерно и для *T. carnifex* [11]. Хорошая прогреваемость (до 16.9°C и выше) (см. табл. 2) и наличие водной рас-

тельности создают наиболее оптимальные условия для развития различных систематических групп беспозвоночных, что отражают индексы их видового разнообразия в местообитании на Южном Урале.

Благоприятный температурный режим, а также наличие промежуточных хозяев моллюсков рода *Planorbis* и водных форм *Oligochaeta* в водоеме с Южного Урала в сравнении с водоемом Среднего Урала создают необходимые условия и для развития личинок нематоды *M. terdentatum*. Третья инвазионная стадия нематоды развивается в водной среде при температуре около 20°C [32]. Для *M. terdentatum* характерна гетероксения (смена нескольких промежуточных хозяев). Этой нематодой могут заражаться половозрелые тритоны, о чем и свидетельствуют наши данные. Невысокая инвазированность гребенчатых тритонов нематодой *M. terdentatum* может быть связана не только с особенностями прижизненной методики извлечения содержимого желудков, но и с биотопическими особенностями местообитания, а также со спецификой биологии как паразита, так и хозяина [33].

Водоем на Среднем Урале имеет большую глубину и близко расположен к реке (15 м от русла), что не исключает его подпитку более холодной водой в весеннее время. Вероятно, поэтому в пруду позже появляется водная растительность и соответственно наблюдается более низкий уровень ХПК в весенний период, в результате пищевой спектр беспозвоночных в этот период менее богат. Вероятно, наибольший процент пустых желудков связан как с большей глубиной водоема, так и с низким содержанием органических веществ в водоеме на Среднем Урале, о чем свидетельствует значение ХПК.

Таким образом, трофические спектры *T. cristatus* на исследуемых территориях представлены беспозвоночными, относящимися к 4 типам: Mollusca, Arthropoda, Oligochaeta, Nematoda. Выявленные межвидовая оофагия, преобладание наземных форм в спектре питания тритона, а также присутствие некоторой доли пустых желудков являются следствием дефицита водных беспозвоночных в среде. Различия потенциального и реализованного трофических спектров у амфибий на изучаемых территориях заключается в количественном и таксономическом богатстве объектов питания *T. cristatus*, что связано со спецификой местообитания: хорошая прогреваемость водоема, богатство водной растительности, гидрохимические показатели (высокий уровень ХПК) и т.д. Вероятно, данные особенности биоценоза объясняют и находки макропаразитов в желудке гребенчатого тритона в одном местообитании.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Авторы выражают благодарность анонимным рецензентам за конструктивные замечания, сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН: д.б.н. В.Л. Вершинину, к.б.н. О.В. Толкачеву и к.б.н. А.Н. Созонтову за ценные советы, которые позволили существенно улучшить качество рукописи, а также И.В. Братцевой за помощь в подготовке списка литературы.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта финансовых/нефинансовых интересов, связанных с написанием статьи. При использовании животных в качестве объектов исследования соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гаранин В.И. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Вопросы герпетологии. 1977. Вып. 4. С. 63–64.
2. Кузьмин С.Л. Трофология хвостатых земноводных: Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1992. 168 с.
3. Sas I., Covaciu-Marcov S.D., Cupşa D. et al. The study of the trophic spectrum of some *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) populations in the Ier Valley area (County of Bihor) // Nymphaea, Folia Naturae Bihariae. 2004. V. 31. P. 91–110.
4. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
5. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: КМК, 1999. 298 с.
6. Ручин А.Б. Распространение и питание гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) в Мордовии // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы: АСБК-СОПК, 2010. С. 166–173.
7. Чибилев Е.А., Ищенко В.Г. Хвостатые: гребенчатый тритон // Красная книга Челябинской области: Животные. Растения. Грибы. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. С. 106.
8. Вершинин В.Л., Берзин Д.Л. Гребенчатый тритон *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) // Красная книга Свердловской области: Животные. Растения. Грибы. Екатеринбург; Воронеж: Мир, 2018. С. 100.
9. Лурье Ю.Ю. Аналитическая химия промышленных сточных вод. М.: Химия, 1984. 448 с.
10. Romano A., Salvidio S., Palozzi R. et al. Diet of the newt, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), in the flooded karst sinkhole Pozzo del Merro, central Italy // J. of Cave & Karst Studies. 2012. V. 74. P. 271–277. <https://doi.org/10.4311/2011JCKS0208>
11. Careddu G., Carlini N., Romano A. et al. Diet composition of the Italian crested newt (*Triturus cristatus*) in structurally different artificial ponds based on stomach contents and stable isotope analyses // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2020. V. 30. № 8. P. 1505–1520. <https://doi.org/10.1002/aqc.3383>

12. Fraser D.F. Empirical evaluation of the hypothesis of food competition in salamanders of the genus *Plethodon* // Ecology. 1976. V. 57. P. 459–471. <https://doi.org/10.2307/1936431>
13. Griffiths R.A. Feeding niche overlap and food selection in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond in Mid-Wales // J. Anim. Ecol. 1986. V. 55. № 1. P. 201–214. <https://doi.org/10.2307/4702>
14. Жадин В.И. Изучение донной фауны водоемов. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 32 с.
15. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. М.: Высш. шк., 1971. 479 с.
16. Мамаев Б.М. Определитель насекомых по личинкам. М.: Просвещение, 1972. 400 с.
17. Кутикова Л.А. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (Планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
18. Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых. М.: Топикал, 1994. 544 с.
19. Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. М.: КМК, 2011. 219 с.
20. Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 275 с.
21. Бреев К.А. Применение математических методов в паразитологии // Изв. ВНИИОРХ. 1976. Т. 105. С. 109–126.
22. Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributions patterns // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. 1959. № 2. P. 215–235.
23. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
24. Rozsa L., Reczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. 2000. V. 86. P. 228–232. <https://doi.org/10.2307/3284760>
25. Cicort-Lucaciu A.S., Davida A., Covaci R. et al. Feeding of some *Triturus cristatus* population in Turț area (Oas Mountains, Romania) // Herpetologica Romanica. 2007. V. 1. P. 30–37.
26. Brode W.E., Gunter G. Peculiar feeding of *Amphiuma* under conditions of enforced starvation // Science. 1959. V. 130. № 3391. P. 1758. <https://doi.org/10.1126/science.130.3391.1758>
27. Hepher B. Principles of fish nutrition // Fish culture in warm water systems: Problems and trends / Eds. Shilo M., Sarig S. Boca Raton: CRC Press, 1989. P. 121–142.
28. Вершинин В.Л., Трофимов А.Г., Перехрест Е.В., Берзин Д.Л. Изменчивость оксификации краниального скелета сеголетков *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) в градиенте урбанизации // Биология внутр. вод. 2019. Вып. 2. № 2. С. 28–32. <https://doi.org/10.1134/S1995082919020159>
29. Fasola M., Canova L. Feeding habits of *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* and *T. alpestris* (Amphibia, Urodela) in the northern Apennines (Italy) // Italian J. of Zoology. 1992. V. 59. № 3. P. 273–280. <https://doi.org/10.1080/11250009209386682>
30. Griffiths R.A., Mylotte V.J. Microhabitat selection and feeding relations of smooth and warty newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus*, at an upland pond in mid-Wales // Ecography. 1987. V. 10. № 1. P. 1–7.
31. Cicort-Lucaciu A.S., Ardeleanu A., Cupsa D. et al. The trophic spectrum of a *Triturus cristatus* (Laurentus, 1768) population from Plopiș Mountains area (Bihor County, Romania) // North-Western Journal of Zoology. 2005. V. 1. P. 31–39.
32. Petter A.-J., Chabaud A.-G. Cycle évolutif de *Megaio-batrachonema terdentatum* (Linstow) en France // Annales de Parasitologie. 1971. V. 46. № 4. P. 463–477. <https://doi.org/10.1051/parasite/1971464463>
33. Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 171 с.

УДК 574.3:575.21:576.12

АДАПТИВНЫЕ MORFOFUNKЦИОНАЛЬНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS* PALL.) ПРИ ПЕРЕСЕЛЕНИИ НА СЕВЕРНУЮ ГРАНИЦУ АРЕАЛА

© 2022 г. А. Г. Васильев^a, *, В. Н. Большаков^a, И. А. Васильева^a, Н. В. Синева^a

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

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

Поступила в редакцию 12.02.2021 г.

После доработки 12.12.2021 г.

Принята к публикации 27.12.2021 г.

Ключевые слова: изменчивость, морфофункциональные преобразования, нижняя челюсть, геометрическая морфометрия, обыкновенная слепушонка

DOI: 10.31857/S0367059722030118

В начале XXI в. наблюдается сочетанное влияние климатогенных и антропогенных факторов, приводящее к быстрым изменениям условий обитания животных [1, 2], которые могут вызывать ускоренные морфогенетические перестройки и микроэволюционные адаптивные изменения в краевых популяциях [3]. Тем не менее, несмотря на значимость и актуальность, данная проблематика до сих пор изучена крайне слабо [4, 5]. В этой связи необходимо проводить эксперименты в природных условиях, моделируя морфогенетические реакции локальных популяций на вероятные изменения климата. Такое моделирование возможно путем переселения представителей одной популяции в другие климатические условия в удаленную популяцию в пределах видового ареала [5]. При этом важно оценивать, в какой степени сохраняются морфофункциональные черты исходной популяции у потомков переселенных особей после их длительного обитания в новых природных условиях и по сравнению с местными аборигенными особями.

Ранее при попытке решения данной задачи нами была в качестве модельного вида использована обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) — колониальный, роющий грызун, ведущий в основном подземный образ жизни [5, 6]. На основе оценки итогов эксперимента по переселению 10 семей вида из южной исходной популяции в географически удаленную популяцию на северной границе видового ареала у потомков переселенцев установили специфичную морфогенетическую реакцию [5]. В конфигурации нижней челюсти, которую вид активно применяет при рытье грунта и добыче кормов, выявлено своеобразие потомков переселенцев по сравне-

нию с особями обеих аборигенных популяций. При этом нерешенным остался вопрос о функциональной природе установленных различий и степени сохранения морфологических ограничений родительской популяции у представителей колонии переселенцев на северной границе ареала. Применение нового метода морфофункциональных мандибулярных индексов [7, 8] позволяет приблизиться к решению этой задачи, используя в исследовании тот же материал, что и в нашей предыдущей публикации [5].

Цель настоящего исследования — оценка устойчивости строения нижней челюсти обыкновенной слепушонки исходной южной популяции у потомков животных, переселенных в другую популяцию на северную границу ареала вида. Основной задачей было сравнение изменчивости мандибулярных морфофункциональных индексов, характеризующих интенсивность грызущей и жевательной функций, особей южной и северной популяций слепушонки и колонии потомков переселенцев из южной популяции.

В работе использовали те же коллекции Музея ИЭРиЖ УрО РАН, что и в предыдущей публикации [5]. Сравнили выборки из южной (Оренбургская обл., г. Кувандык, 51°28' с.ш., 57°17' в.д., 38 экз.) и северной (Челябинская обл., пос. Кунашак, 55°35' с.ш., 61°40' в.д., 68 экз.) популяций слепушонки, а также северных потомков переселенцев (28 экз.) из южной популяции. Выборки были собраны в августе 2005 г. спустя три года после выпуска основателей колонии переселенцев на свободный участок северной популяции. Переселенцы с бурой окраской шкурки, типичной для исходной южной популяции, образовали самостоятельные семейные колонии. Они избегали

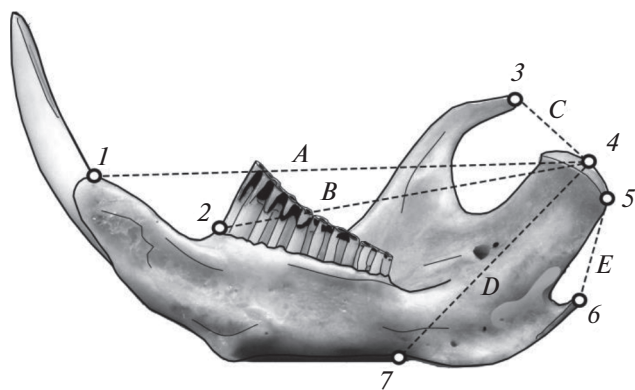


Рис. 1. Размещение меток-ландмарков (1–7) на лингвальной стороне нижней челюсти обыкновенной слепушонки и промеры (A–E) для вычисления морфофункциональных мандибулярных индексов.

контактов с местными особями черной окраски (меланистами) и не формировали с ними смешанные пары [5]. Южная популяция обитает на каменистых степных склонах Губерлинского мелкосопочника с ксерофитной степной растительностью, тогда как северная населяет открытые равнинные участки северной лесостепи, где преобладает мезофильная луговая растительность. Слепушонки северной и южной популяций питаются как относительно жесткими кормами (плотные сухие корневища и клубни), так и зелеными частями растений, луковичками и др. [9, 10]. В состав кормов в обеих популяциях входят корневища и клубни *Phlomis tuberosa* и *Philipendula hexapetala*, но для южной более характерны корневища *Pulsatilla patens*, *Dianthus uralensis* и луковички *Allium stellarianum*, *A. globosum*, *A. tulipifolium*, *Gagea bulbifera*, *G. pusilla*, *Tulipa biebersteiniana*, *T. scythica*, а также клубнелуковички *Iris pumila*, *I. scariosa*. В северной популяции зимовальные камеры могут располагаться на глубине до 160 см, тогда как на юге до 60–80 см [6, 10], поэтому дополнительная нагрузка при рытье грунта на резцовую часть мандибул здесь, вероятно, должна быть выше, влияя на их конфигурацию. В северной популяции были также встречены большие зимние запасы (до 2 кг) сухих корневищ и клубней [6], что тоже может создавать в зимний период дополнительную нагрузку при грызении. При этом в южных районах такие запасы были редки и ограничены [10].

Возраст животных определяли по выраженности корней первого нижнего щёчного зуба m1 [6]. Изображения нижних челюстей анализировали только у взрослых особей (1+ и 2+ года). Во всех выборках существенно преобладали однолетние особи. С помощью компьютерных программ пакета TPS [11, 12] на фотографии лингвальной сто-

роны правой нижней челюсти разместили 7 ландмарков (рис. 1) для дальнейшего снятия промеров (A–E), используемых при расчете морфофункциональных мандибулярных индексов: *TI* (темпорально-резцовый), *TM* (темпорально-молярный), *MI* (массетерно-резцовый), *MM* (массетерно-молярный), *AM* (ангулярно-массетерный). Система промеров была нами несколько модифицирована по сравнению с пионерной работой [7]. Исходно авторами метода предлагалось измерять расстояние от сочленовного отростка до верхнего края резца [7] (см. рис. 1). Однако постоянно растущие резцы слепушонки одновременно механически стираются под абразивным воздействием грунта при рытье и грызении подземных частей растений и часто повреждаются [6]. Помимо этого, во время варки, необходимой для дальнейшего удаления мягких тканей с поверхности нижней челюсти, резец часто смещается вдоль резцового канала, что приводит к артефактам при измерении расстояния до верхнего конца резца. Поэтому мы предлагаем измерять данный промер до заднего края альвеолы нижнего резца. Другой исходный промер от сочленовного отростка до верхнего переднего края коронки первого нижнего щёчного зуба m1 мы были вынуждены выполнить до переднего края альвеолы m1, поскольку именно этот зуб используется при определении возраста и извлекается из альвеолы.

Автоматическое снятие промеров выполнили на основе текстового протокола, указывающего пары меток-ландмарков, между которыми вычисляли расстояния, используя программный модуль *tmorphgen 6* пакета *IMP* [13]. Для расчетов индексов применили формулы [7, 8]: $TI = C/A$; $TM = C/B$; $MI = D/A$; $MM = D/B$; $AM = E/D$. Сравнение результатов вычисления индексов с применением исходного дентального способа измерения [7] и модифицированного нами альвеолярного способа на рис. 1 позволило установить высокую значимую положительную корреляцию между парами значений одноименных дентальных и альвеолярных индексов (коэффициенты Пирсона r колебались в интервале 0.90–0.99 при $p < 0.001$). Поэтому вынужденная модификация способа исходных промеров *A* и *B* мало влияет на изменчивость индексов. Важно отметить, что поскольку оба альвеолярных промера соответствуют своим резцовому и молярному модулям нижней челюсти (см. [7]), то названия модифицированных индексов следует считать корректными и по своей сути соответствующими исходным дентальным индексам.

Оценка связи индексов с возрастом, проведенная отдельно для каждой выборки, не выявила значимых коэффициентов корреляции Пирсона, что позволило объединить возрастные группы од-

Таблица 1. Двухфакторный дисперсионный анализ значений мандибулярных индексов (*TI*, *TM*, *MI*, *MM*, *AM*) по факторам: группа (*G*), пол (*S*) и их взаимодействие (*G* × *S*)

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (df)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (<i>p</i>)
<i>TI</i> – темпорально-резцовый индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.006485	2	0.003242	13.51	****
Пол (<i>S</i>)	0.000115	1	0.000115	0.48	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.003626	2	0.001813	7.55	***
Внутригрупповая	0.03072	128	0.00024		
Общая	0.04065	133			
<i>TM</i> – темпорально-молярный индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.015440	2	0.007720	17.34	****
Пол (<i>S</i>)	0.000208	1	0.000208	0.47	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.005091	2	0.002545	5.72	**
Внутригрупповая	0.05699	128	0.000445		
Общая	0.07725	133			
<i>MI</i> – массетерно-резцовый индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.002966	2	0.001483	6.49	**
Пол (<i>S</i>)	0.000891	1	0.000891	3.90	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.000983	2	0.000492	2.15	ns
Внутригрупповая	0.02924	128	0.000228		
Общая	0.03348	133			
<i>MM</i> – массетерно-молярный индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.00098	2	0.00049	1.25	ns
Пол (<i>S</i>)	0.000763	1	0.000763	1.95	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.000502	2	0.000251	0.64	ns
Внутригрупповая	0.05009	128	0.000391		
Общая	0.052234	133			
<i>AM</i> – ангулярно-массетерный индекс					
Группа (<i>G</i>)	0.006926	2	0.003463	5.44	**
Пол (<i>S</i>)	0.001714	1	0.001714	2.69	ns
Взаимодействие (<i>G</i> × <i>S</i>)	0.005874	2	0.002937	4.62	*
Внутригрупповая	0.08143	128	0.000636		
Общая	0.09640	133			

Примечание: ns – $p > 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; **** $p < 0.0001$.

но- и двухлетних особей. Предварительная проверка с помощью двухфакторного дисперсионного анализа не выявила значимых половых различий по всем индексам (табл. 1), что позволило не разделять выборки и по полу. Индексы *MI* и *MM*

характеризуют усилия при грызении и дроблении кормовых объектов, *TI* и *TM* отражают продольную жевательную активность, связанную с продольным жеванием и перетиранием кормов. Индекс *AM* отражает активность поперечных жева-

Таблица 2. Сравнение средних значений мандибулярных индексов (с учетом стандартной ошибки $\pm SE$) между тремя сравниваемыми выборками обыкновенной слепушонки

Выборка	Мандибулярные индексы				
	$TI \pm SE$	$TM \pm SE$	$MI \pm SE$	$MM \pm SE$	$AM \pm SE$
Северная	0.215 ± 0.002	0.287 ± 0.003	0.527 ± 0.002	0.694 ± 0.003	0.281 ± 0.004
Переселенцы	0.220 ± 0.003	0.291 ± 0.004	0.514 ± 0.003	0.689 ± 0.004	0.299 ± 0.004
Южная	0.203 ± 0.002	0.268 ± 0.003	0.512 ± 0.002	0.688 ± 0.002	0.283 ± 0.003

тельных и растирающих движений нижней челюсти [8, 14]. Статистический анализ выполнили с помощью компьютерных программ TPS [11, 12], IMP [13] и PAST4.04 [15].

Сопоставление морфофункциональных мандибулярных индексов показало (табл. 2, 3), что наиболее четко межгрупповые различия проявляются по индексам TI , TM , MI и AM . Межгрупповые различия по индексу MM были малы и незначимы (см. табл. 3), поэтому во всех выборках общая способность к вертикальному дроблению кормовых объектов щечными зубами носит сходный характер. Способность к более интенсивному грызению, судя по величине массетерно-резцового индекса MI , выражена в северной популяции меланистов (см. табл. 2). Переселенцы сохраняют при этом функциональные свойства родительской популяции, поскольку значения MI у них значимо меньше, чем у зверьков северной популяции (в обоих случаях сравнения $p < 0.001$). Значение темпорально-резцового индекса TI , характеризующего способность к продольному жеванию и перетиранию кормовых объектов, также достоверно выше у северных животных (см. табл. 2, 3). Однако в этом случае в группе переселенцев не сохранилось низкое значение индекса, типичное для

зверьков исходной южной популяции. Напротив, его величина приблизилась к таковой у особей северной популяции. В то же время ангулярно-массетерный индекс AM в группе переселенцев достоверно выше по величине (см. табл. 2, 3), чем у особей обеих аборигенных популяций (соответственно для апостериорного теста Тьюки при парном сопоставлении с северной выборкой значение критерия составило 4.42 ($p = 0.0051$), а с южной – 4.11 ($p = 0.0102$)).

Таким образом, потомки переселенцев, попав в новые условия обитания на севере ареала, столкнулись с необходимостью питания жесткими кормами, которые успешно использовали в пищу особи местной популяции. Поскольку переселенцы “унаследовали” слабую способность к этой функции от родительской популяции (см. табл. 2), они были вынуждены компенсировать этот недостаток за счет усиления функций поперечного жевания и дробления кормовых объектов, характеризующих индексом AM . По-видимому, для использования в пищу других кормов (луковиц и зеленых частей растений), которыми также питались местные особи-меланисты, форма нижней челюсти переселенцев компромиссно изменилась, приблизившись по величинам индексов TI и TM к северным животным. В степных условиях животным южной популяции, питающимся луковичками ирисов и чеснока, а также клубеньками таволги, такие морфологические особенности не понадобились, поэтому индексы TI и TM здесь имели относительно низкие величины.

В итоге можно заключить, что переселенцы всего за три года компенсировали морфологические черты в строении нижней челюсти, присущие родительской популяции, за счет формирования новой функциональной способности к поперечному перетиранию кормовых объектов, которая слабо выражена у животных обеих аборигенных популяций. Переселенцы, “унаследовавшие” ограничения в способности грызения (индекс MI), выработали специфические морфофункциональные особенности, обеспечившие

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA) значений мандибулярных индексов при сравнении выборок слепушонки из северной и южной популяций и потомков ее переселенцев ($n = 135$)

Мандибулярные индексы	F	Уровень значимости p
TI	12.43	<0.0001
TM	16.36	<0.0001
MI	6.37	0.0023
MM	1.24	0.2941(ns)
AM	5.07	0.0076

компенсацию этого недостатка и успешную адаптацию к новым трофическим условиям на севере ареала. По другим морфофункциональным свойствам фенотип переселенцев сблизились с северными зверьками, отражая высокую фенотипическую пластичность и способность слепушонки к быстрым адаптивным перестройкам морфогенеза в новых климатических и трофических условиях северной лесостепи. Наибольшие фенотипические изменения у потомков переселенцев проявились по индексам *TI* и *TM*, что косвенно может указывать на большую их специализацию к питанию зелеными частями растений (стебли и корневища злаков, луковицы), при которой усилена функция продольного жевания.

Можно предположить, что общий морфогенетический эффект (“стоимость”) формирования быстрых морфофункциональных модификаций у группы переселенцев высок, но при этом носит вынужденный характер, поскольку наряду с усилением функции поперечного перетирания корма (индекс *AM*) уровень морфотипизации в этой группе, как было отмечено ранее (см. [5]), оказался значимо выше, чем в обеих аборигенных популяциях. В предыдущей публикации [16] нами было показано, что морфогенетические различия между южной и северной популяциями отражают этапы постепенных микроэволюционных изменений слепушонки при освоении Южного Зауралья с юга на север.

Таким образом, при быстром переносе животных в новую среду с юга на север (для имитации резкого похолодания и увлажнения климата) морфогенетическая “стоимость” перестроек должна быть больше, чем при постепенном историческом освоении видом новых природных зон и морфофункциональной дифференциации популяций на каждом временном этапе и пространственном шаге освоения. Все это указывает на важную роль изменения климатических условий в быстрых адаптивных перестройках морфогенеза у *E. talpinus*. Тем не менее у этого вида, ведущего подземный образ жизни, укрытого от непогоды и способного регулировать микроклимат норы, климатическое воздействие на морфогенез не является прямым, а должно быть опосредовано в первую очередь трофическими изменениями за счет смены состава растительных кормов на севере ареала. Может также влиять дополнительная нагрузка на резцовую часть мандибулы северных животных при рытье более глубоко расположенных зимовальных камер. Имеются основания предполагать, что необычно высокая скорость направленных морфогенетических перестроек у слепушонки в новых условиях на севере видового ареала может быть обусловлена механизмами трансгенерационного наследования стресс-индуцированных

быстрых эпигенетических перестроек генома [17, 18], связанных с ассимиляцией определенных адаптивных модификаций индивидуального развития.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Авторы благодарят к.б.н. Н.Г. Евдокимова и Музей ИЭРиЖ РАН за предоставленные коллекционные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Crutzen P.J., Stoermer E.F.* The Anthropocene // *Global Change News*. 2000. V. 41. P. 17–18.
2. *Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.Ch.J.* et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // *Journal of Ecology*. 2013. V. 101. P. 58–67.
3. *Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S.* et al. Assessing rapid evolution in a changing environment // *Trends in Ecol. and Evol.* 2010. V. 25. № 12. P. 692–698.
4. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.* Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2016. № 4. С. 2–13. [*Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Sineva N.V.* Aftereffects of muskrat introduction in Western Siberia: Morphological and functional aspects // *Russ. J. of Biological Invasions*. 2017. V. 8 (1). P. 1–9.]
5. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А.* и др. Морфогенетические эффекты переселения представителей южной популяции обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) на северную границу ареала // *Докл. РАН*. 2018. Т. 478. № 5. С. 604–607.
6. *Евдокимов Н.Г.* Популяционная экология обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) Южного Урала и Зауралья. Екатеринбург: “Екатеринбург”, 2001. 144 с.
7. *Anderson Ph.S.L., Renaud S., Rayfield E.J.* Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. V. 14. № 85. P. 2–9.
8. *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., Chibiryak 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.]
9. *Кириков С.В.* В лесах и степях Южного Урала: путевые записки зоогеографа. М.: Государственное изд-во географич. лит-ры, 1953. 165 с.
10. *Огнев С.И.* Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т. VII. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 735 с.
11. *Rohlf F.J.* tpsUtil. Stony Brook: Depart.Ecol. and Evolut.; State Univ. N.Y., 2013.
12. *Rohlf F.J.* tpsDig2. Stony Brook: Depart.Ecol. and Evolut.; State Univ. N.Y., 2013.

13. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric morphometrics for biologists: a primer. N.Y.: Elsevier Acad. Press, 2004. 437 p.
14. *Воронцов Н.Н.* Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1982. Т. III. 451 с.
15. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electronica*. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
16. *Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.* Анализ географической изменчивости морфогенетических траекторий на примере обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Докл. РАН. Науки о жизни. 2020. Т. 493. С. 413–416.
17. *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. Molecular and Developmental Evolution*. 2014. V. 322. P. 208–220.
18. *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.

УДК 59:574

ВЕСЕННИЙ ЗООПЛАНКТОН ПОЙМЕННЫХ ОЗЕР: РАЗНООБРАЗИЕ, СТРУКТУРА И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА

© 2022 г. В. Н. Подшивалина^{a, b, *}

^aГосударственный природный заповедник “Присурский”, Россия 428034 Чебоксары, пос. Лесной, 9

^bЧувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова, Россия 428015 Чебоксары, Московский просп., 15

*e-mail: verde@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.2020 г.

После доработки 02.02.2021 г.

Принята к публикации 13.12.2021 г.

Ключевые слова: зоопланктон, пойменные озера, режим проточности, режим поемности, биоразнообразие, Среднее Поволжье

DOI: 10.31857/S036705972203009X

Пойменные озера разнообразны, широко представлены в долинах рек и являются типичными элементами пойменных ландшафтов. Из-за особенностей гидрологического режима в пойменных условиях накапливается аллохтонное и автохтонное вещество и водоемы быстро мелеют и трансформируются [1], что делает их удобными объектами для изучения сукцессий, поскольку в поймах есть озера на разных этапах развития [1]. Для эволюционного развития пойменных экосистем и поддержания их устойчивости важны режим поемности, последствия жизнедеятельности бобра и антропогенной нагрузки [2–7]. Состав фауны отражает качество вод пойменных озер [8, 9], но представления об этом основаны преимущественно на данных о летних сообществах. Более полную картину о функционировании экосистем пойменных озер, их сукцессионном развитии, а также о значении половодья и других факторов в формировании состава и структуры их экосистем можно получить при сравнении сообществ в разнотипных по гидрологическому режиму условиях непосредственно в весенний период, когда поемность проявляется наиболее ярко. Весенние зоопланктоценозы представляют интерес как переходный этап между зимними и летними в сезонной сукцессии. Однако мало известно о том, насколько особен их состав по сравнению с зимними и летними сообществами. Цель настоящей работы — оценить разнообразие и структуру весеннего зоопланктона пойменных озер с различным гидрологическим режимом.

Материал собран весной 2007 г. в течение около двух недель после исчезновения ледового покрова, в 2–3 точках центральной части семи малых озер, расположенных в пойме нижнего тече-

ния р. Суры. Это один из крупных притоков р. Волги на территории Среднего Поволжья в зоне лесостепи. Озера расположены в охранной зоне Государственного природного заповедника “Присурский”. Для сравнения использованы данные о зимних [10] и летних (2003–2015 гг., собственные материалы) сообществах зоопланктона. По площади [11] озера относятся к категориям озерки и маленькие озера с очень малой средней глубиной (табл. 1). Котловина глубокого оз. Большое Щучье осложнена карстово-суффозионными процессами [12]. Изученные озера — проточные, имеющие приток и становящиеся проточными только во время весеннего половодья за счет подъема уровня воды в понижения поймы и соседних водоемах и заполнения проток. Согласно [13], озера Старица, Вилки, Базарское и Башкирское возникли и существуют благодаря эрозионной деятельности поемных половодных потоков. Озеро Б. Щучье, вероятно, имеет такое же происхождение, однако поддержание его эволюционной молодости обусловлено карстово-суффозионными процессами. Озеро Тереховое в последнее десятилетие претерпевает стремительную деградацию, превращаясь в группу озер, что, согласно [13], соответствует группе водоемов, которые обязаны существованием преимущественно влиянию материковых факторов. Генезис оз. Абачи не выяснен. Большинство водоемов заливаются весенними полыми водами только при очень больших паводках, которые случаются раз в 10–15 лет. Ежегодный разлив р. Сура охватывает лишь оз. Тереховое. Водоемы практически не подвергаются антропогенному воздействию.

Отбор и обработку проб (процеживание с учетом особенностей биотопа 50–100 л воды через

Таблица 1. Характеристика исследованных озер (пойма нижнего течения р. Суры)

Показатель	Абачи*	Старица*, **	Большое Щучье**	Вилки*	Группа озер Тереховое*	Базарское*	Башкирское**
Координаты: с.ш., в.д.	54°56'54", 46°36'47"	54°57'39", 46°35'57"	54°59'23", 46°35'40"	54°59'29", 46°35'02"	54°59'16", 46°34'41"	54°55'58", 46°36'39"	54°58'44", 46°35'45"
Площадь, км ²	0.026	0.392	0.061	0.016	>0.005	0.156	0.101
Глубина средняя, м	—	1.97	2.97	1.13	—	1.14	1.27
Объем, тыс. м ³	—	772	182	186	—	150	127.7
Глубина максимальная, м	—	6.0	11.4	2.7	—	4.1	3.0
Проточность	Проточное (Абачка)	Имеет приток (Абачка)	Слабо проточное (Атратка)	Проточное (Атратка)		Проточное только весной	
Периодичность весеннего залития	Только при больших паводках, раз в 10–15 лет				Ежегодно	Только при больших паводках, раз в 10–15 лет	
Зарастаемость, %	До 80	20–30	10–15	30–40	До 100	40–50	До 80

* Данные по [31].

** Данные любезно предоставлены А.Н. Александровым.

планктонную сеть с размером ячеек 68 мкм и фиксация 4%-ным формалином) осуществляли согласно [14]. Значимость видов в сообществе оценивали на основе обилий с использованием функции рангового распределения, согласно которой натуральным номерам i соответствуют относительные численности (n_i/N) видов в ранжированном по убыванию ряду [15]. Сходство сообществ по составу оценивали с помощью индекса Чекановского-Сьеренсена [16]. Экологические группы организмов по способу передвижения и захвата пищи определяли согласно [17]. Для оценки разнообразия и выравненности сообществ использовали индекс Шеннона, вычисленный на основе данных о численности [18]. Индекс сапробности рассчитывали по [19, 20]. Средние значения показателей приведены с ошибкой средней, а также с указанием уровня значимости средней [21].

Весенние сообщества в озерах с разной проточностью и поемностью. Весной выявлены холодолюбивые, эвритермные и теплолюбивые группы видов зоопланктона. Элементы зимней (криофильной) фауны (по [22]) немногочисленны (*Keratella cochlearis macracantha* (Lauterborn, 1898), *Conochiloides natans* (Seligo, 1900), *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925). Истинных криофильных форм (представителей рода *Notholca*) не обнаружено. Причем они также не были отмечены в подледный период [10]. Незначительна доля типично летних теплолюбивых видов рода *Thermocyclops*. Так, доля взрослых особей встречающегося во всех водоемах *T. oithonoides* (Sars, 1863) составила 0.1–2.8% суммарной численности. По численности и биомассе доминируют эвритермные формы. В озерах Б. Щучье, Башкирское, Ста-

рица, Тереховое доминируют науплиальные и копеподитные стадии развития веслоногих рачков, преимущественно *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), составляя более половины суммарной численности. В относительно более проточных озерах Базарское и Вилки обильны (62.8 и 73.4% суммарной численности соответственно) коловратки *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832, в остальных водоемах составляющие менее 10%.

Таким образом, в составе весеннего зоопланктона одновременно присутствуют разные по температурным предпочтениям формы, но наибольшее развитие получают эврибионтные. Раннее появление теплолюбивых видов может быть обусловлено поздним замерзанием водоемов, теплой зимой [22], а также прогревом воды весной под прозрачным льдом. Термофильные веслоногие рода *Thermocyclops* отмечены в наиболее мелководных озерах с высоким обилием отмерших макрофитов, в том числе проточных и становящихся проточными только весной. Возможно, что проточность, ускоряя перемешивание вод, способствует быстрой смене зимних сообществ на весенне-летние.

Показатели обилия относительно невысокие, варьируют в широких пределах (табл. 2) и соответствуют олиго- и мезотрофным озерам [23, 24]. По биомассе в большинстве озер преобладают веслоногие ракообразные, кроме оз. Базарское, где преобладают коловратки. В оз. Старица относительно высока доля ветвистоусых.

В большинстве озер существенную долю в биомассе (16.8–56.1%) составляет смешанная по способу питания и передвижения группа ювенильных веслоногих ракообразных. Добывающие

Таблица 2. Численность (N), биомасса (B) и соотношение (%) основных таксономических групп зоопланктона в суммарной биомассе весной

Озера	N , тыс. экз/м ³	B , г/м ³	Rotifera	Copepoda	Cladocera
Проточные, заливаемые только сильными паводками					
Абачи	7.2	0.080	2.0	92.3	5.7
Старица	14.5	0.027	25.1	39.3	35.6
Большое Щучье	2.7	0.002	21.0	67.2	11.8
Вилки	60.2	0.091	39.9	57.7	2.4
Проточные, заливаемые ежегодно весной					
Тереховое	1.5	0.002	25.8	74.2	0.0
Становящиеся проточными ежегодно весной					
Базарское	27.1	0.016	82.5	17.5	0.0
Башкирское	21.8	0.098	5.6	83.4	11.0

пищу в толще воды первичные фильтраторы заметно (11.8% суммарной биомассы) представлены в глубоководном слабопроточном оз. Б. Щучье, а в остальных озерах составляют 0–3.2%. На плавающих вертикалов приходится пятая часть биомассы в озерах Б. Щучье и Базарское. Вторичные фильтраторы преобладают в непроточном оз. Старица. Ползающе-плавающие собиратели отмечены в озерах Абачи, Башкирское, Тереховое (33.2, 12.5 и 19.1% суммарной биомассы соответственно). Сообщества отдельных озер значимо (по критерию Вилкоксона, $p < 0.02$) отличаются по трофической структуре.

Преобладание веслоногих ракообразных в суммарной биомассе демонстрирует сходство с зоопланктоценозами участков малых рек с медленным течением воды [25]. Характерные весной для мелководных озер [26] коловратки доминируют только в становящемся проточным лишь весной оз. Базарское. Добывающие пищу в толще воды формы (первичные фильтраторы, вертикалы, а также хищники) в большинстве водоемов составляют существенную часть биомассы зоопланктона (более 33.2%), но в становящихся проточными только весной озерах это выражено в большей степени (64.9–98.4%). Предпочитающие детрит собиратели наиболее обильны в заросших и проточном водоемах (12.5–19.1% и 33.2% соответственно; в остальных озерах – менее 0.6%, $p < 0.02$), вторичные фильтраторы – в имеющем приток водоеме (35.4%; в остальных озерах 0–5.9%, $p < 0.02$).

В целом наибольшие видовое богатство и биомасса зоопланктона присущи весенним сообществам ежегодно становящегося проточным только весной оз. Башкирское. Подобные закономерности установлены и для периода летней межени [3].

Весенние сообщества как промежуточные между зимними и летними. В целом разнообразие сообществ весной ниже (индекс Шеннона 2.29 ± 0.26 ,

$p < 0.01$), чем в летнюю межень (2.81 ± 0.30 , $p < 0.01$). Весенние сообщества становящегося проточным только весной оз. Башкирское имеют наименьшее по сравнению с другими водоемами сходство состава фауны с зимней [10] и летней (индекс Чекановского-Сьеренсена составил 0.05 и 0.10 соответственно). Зимой в водоеме встречаются как специфические криофильные виды *K. cochlearis macracantha*, *K. hiemalis*, так и холодолюбивые генерации круглогодичных форм *P. dolichoptera* и *K. quadrata* (O.F. Müller, 1786), последняя из которых отмечена и весной. Для не подвергающихся весеннему затоплению озер Б. Щучье и Старица сходство весенней фауны с зимней (0.38 и 0.33 соответственно) и летней (0.50 и 0.33) оказалось выше за счет большего количества круглогодично встречающихся форм (ветвистоусые *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1776) и коловратки *K. quadrata*, *K. irregularis* (Lauterborn, 1898) (в обоих водоемах), *K. cochlearis macracantha*, *P. dolichoptera* (оз. Старица) и *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834) (оз. Б. Щучье)). Вероятно, в связи с появляющейся весной проточностью в оз. Башкирское складываются особые сообщества. Уникальность его весенней фауны определяется разнообразием малочисленных видов (видовое богатство в этот период – 33 вида) при минимальных уровнях сапробности. Сообщество представлено наибольшим (10) количеством форм по способу передвижения и добывания пищи (в остальных озерах 4–8) с высоким разнообразием (индекс Шеннона по численности составил 2.79, что соответствует значениям для олиготрофных озер [27]). Весной особые условия обеспечивают наличие разнотипных ниш, благодаря чему уровень разнообразия высокий. После половодья застой вод и развитие растительности приводят к повышению трофности вод, что благоприятствует развитию коловраток и мелких ветвистоусых. В оз. Б. Щучье в связи с отсутствием такого возмущающего весеннего половодного стока весной наблюдается иная структу-

ра сообщества с бедным видовым составом при высокой сапробности.

Таким образом, в пойменных озерах состояние весеннего зоопланктона в сезонной сукцессии может определяться особенностями половодного режима. Резко отличающиеся от зимних и летних сообществ зоопланктоценозы формируются в условиях временной проточности, обусловленных весенним паводком. Весеннее половодье создает уникальные (дополнительные) условия для развития редких для экосистемы малочисленных форм, возможно, внося вклад в поддержание биоразнообразия сообществ на более высоком уровне. Это соответствует выявленной закономерности [28] большей экологической неоднородности планктонного сообщества при увеличении разнообразия пространственно-временных условий среды в водоеме. Весеннее половодье в ежегодно затопляемых озерах — сезонное явление, и реакция экосистем на него не является переходом через критическое состояние [29]. В ежегодно становящихся проточными озерах весной в зоопланктоне бурно развиваются виды-эксплеренты, большую часть года малочисленные и редко встречающиеся.

Следовательно, весенний зоопланктон пойменных озер разного типа сочетает черты медленнотекущих малых рек и мелководных озер. Развивающиеся весной сообщества в большинстве водоемов менее разнообразны, чем в летний период. Одновременно весенний паводок и возникающая в связи с этим проточность становятся дополнительным фактором увеличения разнообразия сообщества в заросшем непроточном в течение большей части вегетационного периода водоеме. Уникальность состава фауны в таком водоеме в весенний период выше, чем в постоянно проточных, не подвергающихся ежегодному затоплению соседних объектах поймы.

Автор выражает большую признательность Е.В. Осмелкину, И.В. Алюшину, А.В. Димитриеву, Г.Н. Исакову, А.Н. Александрову за помощь в сборе материала, а также А.В. Крылову, Н.Г. Шелевой за обсуждение результатов работы.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

При использовании животных в качестве объектов исследования соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука, 1981. 264 с.
2. Дробот В.И. Зоопланктонные сообщества водоемов поймы реки Большая Кокшага // Научные тр. Государственного природного заповедника "Большая Кокшага". 2007. № 2. С. 80–110.
3. Крылов А.В., Жгарева Н.Н. Влияние поемности на летний зоопланктон малых озер // Изв. РАН. Серия географич. 2016. № 1. С. 58–66.
4. Twombly S., Lewis W.M. Factors regulating cladoceran dynamics in a Venezuelan floodplain lake // Journal of Plankton Research. 1989. V. 11. № 2. P. 317. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.2.317>
5. Górski K., Collier K.J., Duggan I.C. et al. Connectivity and complexity of floodplain habitats govern zooplankton dynamics in a large temperate river system // Freshwater Biology. 2013. V. 58. № 7. P. 1458–1470. <https://doi.org/10.1111/fwb.12144>
6. Dembowska E.A., Napiórkowski P. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland // Journal of Limnology. 2014. V. 74. № 2. P. 346–357. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.1057>
7. Кононова О.Н. Трофическая структура зоопланктона малых пойменных озер бассейна р. Вычегда // Изв. Коми научного центра УрО РАН. 2010. № 3. С. 32–36.
8. Баянов Н.Г., Фролова Е.А. Фауна гидробионтов Керженского заповедника // Труды Государственного природного заповедника "Керженский". Нижний Новгород, 2001. С. 251–286.
9. Kazakov S., Kerakova M., Ihtimanska M. Ecological status of shallow lakes in the Bulgarian Danube River floodplain according to the ecoframe approach testing a system for integrated ecological quality assessment // Acta Zool. Bulg. 2014. V. 66. Suppl. 7. P. 191–196.
10. Яковлев В.А., Кондратьева Т.А., Халиуллина Л.Ю. и др. Биоразнообразие и гидробиологические особенности озер охранной зоны заповедника "Присурский" в зимний период 1999–2000 гг. // Научные труды ГПЗ "Присурский". Чебоксары–Атрат: КЛИО, 2005. Т. 12. С. 7–10.
11. Захаренков И.С. О лимнологической классификации озер Белоруссии // Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964. С. 175–176.
12. Александров А.Н., Осмелкин Е.В., Подшивалина В.Н. К вопросу о динамике котловин пойменных озер нижнего течения реки Сура (на примере оз. Большое Щучье) // Экологический сборник 5: Труды молодых ученых Поволжья. Тольятти: ИЭВБ РАН, "Кассандра", 2015. С. 7–10.
13. Ласточкин Д.А. Опыт классификации поемных водоемов равнинной реки // Рефераты работ учреждений. Отдел биологических наук АН СССР. 1941–1943. 1943.
14. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
15. Федоров Е.Д., Кондрин Е.К., Левич А.П. Ранговое распределение фитопланктона Белого моря // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236. № 1. С. 264–267.
16. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
17. Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных,

- встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71–77.
18. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.
19. *Sladeček V.* Rotifers as indicators of water quality // *Hydrobiologia*. 1983. V. 100. № 2. P. 169–201. <https://doi.org/10.1007/BF00027429>
20. *Sladeček V.* System of water quality from biological point of view // *Ergebnisse der Limnologie*. Stuttgart, 1973. P. 1–218.
21. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
22. *Ривьер И.К.* Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Издатель Пермьяков С. А., 2012. 390 с.
23. *Китаев С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
24. *Крючкова Н.М.* Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 184–198.
25. *Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
26. *Столбунова В.Н.* Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.
27. *Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
28. *Ривьер И.К.* Особенности планктоценозов озер в разные экологические периоды (подледный и открытой воды) // Труды ИБВВ РАН. 2016. Вып. 74 (77). С. 59–76.
29. Экосистемы в критических состояниях / Под ред. Пузаченко Ю.Г. М.: Наука, 1989. 155 с.
30. *Осмелкин Е.В., Суин М.В., Александров А.Н., Подшивалина В.Н.* Морфометрические показатели ряда озер Государственного природного заповедника “Присурский” и его охранный зоны // Научные труды Государственного природного заповедника “Присурский”. Чебоксары–Атрат: Перфектум, 2012. Т. 27. С. 61–68.