

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 5, 2022

---

---

|  |     |
|--|-----|
| Динамика границ распространения эпифитных макролишайников после снижения выбросов медеплавильного завода<br><i>И. Н. Михайлова</i>   | 321 |
| Влажность почвы в урбанизированных местообитаниях с доминированием чужеродного <i>Acer negundo</i><br><i>Д. И. Дубровин, О. С. Рафикова, Д. В. Веселкин</i>                                      | 334 |
| Структура и запас фитомассы как показатели стадии демуляции степных залежей Тувы<br><i>Н. И. Макунина, А. Д. Самбуу</i>  | 345 |
| Разнообразие и экологические особенности филогенетических линий настоящего трутовика на Урале<br><i>Е. В. Жуйкова, В. А. Мухин</i>   | 355 |
| Дефаунирование почвы циперметрином в полевых экспериментах и его влияние на продукцию мицелия микоризных грибов<br><i>А. Г. Зуев, А. Ю. Акулова, А. И. Зуева</i>                                 | 362 |
| Многолетняя динамика концентраций тяжелых металлов в организме землероек рода <i>Sorex</i> в периоды высоких и сниженных выбросов медеплавильного завода<br><i>С. В. Мухачева</i>                | 370 |
| Современная ихтиофауна озера Эйзенам (Северный Кавказ) и пути спасения эндемичного подвида кумжи <i>Salmo trutta ezeanai</i><br><i>Г. Н. Маркевич, Н. И. Шилин, Р. М. Бархалов, А. А. Махров</i> | 385 |
| Структура водных сообществ горных озер бассейна реки Торговой (Приполярный Урал)<br><i>В. И. Пономарев, О. А. Лоскутова, О. Н. Кононова</i>  | 393 |
| Отсутствие снега в бореальном лесу может снижать трофическую активность почвенных беспозвоночных летом<br><i>А. А. Фатеева, А. А. Кудрин</i>   | 402 |

---

---



УДК 582.29:502.3:504.5

## ДИНАМИКА ГРАНИЦ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЭПИФИТНЫХ МАКРОЛИШАЙНИКОВ ПОСЛЕ СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2022 г. И. Н. Михайлова\*

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

\*e-mail: mikhailova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 20.04.2022 г.

После доработки 11.05.2022 г.

Принята к публикации 16.05.2022 г.

Исследования естественного восстановления лесных экосистем после прекращения воздействия выбросов крупных промышленных предприятий необходимы для понимания механизмов их устойчивости. Однако дефицит данных для разных компонентов экосистем, природных зон и источников выбросов не позволяет пока выявить общие закономерности восстановительных сукцессий. Нами изучена динамика распространения и обилия макролишайников на стволах березы в южно-таежных лесах Среднего Урала, подвергавшихся многолетнему воздействию выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. Сравнивали два периода – высоких (1995–1997 гг.) и почти прекратившихся (2014–2016 гг.) атмосферных выбросов. От первого периода ко второму зарегистрирован сдвиг техногенной границы распространения всех исследованных видов лишайников ближе к заводу, а также увеличение обилия большинства видов во всех зонах нагрузки, включая слабозагрязненную и фоновую. Тем не менее во втором периоде сохраняется градиент снижения встречаемости и обилия видов по мере приближения к заводу. Реакция эксплорента *Tuckermanopsis sepincola* противоположна: вид исчезает с фоновой и слабозагрязненной территорий, достигая максимального обилия в зоне очень сильного загрязнения.

**Ключевые слова:** эпифитные лишайники, сернистый ангидрид, тяжелые металлы, естественное восстановление, динамика, устойчивость, реколонизация, экологические стратегии, Средний Урал

DOI: 10.31857/S0367059722050080

Снижение выбросов промышленных предприятий предоставляет уникальную возможность исследовать закономерности естественного восстановления экосистем, нарушенных многолетним токсическим воздействием. Сообщества эпифитных лишайников – один из наиболее уязвимых компонентов экосистем, поэтому их восстановление до фоновое состояние может потребовать длительного времени [1]. Успешность реколонизации лишайниками ранее загрязненных территорий зависит от многих факторов – как внешних, так и внутренних. Среди первых темпы снижения токсической нагрузки (т.е. концентраций поллютантов в воздухе и коре форофитов), а также скорость восстановления микроклимата местообитаний, которая определяется динамикой древесного и травяно-кустарничкового ярусов. К внутренним факторам можно отнести характеристики видов, определяющие их способность к заселению ранее нарушенных местообитаний (радиус рассеивания диаспор, скорость роста талломов).

Среди видов, заселяющих ранее загрязненные территории, преобладают активные колонизаторы, тогда как степень их токситолерантности не имеет решающего значения [2–4]. Высказано предположение, что виды с вегетативным типом воспроизводства имеют преимущества при заселении ранее нарушенных территорий, поскольку на формирование спор полового размножения негативно влияют остаточные концентрации металлов в субстрате [5]. В ряде случаев после снижения уровня загрязнения толерантные виды исчезают или снижается их встречаемость, например *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb. [6]. Среди причин феномена предполагают физиологическую необходимость соединений серы для жизнедеятельности этого вида, и лишь в небольшой степени – рост конкуренции с более чувствительными видами [6].

Исследованиями восстановительной динамики лишайникового покрова в районах крупных промышленных предприятий мало [7], поэтому важно накопление данных для разных источников

выбросов и природных зон, а также видов, различающихся жизненными формами и экологическими стратегиями.

Цель настоящей работы – проанализировать изменение встречаемости и обилия наиболее распространенных видов макролишайников в районе воздействия крупного медеплавильного завода на Среднем Урале после снижения его выбросов. Для этого предприятия имеется большое количество данных о состоянии эпифитных лишайниковых сообществ в период высоких выбросов – в 1990–1996 гг. [8–10]. Некоторые признаки восстановления сообществ эпифитных лишайников в пихтово-еловых лесах были задокументированы уже в течение первого десятилетия после начала снижения выбросов, а именно: заселение ранее существовавшей “лишайниковой пустыни” в непосредственной близости от завода и увеличение видового богатства на остальной загрязненной территории [3, 4]. Для более полного понимания закономерностей восстановительной динамики необходимы исследования на большей территории, включающей другие типы леса и виды форофитов.

В данной работе тестировали две гипотезы: 1) снижение уровня загрязнения инициирует смещение техногенных границ распространения макролишайников, а также изменение их встречаемости и обилия; 2) направление и выраженность этих процессов зависят от жизненной стратегии видов и их обилия в зрелых сообществах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в районе Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного около г. Ревды Свердловской области. Примерно в 10 км к востоку от города проходит граница между двумя природными районами – низкогорьями Среднего Урала и восточными предгорьями Урала [11]. К западу от этой границы преобладают темнохвойные леса, к востоку – светлохвойные.

Завод функционирует с 1940 г. Основные компоненты выбросов – оксиды серы и пылевые частицы с сорбированными на них металлами (Cu, Fe, Zn, Pb, Cd и др.) и металлоидами (As). В 1980 г. выбросы завода составляли 225 тыс. т в год. Снижение объема выбросов началось с конца 1980-х – начала 1990-х гг. В 1995–1998 гг. объем выбросов составлял 71–96 тыс. т в год, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. – около 3–5 тыс. [12]. Описания района исследований, степени деградации и восстановительной динамики ряда объектов опубликованы ранее [12–14].

Первое картирование состояния сообществ эпифитных лишайников было выполнено в 1995–1997 гг., в период высоких выбросов СУМЗа [10]. На

территории размером примерно 40 × × 50 км, в центре которой расположен завод, было заложено 208 пробных площадей (ПП) размером 25 × 25 м. При подборе ПП руководствовались следующими критериями: отсутствие сильных локальных антропогенных нарушений и свежих (менее 5 лет) пожаров, расстояние до ближайших автомобильных дорог не менее 100 м, возраст доминирующей древесной породы не менее 60 лет, участие березы в древостое не менее 20%. На каждой ПП выполнены описания лишайниковых сообществ на 10 стволах березы (*Betula pubescens* Ehrh. или *B. pendula* Roth). Для стандартизации материала выбирали стволы без признаков патологии, с диаметром более 25 см и наклоном не более 5°. На каждом стволе регистрировали полный список видов лишайников и оценивали обилие каждого вида с помощью раздвижной сетки высотой 50 см и шириной, равной половине окружности ствола [15]. Сетку накладывали на ствол со стороны максимального покрытия лишайниками на двух уровнях – основании ствола и высоте 1–1.5 м. Обилие на каждом уровне оценивали как число клеток сетки (от 0 до 10), в которых встречен вид. Видам, обнаруженным за пределами рамки, присваивали значение обилия 0.1. Для дальнейшего анализа показатели обилия на двух высотах суммировали и выражали в % от максимально возможного (т.е. от 20).

В 2014–2016 гг. было выполнено повторное картирование состояния лишайниковых сообществ на 110 ПП по той же методике. Погрешность расхождения местоположений пробных площадей между двумя картированиями составляла не более 100–200 м. Основным критерием при выборе площадей для повторного картирования был равномерный охват исследуемой территории. Из ПП, обследованных в период высоких выбросов, в анализ включены только те, на которых были выполнены повторные описания.

Из 18 зарегистрированных на стволах берез видов макролишайников с листоватыми, чешуйчато-кустистыми и кустистыми талломами для анализа были выбраны 9 (табл. 1). Критерием для включения в анализ служило нахождение вида более чем на 10 ПП хотя бы в один из периодов. Не вошли в число анализируемых видов *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *Cladonia botrytes* (K.G. Hagen) Willd., *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Hav., *Imshaugia aleurites* (Ach.) S.L.F. Mey., *Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch, *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Vain., *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb., *Usnea subfloridana* Stirton.

Зонирование территории по степени загрязнения выполнено на основе содержания кислоторастворимых форм металлов (Cu, Zn, Cd, Pb) в

**Таблица 1.** Распространение видов лишайников в 1995–1997 (I) и 2014–2016 (II) гг.

| Виды   | Max $K_i$ | Доля заселенных ПП, % |      | Занятая площадь, % от площади карты |      |
|--|-----------|-----------------------|------|-------------------------------------|------|
|  |           | I                     | II   | I                                   | II   |
| <b>Устойчивые</b>  |           |                       |      |                                     |      |
| <i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.                  | 54.8      | 87.3                  | 92.7 | 97.3                                | 98.8 |
| <i>C. fimbriata</i> (L.) Fr                                  | 54.8      | 41.8                  | 47.3 | 47.8                                | 56.5 |
| <i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai. | 52.0      | 76.4                  | 84.6 | 91.5                                | 94.6 |
| <i>Tuckermanopsis sepincola</i> (Ehrh.) Hale                 | 45.4      | 45.5                  | 14.6 | 48.5                                | 5.4  |
| <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.                         | 45.3      | 68.2                  | 88.2 | 87.0                                | 97.1 |
| <b>Чувствительные</b>  |           |                       |      |                                     |      |
| <i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.                       | 31.8      | 44.6                  | 60.0 | 62.5                                | 77.8 |
| <i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.                    | 28.2      | 19.1                  | 23.6 | 30.8                                | 36.7 |
| <i>Parmelia sulcata</i> Taylor                               | 27.9      | 10.9                  | 29.1 | 14.5                                | 32.4 |
| <b>Очень чувствительные</b>                                  |           |                       |      |                                     |      |
| <i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.                               | 12.9      | 20.9                  | 24.6 | 32.1                                | 28.0 |

Примечание. Max  $K_i$  – максимальное значение индекса загрязнения, при котором зарегистрирован вид.

лесной подстилке в 1995–1997 гг. Подробнее методы отбора проб и химического анализа описаны ранее [16]. Данные о содержании металлов были свернуты в индекс загрязнения:

$$K_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n C_{ji}/C_{jf},$$

где  $K_i$  – индекс загрязнения на  $i$ -й ПП,  $C_{ji}$  – концентрация  $j$ -го элемента на  $i$ -й ПП,  $C_{jf}$  – концентрация  $j$ -го элемента на фоновой территории,  $n$  – число элементов. Индекс показывает, во сколько превышен региональный фоновый уровень загрязнения в среднем по всем четырем металлам. В качестве характеристики регионального фонового уровня были приняты данные для Сысертского района Свердловской области (100 км к юго-востоку от района СУМЗа). Для зонирования территории массив данных был разбит на 5 градаций, обеспечивающих сходное число ПП в пределах каждой зоны: 1) зона очень сильного загрязнения ( $K_i > 40$ , 22 ПП); 2) сильного загрязнения ( $K_i$  от 17 до 40, 21 ПП); 3) умеренного загрязнения ( $K_i$  от 7 до 17, 23 ПП); 4) слабого загрязнения ( $K_i$  от 4 до 7, 26 ПП), 5) фонового загрязнения ( $K_i < 4$ , 18 ПП). Карта района работ с нанесенными границами зон приведена на рис. 1.

Статистический анализ выполнен в пакете Statistica 8. Различия между зонами загрязнения и периодами наблюдений оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с повторными наблюдениями (two-way repeated measures ANOVA), учетная единица – ПП. Для множественных сравнений использовали критерий Тьюки. Значимость различий частот встречаемо-

сти между зонами оценивали с помощью точного критерия Фишера.

Карты зон загрязнения и распространения видов выполнены в программе QGIS 3.16.5. Система координат – МСК66, зона 1. Для интерполяции использован метод обратных квадратов (ОВР). Общая площадь карты – 1734.26 км<sup>2</sup>. При расчете площадей распространения видов не учитывали площади 11 крупных водоемов (суммарно 50.4 км<sup>2</sup>), городов Ревда и Первоуральск и территории СУМЗа (суммарно 76.8 км<sup>2</sup>).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Ранжирование видов лишайников по токситолерантности.** Анализ распространения видов в период высоких выбросов (1995–1997 гг.) позволил выделить три группы по степени их токситолерантности (см. табл. 1). К толерантным отнесены виды, зарегистрированные во всех зонах нагрузки, включая зону очень сильного загрязнения (предельные значения  $K_i$ , при которых обнаружены виды, более 40); к чувствительным – виды, не обнаруженные в зоне очень сильного загрязнения (предельные значения  $K_i$  лежат в диапазоне от 27 до 32); к группе очень чувствительных отнесен один вид, отсутствовавший в зонах очень сильного и сильного загрязнения (*Evernia mesomorpha*).

**Толерантные виды.** Из пяти видов этой группы четыре размножаются преимущественно с помощью вегетативных диаспор – соредий, и только один (*Tuckermanopsis sepincola*) – спорами полового размножения. Рассмотрим их по отдельности.

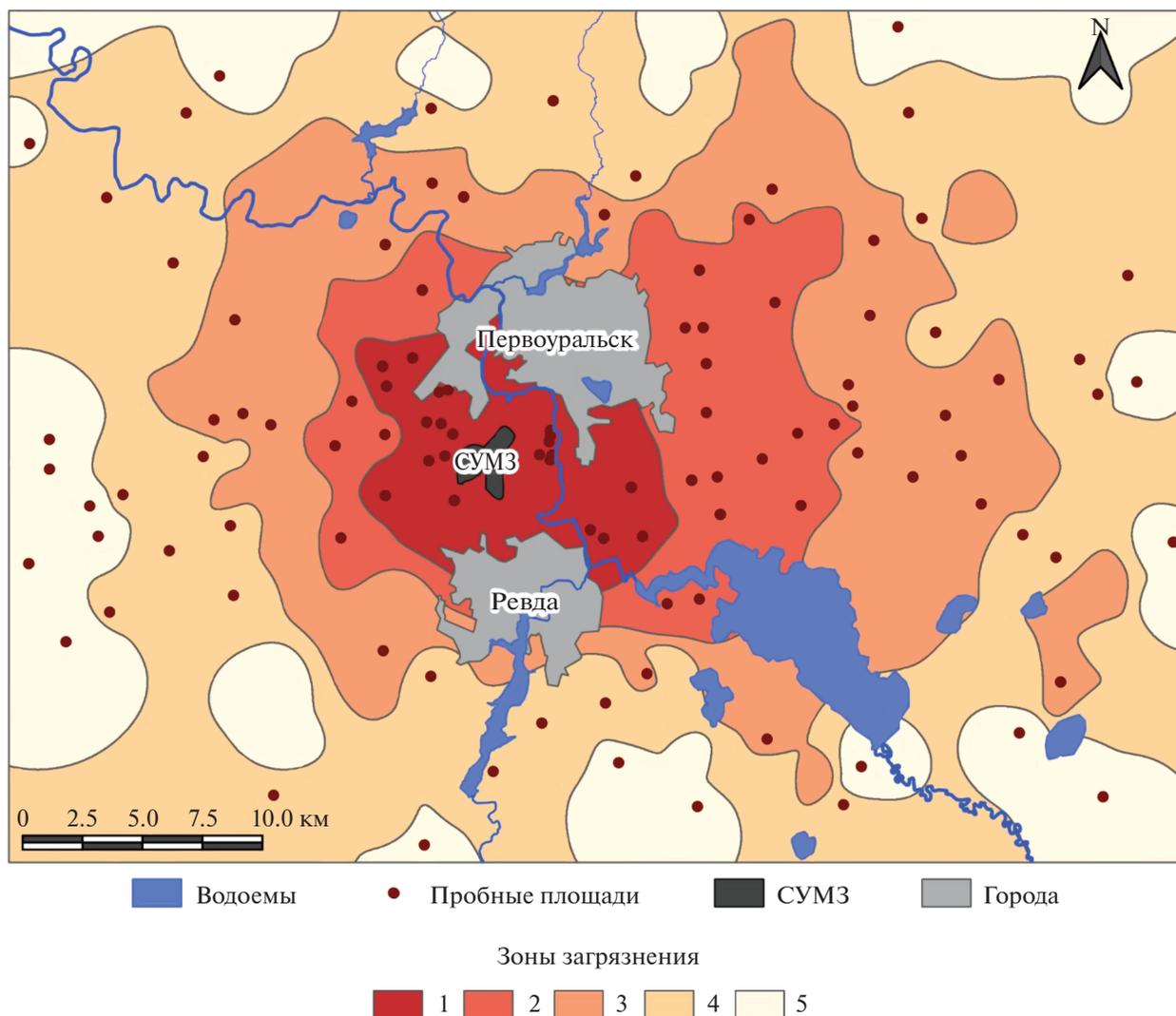


Рис. 1. Карта района исследования с границами зон загрязнения (пояснения в тексте).

Наиболее распространены *Cladonia coniocraea*, *Hypogymnia physodes* и *Vulpicida pinastri* (табл. 1, рис. 2). В период высоких выбросов все они были отмечены на более чем 80% территории, отсутствуя лишь в непосредственной близости от завода и на нескольких «островках», расположенных в северо-восточном направлении от завода. *Cladonia fimbriata* (см. табл. 1, рис. 2) зарегистрирована на меньшей площади (около 50%), преимущественно в западной части района.

Несмотря на присутствие видов этой группы во всех зонах нагрузки, в период высоких выбросов влияние загрязнения на них в той или иной степени очевидно: снижение доли заселенных ПП и обилия по мере приближения к заводу (рис. 3, табл. 2). Выраженность реакции различается между видами: для *C. coniocraea* доля заселенных ПП и обилие снижены только в зоне очень сильного загрязнения; для *H. physodes* гра-

диент можно разбить на две части: 1) зоны от очень сильного до умеренного загрязнения с резко сниженным обилием и 2) слабозагрязненная и фоновая зоны. Эти части различаются как по обилию, так и по доле заселенных ПП, в то время как внутри частей различия между зонами незначимы. Обилие *V. pinastri* и *C. fimbriata* значительно различается только между крайними значениями градиента загрязнения.

Снижение выбросов инициировало сдвиг границы распространения толерантных соредиезных видов ближе к заводу (см. рис. 2) и соответственно увеличение площади, на которой они зарегистрированы (см. табл. 1). Доля заселенных этими видами ПП выше во втором периоде наблюдений по сравнению с первым во всех зонах нагрузки, особенно в зонах очень сильного и сильного загрязнения (см. рис. 3). Связь обилия видов с периодом наблюдения статистически

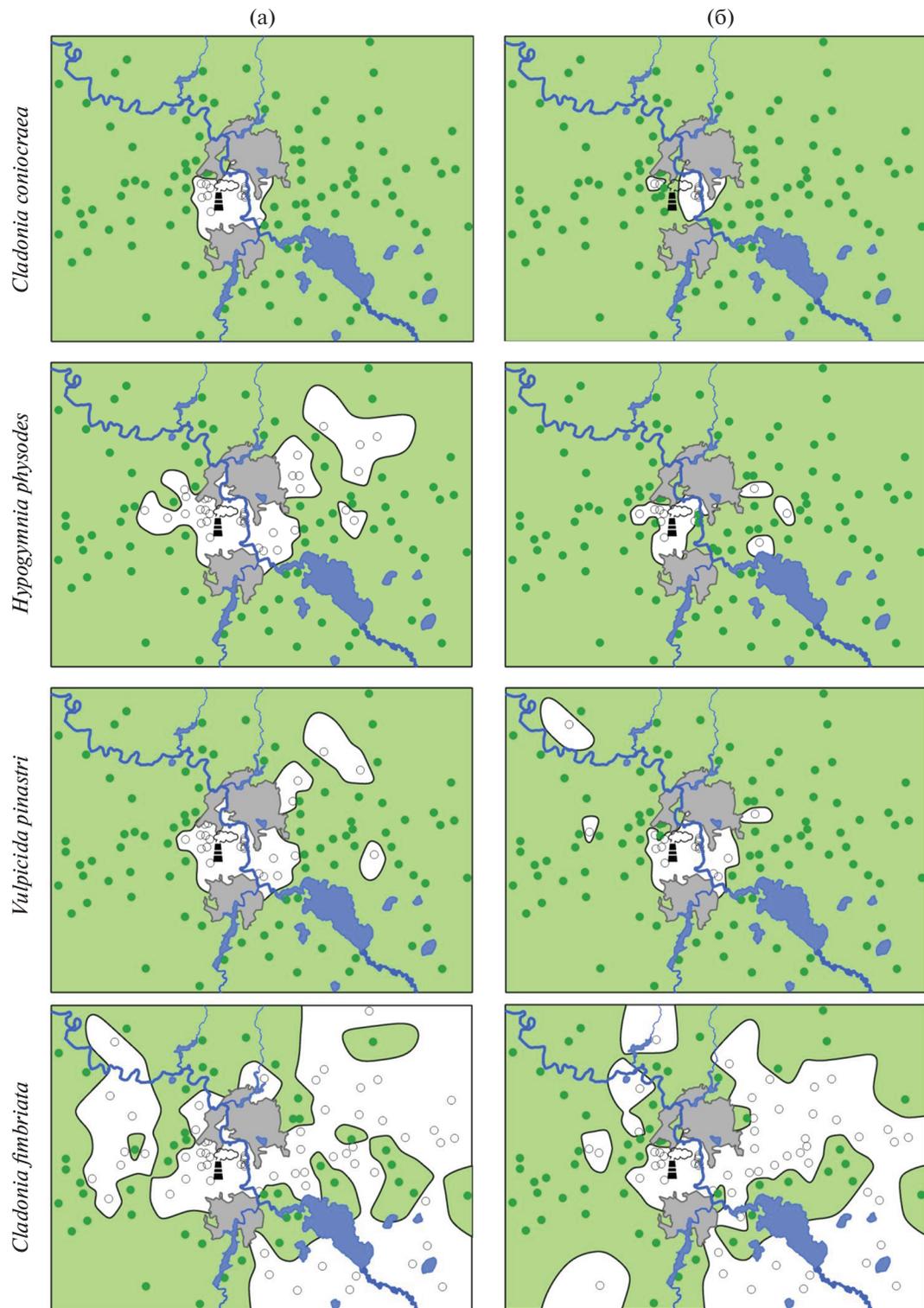
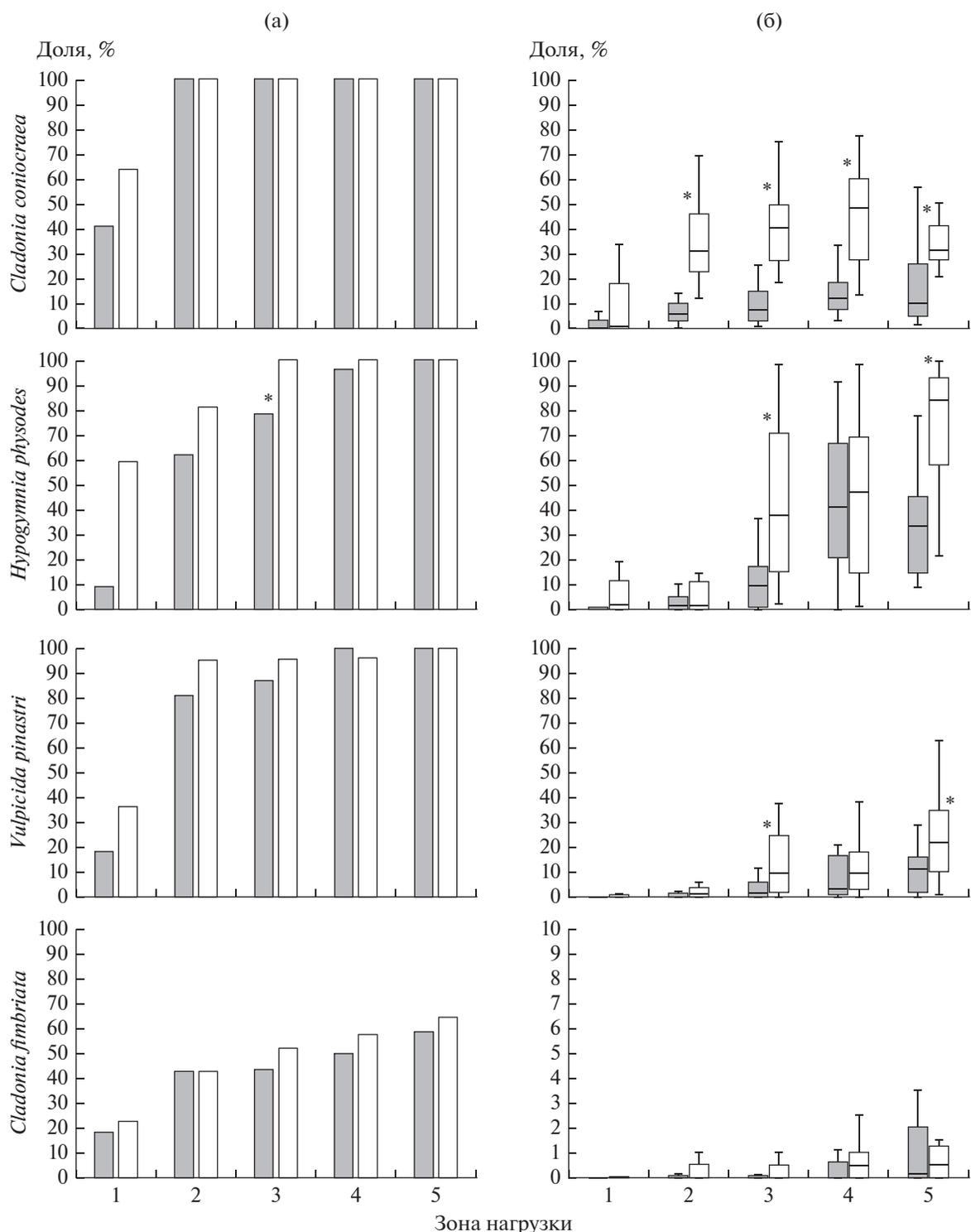


Рис. 2. Карты распространения толерантных соредиозных видов лишайников в 1995–1997 гг. (а) и 2014–2016 гг. (б). Здесь и на рис. 4, 6 область распространения лишайников показана зеленым цветом.

значима для всех видов группы, за исключением *C. fimbriata* (см. табл. 2). Для трех видов (*C. coniocraea*, *H. physodes*, *V. pinastri*) значимо возросло обилие и в фоновой зоне (см. рис. 3). Тем не

менее и во втором периоде наблюдения загрязнение продолжает оказывать влияние: обилие *C. coniocraea* по-прежнему значимо отличается от фонового уровня только в зоне очень сильного



**Рис. 3.** Доля заселенных ПП (а) и обилие (б) толерантных видов лишайников в 1995–1997 гг. (серая заливка) и 2014–2016 гг. (без заливки). Здесь и на рис. 5, 7 показаны медиана и межквартильный размах; \* – значимые различия между периодами наблюдений.

загрязнения, обилие *H. physodes* и *V. pinastri* в зоне умеренного загрязнения достигло уровня зоны слабого загрязнения, но в обеих зонах по-прежнему значительно отличается от фоновому уровня.

Для *T. sepincola* картина принципиально другая. В период высоких выбросов вид был распространен на 45.5% площади, преимущественно в восточной части района (рис. 4). Максимальные

**Таблица 2.** Результаты дисперсионного анализа различий обилия видов лишайников между зонами загрязнения и периодами наблюдений

| Вид                             | Источник изменчивости |                     |                                   |
|---------------------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------------------|
|                                 | зона ( $df = 4$ )     | период ( $df = 1$ ) | зона $\times$ период ( $df = 4$ ) |
| <i>Cladonia cenotea</i>         | 9.1***                | 38.2***             | 5.1**                             |
| <i>C. coniocraea</i>            | 17.0***               | 393.0***            | 16.3***                           |
| <i>C. fimbriata</i>             | 3.2*                  | 0.8                 | 1.7                               |
| <i>Evernia mesomorpha</i>       | 8.8***                | 0.1                 | 2.9*                              |
| <i>Hypogymnia physodes</i>      | 31.7***               | 59.7***             | 11.0***                           |
| <i>Parmelia sulcata</i>         | 6.9***                | 0.3                 | 0.1                               |
| <i>Parmeliopsis ambigua</i>     | 1.4                   | 4.0*                | 1.0                               |
| <i>Tuckermanopsis sepincola</i> | 2.7*                  | 15.7***             | 0.0                               |
| <i>Vulpicida pinastri</i>       | 14.7***               | 34.7***             | 4.1**                             |

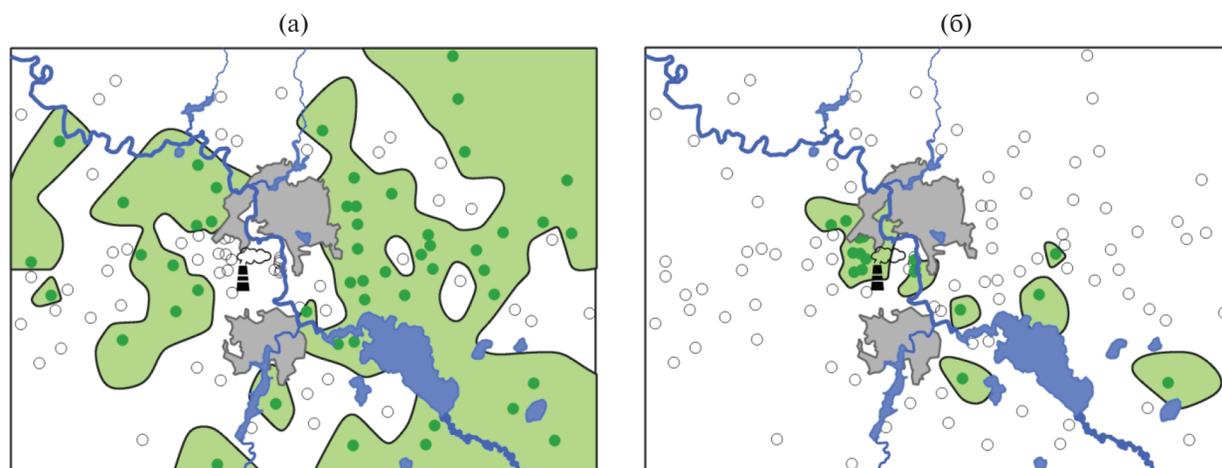
Примечание. Приведен  $F$ -критерий Фишера. Уровни значимости: \*, \*\*, \*\*\* –  $p < 0.05$ , 0.01 и 0.001 соответственно.

доля заселенных ПП и обилие были зарегистрированы не на фоновой территории, а в зоне сильного загрязнения (рис. 5). После снижения выбросов площадь его распространения снизилась до 5.4%: вид зарегистрирован только в непосредственной близости от завода и в нескольких “анклавах” в восточном направлении. Соответственно максимум доли заселенных ПП сдвинулся в зону очень сильного загрязнения, там же отмечено и максимальное обилие вида, сравнимое с показателями 1995–1997 гг. для зон сильного и умеренного загрязнения. Во втором периоде в зонах сильного и умеренного загрязнения доля заселенных ПП резко снизилась, а на фоновой территории и в зоне слабого загрязнения вид не был обнаружен.

**Чувствительные виды.** *Cladonia cenotea* – наиболее распространенный и обильный вид этой группы (рис. 6). После снижения выбросов доля за-

селенной площади возросла на 15% (см. табл. 1), однако вид по-прежнему отсутствует на значительной территории вокруг завода и на нескольких ПП в фоновой зоне и зоне слабого загрязнения. Во втором периоде вид зарегистрирован в зоне очень сильного загрязнения, однако его обилие здесь крайне низкое (рис. 7). Ко второму периоду значительно увеличилась доля заселенных ПП в зоне умеренного загрязнения, причем обилие здесь и в зоне слабого загрязнения не отличается от фоновых показателей.

В период высоких выбросов *P. sulcata* и *P. ambigua* были единично зарегистрированы в зонах от слабого до сильного загрязнения (см. табл. 1), с крайне низким обилием во всех зонах, значимо отличающимся от фоновых. В период высоких выбросов виды обнаружены преимущественно в фоновой зоне (см. рис. 6), а после их снижения продвинулись к заводу не “сплошной волной”, а

**Рис. 4.** Карты распространения *Tuckermanopsis sepincola* в 1995–1997 гг. (а) и 2014–2016 гг. (б).

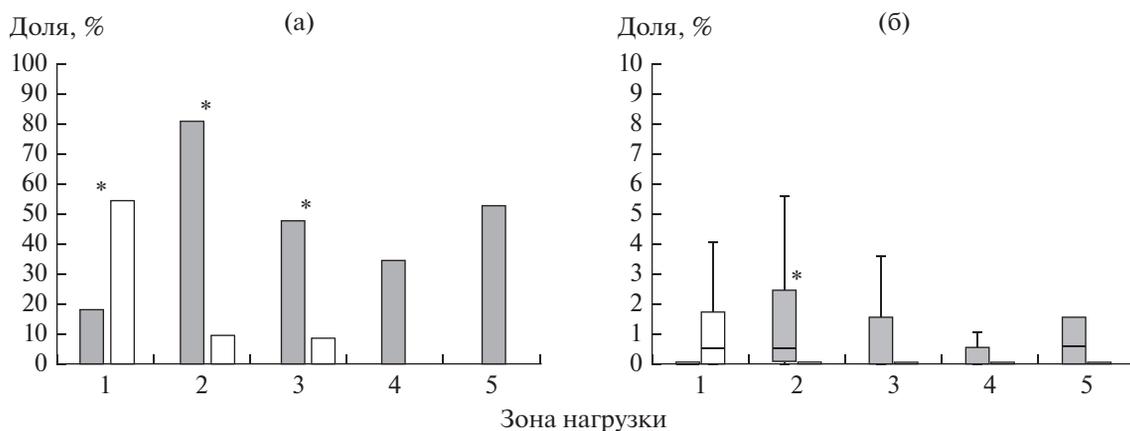


Рис. 5. Доля заселенных ПП (а) и обилие (б) *Tuckermanopsis sepincola*.

отдельными “анклавами”. Тем не менее общая площадь распространения этих видов увеличилась (см. табл. 1). После снижения выбросов *P. sulcata* продвинулся в зону очень сильного загрязнения, однако его обилие на загрязненных территориях существенно не изменилось (влияние периода наблюдения незначимо — см. табл. 2). *P. ambigua* в 2014–2016 гг. не был зарегистрирован даже в зоне сильного загрязнения (в 1995–1997 гг. в этой зоне была лишь единичная находка), т.е. площадь его распространения увеличилась главным образом за счет более плотного заселения зоны умеренного загрязнения. Обилие вида на загрязненных территориях остается крайне низким и по-прежнему значимо отличается от фонового.

**Очень чувствительный вид** *E. mesomorpha* после снижения выбросов продвинулся ближе к заводу вплоть до зоны сильного загрязнения, однако не обнаружен на некоторых площадях фоновой и слабозагрязненной зон, в результате чего площадь его распространения незначительно сократилась (на 4%, см. табл. 1 и рис. 6). Изменения обилия этого вида и доли заселенных ПП после снижения выбросов статистически незначимы (см. рис. 7). Множественные сравнения свидетельствуют лишь о сохраняющихся отличиях обилия во всех зонах от фоновых значений.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение двух последовательных картированных распространения эпифитных макролишайников в районе воздействия многолетнего атмосферного загрязнения свидетельствует о том, что снижение выбросов инициировало заселение лишайниками ранее загрязненных территорий. Это подтверждает выводы, сделанные ранее по результатам мониторинга на постоянных ПП в пихтово-еловых лесах района [3, 4]. Из 9 рассмотренных видов макролишайников для 8 показано расшире-

ние площади обитания в пределах исследованной территории. Необходимо, однако, подчеркнуть, что указанные на картах границы распространения видов нельзя считать абсолютными, поскольку они прочерчены на основании данных только для одного субстрата — стволов березы. Например, в непосредственной близости от завода *S. coniocraea* отсутствует на стволах берез, но, по нашим наблюдениям, обитает на мертвой древесине и обнаженной поверхности почвы.

Помимо сдвига границ распространения ближе к источнику выбросов, для большинства исследованных видов показано увеличение плотности заселения территории (т.е. доли заселенных ПП), а для 6 из 9 видов — значимое увеличение обилия. Тем не менее на распространение и обилие всех исследованных видов продолжает оказывать влияние загрязнение. Это проявляется, во-первых, в существовании видовых «пустынь» разной величины вокруг источника выбросов: даже наиболее распространенный и один из наиболее толерантных видов *S. coniocraea* отсутствует на стволах березы на нескольких ПП в непосредственной близости от завода; во-вторых, снижены плотность заселения загрязненных территорий и обилие видов. В крайних проявлениях показатели снижены либо только в зоне очень сильного загрязнения (например, у *S. coniocraea*), либо, наоборот, на всем градиенте, кроме фоновой зоны (у *P. sulcata*, *P. ambigua*, *E. mesomorpha*).

Известно, что темпы развития вегетативных диаспор очень низки: так, в районе исследования развитие *H. physodes* от соредий до стадии простых лопастей занимает 16 мес., а до начала ветвления лопастей — 29. Размеры талломов этого возраста не превышают 0.5 мм [17]. Поэтому сложно было бы полагать, что обилие лишайников за прошедшее с момента снижения выбросов десятилетие может достичь фоновых значений. Однако факт заселения загрязненных территорий

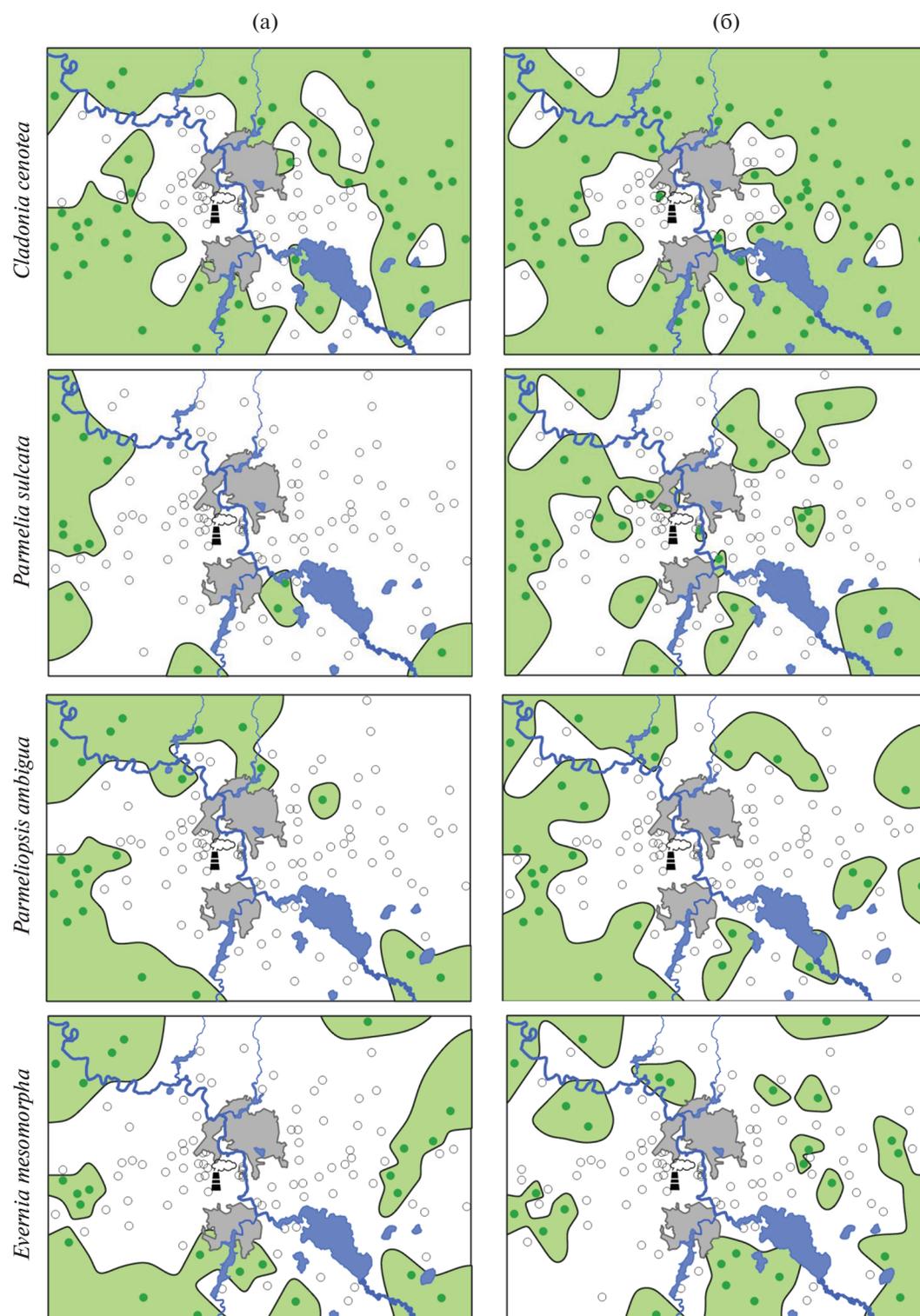


Рис. 6. Карты распространения чувствительных и очень чувствительного видов в 1995–1997 гг. (а) и 2014–2016 гг. (б).

сам по себе может быть показателем успешности распространения. При исследовании постпирогенных сукцессий лишайниковых сообществ установлено, что успешность колонизации в значительной степени определяется количеством

диаспор в окружающей среде [18]. Это справедливо и для реколонизации бывших загрязненных районов: наиболее успешно их колонизируют обильные в прилежащих биотопах виды с высоким потенциалом к расселению [3]. Результаты

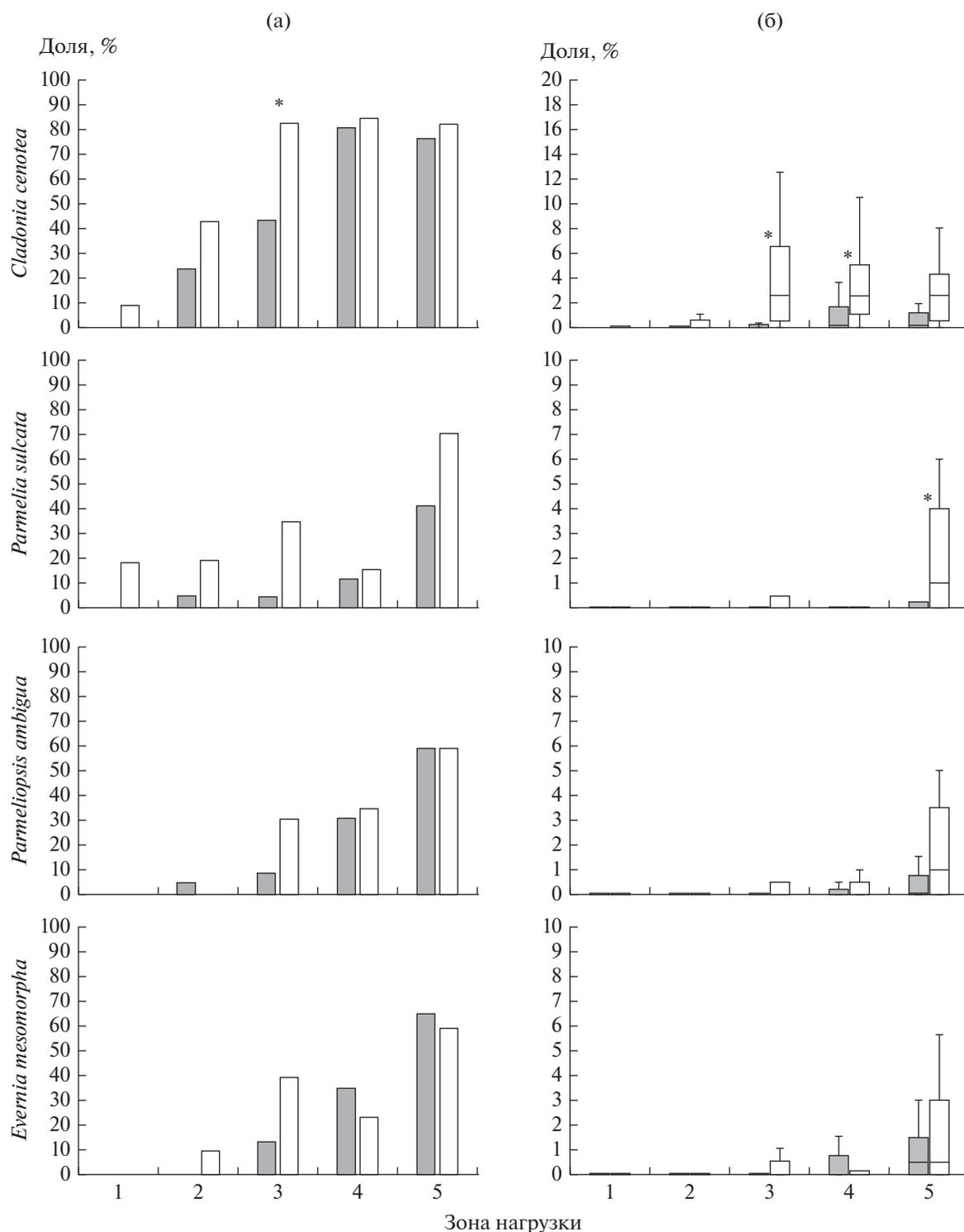


Рис. 7. Доля заселенных ПП (а) и обилие (б) чувствительных и очень чувствительного видов.

данной работы подтверждают эту закономерность: наиболее распространенные и обильные виды продвигаются к источнику выбросов фактически “сплошной волной”. Более редкие виды при продвижении образуют “анклавы”, приуро-

ченные, вероятно, к оптимальным для них условиям. Обилие таких видов на реколонизированных территориях крайне низкое.

Как уже отмечалось выше, токситолерантность видов нельзя считать фактором, определя-

ющим успех колонизации [2, 4]. Очень чувствительный вид *E. mesomorpha* в течение первого десятилетия после снижения выбросов продвинулся в зону сильного загрязнения (в этой же зоне отмечены его находки в пихтово-еловом лесу [4]). По соотношению обилия на фоновой и загрязненной территориях вид на настоящий момент не отличается от менее чувствительных видов (*P. sulcata* и *P. ambigua*). Другими словами, нет оснований утверждать, что высокая чувствительность к токсикантам затрудняет распространение этого вида на загрязненной территории.

Наши данные подтверждают достаточно высокую скорость реколонизации лишайниками бывших “пустынь” после снижения выбросов. В частности, для комбината г. Садбери (Канада) показано сокращение площади “лишайниковой пустыни” на 80% уже через 6 лет после снижения выбросов, а ее исчезновение — через 18 лет. Площадь зоны с низким (<10) числом видов лишайников сократилась уже в течение первого десятилетия [2].

Одним из наиболее интересных результатов работы представляется отличная от остальных видов траектория ответа *T. sepincola* на снижение выбросов. Несмотря на широкое распространение в период высоких выбросов, на фоновой и слабозагрязненной территориях вид был малообилен. Это определяется его жизненной стратегией: в березовых лесах *T. sepincola* — эксплерент, заселяющий молодые стволы березы. В ходе дальнейших микросукцессий вид вытесняется виолентами, главным образом *C. coniocraea* и *H. physodes* [19]. В период высоких выбросов пик встречаемости вида в зоне сильного загрязнения объяснялся снижением межвидовой конкуренции в сочетании с оптимальным для него микроклиматом (повышенная инсоляция в разреженных древостоях). Приуроченность вида к осветленным местобитаниям хорошо иллюстрируется преимущественным распространением вида в восточной части района с преобладающими сосново-березовыми и березовыми лесами, что контрастирует с западной частью района, где преобладают темнохвойные леса [11].

После снижения выбросов *T. sepincola* “прижимается” к заводу: встречаемость и обилие максимальны в зоне очень сильного загрязнения, но на малонарушенной и фоновой территориях вид практически исчезает. Причины роста плотности заселения территории вблизи завода очевидны: снижение токсической нагрузки в сочетании с благоприятным микроклиматом и отсутствием межвидовой конкуренции.

Интересны находки *T. sepincola* на стволах пихты в пихтово-еловых лесах вблизи завода, т.е. в совершенно не свойственных для вида местобитаниях [3], которые свидетельствуют об оптимальности условий бывших загрязненных территорий

для развития данного вида. Сходный феномен был показан для вида-эксплерента *Hypocenomyce canadensis* (Leight. ex Nyl.) P. James & Gotth. Schneid. в пихтово-еловых лесах района исследования: его обилие после снижения выбросов резко увеличилось в загрязненных местообитаниях, превывисив фоновые значения благодаря отсутствию межвидовой конкуренции [4].

Относительно причин снижения обилия *T. sepincola* на слабозагрязненной и фоновой территориях можно предположить действие двух факторов: первый — конкурентное исключение, вызванное значительным увеличением обилия основных конкурентов — *H. physodes* и *C. coniocraea*; второй — смена микроклимата местообитаний, которые стали более затененными. Участки слабозагрязненной территории, на которых вид сохранился после снижения выбросов, находятся в восточной части района, т.е. в более осветленных местобитаниях.

Наблюдается некоторое сходство в реакции на снижение выбросов между *T. sepincola* и высоко-толерантными видами *Lecanora conizaeoides* и *Scoliosporium chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda, обильно развивающимися в загрязненных местобитаниях и исчезающими и/или снижающимися обилие после снятия нагрузки. Однако лежащие в основе этих реакций механизмы различны, поскольку *T. sepincola* не отличается от конкурентов по токситолерантности — максимально переносимые уровни загрязнения у этих видов одинаковы. Более того, несмотря на высокое обилие вида в загрязненных местобитаниях, в период высоких выбросов на талломах были отмечены морфологические признаки поражения токсикантами [19]. Заселение видом максимально загрязненных зон не поддерживает мнение о большем успехе соредиозных видов по сравнению с видами с половой репродукцией [5].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исходные гипотезы работы подтвердились. В течение первого десятилетия после резкого снижения выбросов медеплавильного завода техногенные границы распространения большинства рассмотренных видов эпифитных лишайников сдвинулись ближе к заводу, при этом возросли плотность заселения видами загрязненной территории и их обилие. Наиболее выражена положительная динамика обилия у видов, доминирующих в зрелых лишайниковых сообществах фоновой территории (*C. coniocraea*, *H. physodes*). У вида-эксплерента *T. sepincola* реакция на снижение выбросов противоположна, поскольку успешность его развития в значительной степени зависит от межвидовой конкуренции при формировании лишайниковых сообществ. Следовательно, необходимо учитывать экологиче-

ские стратегии лишайников при прогнозировании скорости их восстановления после нарушающих воздействий.

Для получения устойчивых выводов о закономерностях восстановления редких и минорных видов лишайников необходимы дальнейшие наблюдения. Особенно важным представляется совместный анализ восстановления лишайниковых сообществ и других компонентов лесных экосистем, в первую очередь древесного и травяно-кустарничкового ярусов. Вполне вероятно, что именно изменения светового и гидротермического режимов под пологом древостоя существенно влияют на ход реколонизации бывших загрязненных территорий редкими видами эпифитных лишайников.

Выражаю глубокую признательность Д.В. Нестерковой за построение карт распространения видов и вычисление площадей, а также Е.Л. Воробейчику за предоставление данных по содержанию металлов в подстилке и ценные замечания в ходе работы над рукописью. Картирование состояния лишайниковых сообществ в 1995–1997 гг. было выполнено при финансовой поддержке ИНТАС (проект № 93-1645), в 2015–2016 гг. — при поддержке РФФИ (проект № 15-04-06828). Сбор данных 2014 г., интерпретация результатов и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Настоящая работа выполнена без участия людей или животных в качестве объектов исследования.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Schram L.J., Wagner C., McMullin R.T., Anand M. Lichen communities along a pollution gradient 40 years after decommissioning of a Cu–Ni smelter // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2015. V. 22. № 12. P. 9323–9331. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4088-4>
2. Beckett P.J. Lichens: sensitive indicators of improving air quality // *Restoration and recovery of an industrial region* / Ed. Gunn J.M. New York: Springer, 1995. P. 81–92.
3. Михайлова И.Н. Начальные этапы восстановления сообществ эпифитных лишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2017. № 4. С. 277–281. [Mikhailova I.N. Initial stages of recovery of epiphytic lichen communities after reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2017. V. 48. № 4. P. 277–281. doi: 10.1134/S1067413617030110] <https://doi.org/10.7868/S0367059717030118>
4. Михайлова И.Н. Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2020. № 1. С. 43–45. [Mikhailova I.N. Dynamics of epiphytic lichen communities in the initial period after reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2020. V. 51. № 1. P. 38–45. doi: 10.1134/S1067413620010075] <https://doi.org/10.31857/S0367059720010072>
5. Howe N.M., Lendemer J.C. The recovery of a simplified lichen community near the Palmerton zinc smelter after 34 years // *Bibliotheca Lichenologica*. 2011. V. 106. P. 120–136.
6. Bates J.W., Bell J.N.B., Massara A.C. Loss of *Lecanora conizaeoides* and other fluctuations of epiphytes on oak in S.E. England over 21 years with declining SO<sub>2</sub> concentrations // *Atmosph. Environ.* 2001. V. 35. P. 2557–2568. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(00\)00402-7](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(00)00402-7)
7. Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // *Экология*. 2022. № 1. С. 3–41. [Vorobeichik E.L. Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // *Russ. J. Ecol.* 2022. V. 53. № 1. P. 1–39. doi: 10.1134/S1067413622010118] <https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
8. Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Эпифитные лишайники в условиях химического загрязнения: зависимости доза–эффект // *Экология*. 1995. № 6. С. 455–460. [Mikhailova I.N., Vorobeichik E.L. Epiphytic lichensynusia under conditions of chemical pollution: dose–effect dependencies // *Russ. J. Ecol.* 1995. V. 26. № 6. P. 425–431.]
9. Михайлова И.Н. Эпифитные лишайники лесов Среднего Урала в условиях аэротехногенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 24 с.
10. Scheidegger C., Mikhailova I. Umweltforschung – Flechten als Bioindikatoren für die Luftverschmutzung im Ural: Eindrücke von einem gemeinsamen Forschungsprojekt // *Naturwerte in Ost und West. Forschen für eine nachhaltige Entwicklung vom Alpenbogen bis zum Ural* / Ed. Landolt R. Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, 2000. S. 55–59.
11. Канустин В.Г. Физико-географическое районирование Свердловской области // *География и современные проблемы естественно-научного познания: Мат-лы конф.* Екатеринбург, 2009. С. 11–24.
12. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2014. № 6. С. 448–458. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khamtemirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // *Russ. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 6. P. 498–507. doi: 10.1134/S1067413614060150] <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
13. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
14. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // *Поч-*

- воведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. [Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu. Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission // Eurasian Soil Science. 2017. V. 50. № 8. P. 977–990. doi: 10.1134/S1064229317080130]  
<https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
15. Herzig R., Urech M. Flechten als Bioindikatoren. Integriertes biologisches Messsystem der Luftverschmutzung für das Schweizer Mittelland // Bibliotheca Lichenologica. 1991. Bd 43. S. 1–283.
16. Воробейчик Е.Л. Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32–42.
17. Mikhailova I., Scheidegger C. Early development of *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. in response to emissions from a copper smelter // Lichenologist. 2001. V. 33. P. 527–538.  
<https://doi.org/10.1006/lich.2001.0347>
18. Eversman S., Horton D. Recolonization of burned substrates by lichens and mosses in Yellowstone National Park // Northwest Sci. 2004. V. 78. P. 85–92.
19. Mikhailova I. Populations of epiphytic lichens under stress conditions: survival strategies // Lichenologist. 2007. V. 39. № 1. P. 83–89.  
<https://doi.org/10.1017/S0024282907006305>

УДК 581.524.2:631.423.2:502.2:911.375

## ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЫ В УРБАНИЗИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ЧУЖЕРОДНОГО *ACER NEGUNDO*

© 2022 г. Д. И. Дубровин<sup>а</sup> \*, О. С. Рафикова<sup>а</sup>, Д. В. Веселкин<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

\*e-mail: dubrovin\_di@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 12.05.2022 г.

После доработки 16.05.2022 г.

Принята к публикации 16.05.2022 г.

Оценивали влажность почвы в урбанизированных местообитаниях с доминированием чужеродного (инвазивного) в Евразии вида дерева *Acer negundo*. Предполагали, что из-за густого полога листьев в местообитаниях с *A. negundo* почва может быть более влажной, чем в аналогичных условиях при доминировании других видов деревьев. Пробные площади в урбанизированных местообитаниях в г. Екатеринбурге (Средний Урал, Россия) были объединены в пары – с доминированием *A. negundo* или доминированием других видов деревьев. В паре местообитаний условия, кроме вида доминирующего дерева, были максимально схожи. В 2019–2021 гг. выполнили 170 регистраций объемной влажности верхних 5 см почвы – по 85 регистраций в местообитаниях с доминированием *A. negundo* и других древесных видов. Средняя объемная влажность почвы в местообитаниях с доминированием *A. negundo* ( $20.0 \pm 0.9\%$ ) была ненамного, но значительно выше, чем в зарослях других видов деревьев ( $18.1 \pm 0.8\%$ ). Близкими различия оказались в течение трех вегетационных периодов. Также различия влажности почвы между местообитаниями с доминированием *A. negundo* и других древесных видов были устойчивы при учете особенностей погодных условий и положения пробных площадей в рельефе. Таким образом, *A. negundo* является видом-трансформером в отношении режима влажности в местообитаниях-мишенях. Механизмы средообразующего воздействия *A. negundo* могут быть связаны с особенностями надземных органов, накоплением и разложением опада и подстилки, а также другими почвенными процессами.

**Ключевые слова:** чужеродные растения, биологические инвазии, экогидрология, средообразующие воздействия, инвазивные растения-трансформеры, структура крон, нарушенные местообитания

DOI: 10.31857/S0367059722050031

Чужеродные растения могут оказывать средообразующее воздействие на аборигенные экосистемы, проявляя свойства эдификаторов [1]. Такие растения, если они расширяют ареал и спектр местообитаний, относят к категории видов-трансформеров; их распространение вызывает наибольшие опасения [1]. Средообразующие воздействия, изменяющие условия или объем ресурсов в сообществах, учитываются в качестве ведущих объяснений в нескольких гипотезах успеха чужеродных видов: Global Competition Hypothesis, Sampling Hypothesis, Ideal Weed Hypothesis [2]. Средообразующие воздействия чужеродных растений могут реализовываться путем влияния на световой режим сообществ [3, 4], особенности круговорота питательных веществ [4], разные компоненты биоты [5–9].

При исследовании влажности как фактора среды в экологии растений преобладает представление о прямой причинно-следственной связи. При этом режим увлажнения (влажность почвы,

осадки) рассматривается как фактор, влияющий как на видовой состав сообществ, так и на состояние отдельных особей [10]. Обратная задача – о влиянии растений на влажность почвы – рассматривается реже. Например, она возникает при изучении послерубочной трансформации лесных местообитаний [11], при обсуждении феномена гидравлического лифта [12], при создании засухоустойчивых сортов.

Чужеродные растения могут нуждаться в большем, меньшем или таком же количестве воды, как местные (обзоры [13, 14]). Некоторые из них способны более эффективно использовать почвенную влагу, что позволяет им быть более конкурентоспособными по сравнению с местными растениями в условиях недостатка влаги [15, 16]. В местообитаниях, занятых чужеродными растениями, наблюдалось и снижение [13, 17], и увеличение [13, 18, 19] доступной почвенной влаги по сравнению с сообществами аборигенных растений. Иногда трансформации режима увлажнения

при доминировании чужеродных видов не было [13, 20, 21]. Косвенные доводы также свидетельствуют о возможности разнонаправленных изменений влажности почвы в зарослях чужеродных растений. Например, подтверждено, что чужеродные растения создают более густой полог листьев, чем аборигенные [3, 22–24]. Обусловленное этим затенение может способствовать росту влажности под пологом чужеродных видов [25], но, с другой стороны, большая масса листьев активно транспирирует, что может приводить к иссушению почвы [14, 26].

Подобная разнородность результатов обусловлена, по-видимому, функциональным разнообразием инвазивных растений и подчеркивает необходимость проверки гипотезы о режиме влажности почвы в отношении каждого конкретного вида. Цель настоящей работы – проверка гипотезы об особенностях влажности почвы в местообитаниях с доминированием инвазивного *Acer negundo*. Специальные исследования режима влажности в сообществах инвазивного дерева *A. negundo* неизвестны. Неоднократно установлено [27–29], что он создает большее затенение, чем местные деревья. Известно тяготение *A. negundo* к пониженным и пойменным местообитаниям в первичном [30] и вторичном [31] ареалах, хотя данный вид способен произрастать и в сухих плакорных местообитаниях в первичном [30] и вторичном [32] ареалах. На основании способности к высокому затеняющему воздействию мы предположили и проверили гипотезу, что в местообитаниях с *A. negundo* может быть более высокая влажность почвы, чем под другими деревьями в аналогичных условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Район.** Исследование выполнено в 2019–2021 гг. в черте и окрестностях г. Екатеринбурга: население – 1.5 млн человек, это административный центр Свердловской области, расположенный в южно-таежной подзоне бореально-лесной зоны. В растительном покрове преобладают сосновые (*Pinus sylvestris* L.) леса на дерново-подзолистых почвах и буроземах [33]. Климат умеренно континентальный; зима длительная и холодная с устойчивым снежным покровом; лето короткое. Среднегодовая температура +3.0°C, средняя температура января –12.6°C, июля +19.0°C. Среднегодовая сумма осадков 550–650 мм. Максимум осадков приходится на теплый сезон (май–август), в течение которого выпадает около 60–70% годовой суммы. Высота стояния солнца в истинный полдень в июне – июле составляет 52–56°C.

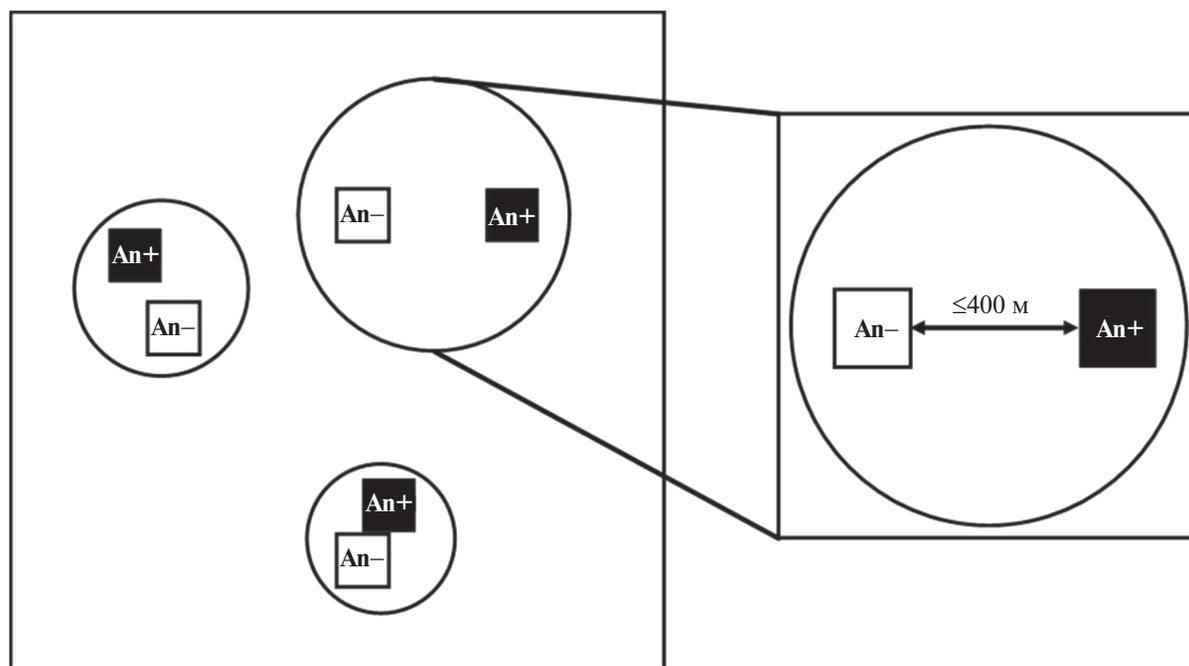
*Acer negundo* – дерево высотой до 20(25) м и диаметром ствола до 90(100) см. Первичный ареал охватывает Северную Америку от Скалистых гор до Атлантического побережья и от Канады до

Флориды [30]. Интродуцирован в Европу в XVII в., в России известен со второй половины XVIII в. *A. negundo* входит в списки опасных инвазивных видов Европы [34], Беларуси [35], России [36, 37] и Свердловской области [38]. В первичном ареале растет в пойменных, мезотрофных лиственных и хвойных лесах, в дубовых редколесьях, в прериях, на полях и болотах [30]. Во вторичном ареале заселяет прибрежные фитоценозы, мезофитные и сосновые леса, занимает нарушенные и полустественные местообитания, считается видом-трансформером [35, 36]. На Среднем Урале распространен повсеместно в рудеральных и других антропогенно преобразованных местообитаниях, активно возобновляется в городских лесопарках [39]. В зарослях *A. negundo* снижается  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразие трав [40, 41], а высокая сомкнутость его крон – один из механизмов влияния на напочвенный покров [42].

**Пробные площади.** Общий дизайн исследования – блочное рандомизированное наблюдение или пассивный эксперимент. Для измерения влажности почвы подобраны объединенные в пары пробные площади (ПП). Блоком (рис. 1) считался участок, т.е. территория, включающая пару ПП с доминированием *Acer negundo* (An+) и контрольную к ней с доминированием другого вида дерева (An–). Доминирующим считали вид, общее число стволов которого на ПП было больше числа стволов любого другого вида. В одном блоке ПП An+ и An– были одинакового размера – 10 × 10 или 20 × 20 м – и находились в схожих условиях: а) они были однородны по положению в рельефе и типу ландшафта; б) располагались на расстоянии не более 0.4 км друг от друга; в) были близки по степени антропогенной трансформированности. Еще одним важным критерием подбора ПП An+ и An– в одном блоке были близкие значения сомкнутости крон деревьев. Таким образом, условия на ПП An+ и An– в одном блоке были сходными и различались только по доминанту древостоя. На ПП An– доминировали *Malus baccata* (L.) Borkh., *Prunus padus* L., *Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L., *Salix alba* L., *Sorbus aucuparia* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall.

Положение ПП в рельефе характеризовали высотой над уровнем моря (м), которую измеряли в программе SASPlanet (1.0, SAS Group, 2014). Высоты изменялись от 226 до 309 м над ур. м.

**Схемы измерения объемной влажности верхних 5 см почвы (SWC).** Измерения SWC верхних 5 см минеральной части почвы выполняли портативным влагомером HH2 Moisturemeter (Великобритания; Delta-T Devices). Перед измерением удаляли опад и подстилку, сенсор вводили в верхний слой минеральной части почвы вертикально вниз и регистрировали SWC (в %). Измерения SWC выполняли в ходе 1–3 туров каждый вегетацион-



**Рис. 1.** Схема размещения пробных площадей (квадраты) внутри блоков или участков (круги); An+ – площади в зарослях *A. negundo*, An– – площади в зарослях других видов деревьев.

ный сезон (табл. 1). В одном блоке измерения SWC всегда выполняли в один день, чтобы в промежутки времени между измерениями на ПП An+ и An– не выпадало осадков. Измерения SWC проводили по двум схемам:

С х е м а I – измерение SWC в 25 точках, случайно размещенных в пределах ПП 10 × 10 м или ПП 20 × 20 м с удалением опада и подстилки непосредственно перед измерением SWC. Схема I реализована в 2019–2021 гг.

**Таблица 1.** Даты и количество измерений объемной влажности почвы

| Дата  | Количество площадей |     | Всего измерений |
|---|---------------------|-----|-----------------|
|   | An–                 | An+ |                 |
| Схема I: удаление опада и подстилки непосредственно перед измерением SWC  |                     |     |                 |
| 22 июля–5 августа 2019 г.   | 11                  | 11  | 550             |
| 20–22 августа 2019 г.   | 11                  | 11  | 550             |
| 22–26 июня 2020 г.  | 9                   | 9   | 450             |
| 24 июля–3 августа 2020 г.   | 19                  | 19  | 950             |
| 25 июля–4 августа 2021 г.   | 11                  | 11  | 550             |
| Схема II: удаление опада и подстилки, рыхление верхних 3–5 см почвы перед первым в вегетационном сезоне туром измерения SWC |                     |     |                 |
| 10 июля 2019 г.   | 5                   | 5   | 240             |
| 18 июля 2019 г.   | 5                   | 5   | 240             |
| 22 августа 2019 г.  | 5                   | 5   | 240             |
| 15 июля 2021 г.   | 3                   | 3   | 108             |
| 25 июля 2021 г.   | 3                   | 3   | 108             |
| 3 августа 2021 г.   | 3                   | 3   | 108             |
| Всего   | 85                  | 85  | 4094            |

**Таблица 2.** Среднесуточные температуры воздуха и суммы осадков в вегетационные сезоны 2019–2021 гг.

| Месяц  | Среднесуточная температура воздуха, °С |         |         | Сумма осадков, мм |         |         |
|--------|--|---------|---------|-------------------|---------|---------|
|        | 2019 г.                                | 2020 г. | 2021 г. | 2019 г.           | 2020 г. | 2021 г. |
| Май    | 7.6                                    | 9.0     | 11.8    | 39.0              | 13.3    | 15.5    |
| Июнь   | 11.1                                   | 9.9     | 13.1    | 49.0              | 72.9    | 51.9    |
| Июль   | 14.8                                   | 16.8    | 14.5    | 126.1             | 20.7    | 84.5    |
| Август | 12.2                                   | 12.9    | 14.8    | 94.3              | 156.5   | 79.4    |

Схема II – измерение SWC в 18–24 точках на ПП 10 × 10 м, приуроченных к фиксированным площадкам размером 0.5 × 0.5 м, на которых предварительно (один раз в начале вегетационного сезона) были удалены опад и подстилка и произведено рыхление верхних 3–5 см почвы. Схема II реализована в 2019 и 2021 гг.

**Сомкнутость крон.** На каждой ПП в 2019 и 2020 гг. цифровым фотоаппаратом Lumix DMC-FP2 (ПЗС-датчик – 1/2.5"/10.3 млн пикселей/первичный цветовой фильтр; разрешение фото – 3648 × 2736 пикселей) в середине июля в 10 случайных точках делали по одному цветному снимку полого листьев вертикально вверх (с высоты 0.8–1.2 м) – всего 680 снимков. Снимки конвертировали в бинарные в программе Adobe Photoshop 11.0 (Adobe System Inc., 2008) таким образом, что черные пиксели соответствовали естественным преградам солнечному свету, а белые пиксели – открытому небу. Анализ сомкнутости крон произведен в программе Matlab R2018b (9.5.0.944444, The MathWorks Inc., 2018) с помощью оригинальной программы [42], которая оценивала отношение черных пикселей к общему числу пикселей на изображении и среднюю для ПП величину этого параметра, которую анализировали как сомкнутость крон.

**Погодные условия вегетационных сезонов.** Среднесуточные температуры воздуха и суммы осадков с 1 мая по 31 августа 2019–2021 гг. извлекли с ресурса <http://www.pogodaiklimat.ru> [43]. Вегетационный сезон 2019 г. был прохладным и влажным (табл. 2), сезон 2020 г. – средним по температурным условиям с достаточно влажным июнем и сухим июлем, а сезон 2021 г. – самым теплым со средним количеством осадков.

Характеристикой текущих погодных условий в период, непосредственно предшествующий измерению влажности почвы, была сумма осадков (мм), выпавших в течение 10 сут до измерения влажности почвы. Период в 10 сут выбрали на основании предварительного анализа, когда суммы осадков рассчитывали за период от 1 до 30 сут до измерения влажности почвы. Сумма осадков за 10 сут показала наиболее сильную регрессионную связь с влажностью почвы.

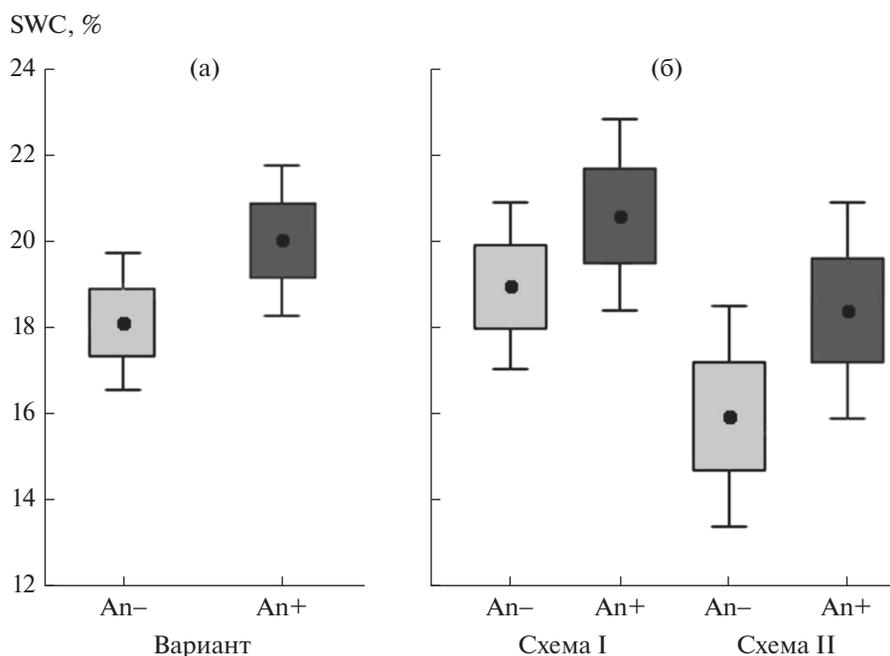
**Анализ данных.** Единицей при проведении статистического анализа было среднее значение

SWC (или другого параметра) на одной ПП в конкретный тур измерений, т.е.  $n = 2 \times 85 = 170$ . Для сравнения значений SWC на парах ПП An+ и An– при устраненной изменчивости, обусловленной всеми другими факторами, использовали *t*-критерий Стьюдента для попарно связанных переменных. Связь погодных условий и особенностей местообитаний с SWC оценивали с помощью общих (GLM) и смешанных (LMM) линейных моделей. В моделях LMM случайным фактором был блок или участок. Значения признаков, выраженных в долях (объемная влажность почвы, сомкнутость крон), анализировали после предварительного арксинус-преобразования. Значения сумм осадков за 10 сут – после предварительного логарифмирования, однако в тексте, таблицах и на рисунках использованы нетрансформированные значения признаков. Через символ ± приведена стандартная ошибка. Расчеты выполнены в пакетах JMP 10.0.0 (SAS Institute Inc., USA, 2012) и STATISTICA 10.0 (StatSoft, USA).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя арифметическая во всем массиве полученных за три вегетационных сезона 170 значений объемной влажности почвы составила  $19.1 \pm 0.6\%$ , медиана – 17.9%, коэффициент вариации – 40.2%.

**Влажность почвы в местообитаниях An– и An+.** Влажность почвы зависит от большого числа факторов среды: от условий местообитаний и условий вегетационного сезона, например от режима осадков. На первом этапе, чтобы установить особенности SWC в зависимости от основного интересовавшего нас фактора – доминанта древесного яруса – выполнили анализ SWC с помощью *t*-критерия Стьюдента для связанных переменных. Такой подход позволил оценить различия значений SWC в вариантах местообитаний An– и An+ при отброшенной изменчивости, связанной с другими факторами, влияние которых мы предполагали или не предполагали. Средняя объемная влажность почвы в местообитаниях с доминированием *A. negundo* была значимо выше, чем в зарослях других видов деревьев (рис. 2а):



**Рис. 2.** Объемная влажность почвы (SWC; среднее,  $\pm$ SE,  $\pm$ 95%-ный доверительный интервал) объединенной выборки (а) и для разных схем измерения (б) в зарослях разных видов деревьев (An–; светло-серые фигуры) и зарослях *Acer negundo* (An+; темно-серые фигуры).

$18.1 \pm 0.8\%$  в варианте An– и  $20.0 \pm 0.9\%$  в варианте An+ ( $t = -1.87$ ,  $dF = 85$ ,  $P = 0.0001$ ).

**Основные факторы, влияющие на влажность почвы.** Чтобы оценить вклад доминанта древостоя в общее варьирование SWC, рассчитали *GLM*-модель, включающую дискретные и континуальные предикторы: 1) вариант наблюдения – в древостое доминирует *A. negundo* или другой вид; 2) год измерения – подразумевая, что этот предиктор суммирует погодные и фенологические особенности вегетационного сезона; 3) схема измерения SWC – с удалением опада/подстилки непосредственно перед каждым измерением или с удалением опада/подстилки один раз в сезон перед первым туром измерений; 4) высота местности над уровнем моря; 5) сумма осадков за 10 сут, предшествовавших измерению SWC. Оценили все двухфакторные взаимодействия, кроме взаимодействия “год  $\times$  схема измерения” (табл. 3).

Общее качество *GLM*-модели было высоким – использованная комбинация предикторов объяснила около 73% общей изменчивости SWC. Все главные эффекты были статистически значимыми. Следовательно, объемная влажность почвы различалась в разные годы, а также в зависимости от варианта наблюдения, схемы измерения, высоты местности и суммы недавно выпавших осадков. Только одно взаимодействие факторов из 9 рассчитанных было статистически значимым. При дополнительном учете в *LMM*-модели в качестве случайного фактора участка, на котором разме-

щалась пара площадей An– и An+, качество объяснения изменчивости SWC улучшилось. При этом все эффекты, значимые в *GLM*, значимы и в *LMM*.

Средние значения SWC в разные годы составили: 2019 г. –  $24.4 \pm 0.8\%$ ; 2020 г. –  $14.0 \pm 0.6\%$ ; 2021 г. –  $16.3 \pm 0.9\%$ . При удалении опада/подстилки с участка один раз в сезон перед первым измерением (схема II) значения SWC были в среднем низкими ( $17.2 \pm 0.9\%$ ), а при удалении опада/подстилки непосредственно перед каждым измерением (схема I) – более высокими ( $19.8 \pm 0.7\%$ ).

Хотя взаимодействие факторов “год  $\times$  схема измерения” оценить не удалось, более высокие значения SWC при удалении подстилки непосредственно перед измерением влажности хорошо заметны и в 2019, и в 2021 гг.: в 2019 г. при схеме I – SWC =  $27.9 \pm 0.9\%$ , при схеме II –  $19.3 \pm 1.1\%$ ; в 2021 г. при схеме I – SWC =  $18.4 \pm 1.2\%$ , при схеме II –  $13.7 \pm 1.0\%$ . Закономерность более высоких значений SWC при удалении опада/подстилки непосредственно перед измерением влажности просматривается также при сравнении вариантов An– и An+ (рис. 2б).

С увеличением высоты местности значения SWC закономерно уменьшались независимо от древесного доминанта (рис. 3а). Различия наклонов линий регрессии зависимостей “высота местности–SWC” в вариантах An– и An+ были незначимыми (см. табл. 3). На каждые 10 м повышения местности SWC в среднем снижалась на  $1.1 \pm 0.3\%$  в зарослях

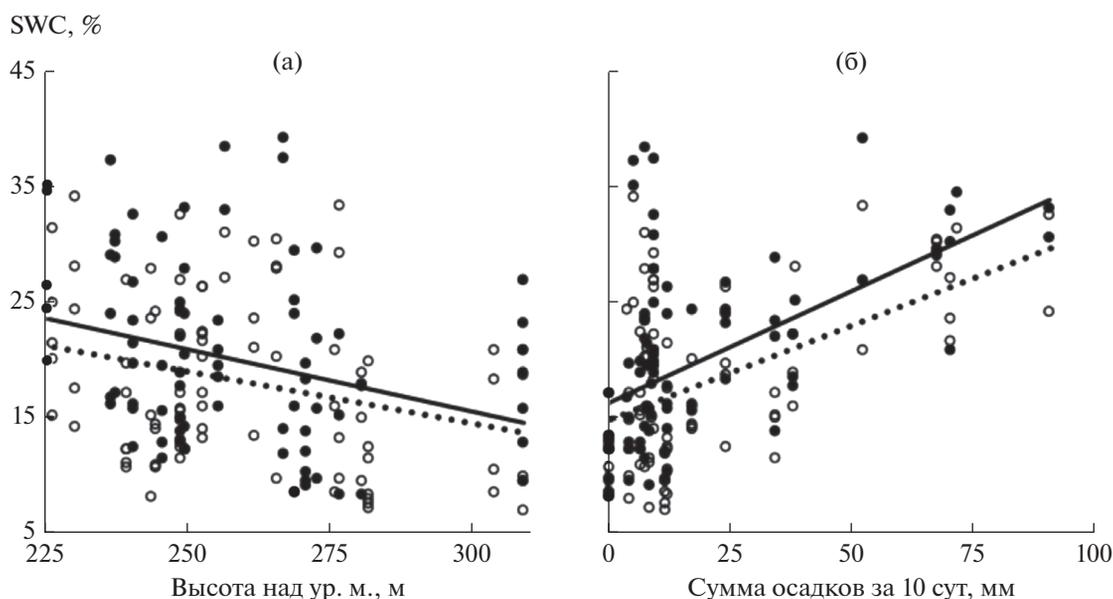
**Таблица 3.** Значимость влияния пяти предикторов, включая фактор “вариант”, и их взаимодействий в *GLM*- и *LMM*-моделях (со случайным фактором “участок”), объясняющих изменчивость объемной влажности почвы в урбанизированных местообитаниях на протяжении вегетационных сезонов 2019–2021 гг.

| №           | Сочетание предикторов               | dF | GLM   |         | LMM   |         |
|-------------|-------------------------------------|----|-------|---------|-------|---------|
|             |                                     |    | F     | P       | F     | P       |
| 1           | Вариант                             | 1  | 6.08  | 0.0148  | 8.55  | 0.0040  |
| 2           | Год                                 | 2  | 83.99 | <0.0001 | 84.52 | <0.0001 |
| 3           | Схема измерения                     | 1  | 47.91 | <0.0001 | 20.29 | <0.0001 |
| 4           | Высота местности                    | 1  | 43.60 | <0.0001 | 11.81 | 0.0026  |
| 5           | Осадки за 10 сут                    | 1  | 48.33 | <0.0001 | 62.60 | <0.0001 |
| 6           | Вариант × год                       | 2  | 0.79  | 0.4579  | 1.03  | 0.3581  |
| 7           | Вариант × схема измерения           | 1  | 0.04  | 0.8457  | 0.02  | 0.8912  |
| 8           | Вариант × высота местности          | 1  | 0.35  | 0.5550  | 0.55  | 0.4602  |
| 9           | Вариант × осадки за 10 сут          | 1  | 0.14  | 0.7066  | 0.18  | 0.6694  |
| 10          | Год × высота местности              | 2  | 1.20  | 0.3028  | 0.43  | 0.6514  |
| 11          | Год × осадки за 10 сут              | 2  | 2.82  | 0.0626  | 2.17  | 0.1176  |
| 12          | Схема измерения × высота местности  | 1  | 0.52  | 0.4706  | 0.54  | 0.4667  |
| 13          | Схема измерения × осадки за 10 сут  | 1  | 7.54  | 0.0068  | 10.67 | 0.0014  |
| 14          | Осадки за 10 сут × высота местности | 1  | 0.93  | 0.3376  | 1.98  | 0.1618  |
| $R^2$       |                                     |    | 0.732 |         | 0.809 |         |
| $R^2_{Adj}$ |                                     |    | 0.700 |         | 0.786 |         |

*A. negundo* и на  $0.9 \pm 0.3\%$  – в зарослях других видов деревьев.

С увеличением суммы осадков, выпавших за 10 сут до измерения, значения SWC закономерно

увеличивались независимо от древесного доминанта (рис. 3б). Различия наклонов линий регрессии зависимостей “осадки за 10 сут–SWC” в вариантах An– и An+ были незначимыми (см. табл. 3).



**Рис. 3.** Связь объемной влажности почвы (SWC) с высотой местности (а) и суммой осадков, выпавших за 10 сут до измерения (б), в местообитаниях с доминированием *Acer negundo* (●, сплошная линия) и других видов деревьев (○, пунктирная линия).

**Таблица 4.** Значимость влияния пяти предикторов, включая фактор “сомкнутость крон”, и их взаимодействий в *GLM*- и *LMM*-моделях (со случайным фактором “участок”), объясняющих изменчивость объемной влажности почвы в урбанизированных местообитаниях на протяжении вегетационных сезонов 2019 и 2020 гг.

| №  | Сочетание предикторов               | <i>dF</i> | <i>GLM</i> |          | <i>LMM</i> |          |
|----|-------------------------------------|-----------|------------|----------|------------|----------|
|    |                                     |           | <i>F</i>   | <i>P</i> | <i>F</i>   | <i>P</i> |
| 1  | Год                                 | 1         | 86.78      | <0.0001  | 91.50      | <0.0001  |
| 2  | Схема измерения                     | 1         | 5.28       | 0.0233   | 4.80       | 0.0305   |
| 3  | Сомкнутость крон                    | 1         | 0.95       | 0.3323   | 0.57       | 0.4506   |
| 4  | Высота местности                    | 1         | 19.84      | <0.0001  | 9.73       | 0.0048   |
| 5  | Осадки за 10 сут                    | 1         | 26.92      | <0.0001  | 35.17      | <0.0001  |
| 6  | Год × сомкнутость крон              | 1         | 0.03       | 0.8744   | 0.01       | 0.9074   |
| 7  | Год × высота местности              | 1         | 0.32       | 0.5698   | 0.30       | 0.5882   |
| 8  | Год × осадки за 10 сут              | 1         | 1.36       | 0.2455   | 2.63       | 0.1075   |
| 9  | Схема измерения × сомкнутость крон  | 1         | 0.06       | 0.8157   | 0.11       | 0.7398   |
| 10 | Схема измерения × высота местности  | 1         | 0.22       | 0.6432   | 0.46       | 0.5016   |
| 11 | Схема измерения × осадки за 10 сут  | 1         | 9.95       | 0.0020   | 10.88      | 0.0013   |
| 12 | Сомкнутость крон × высота местности | 1         | 2.86       | 0.0936   | 1.60       | 0.2105   |
| 13 | Сомкнутость крон × осадки за 10 сут | 1         | 0.59       | 0.4422   | 0.49       | 0.4844   |
| 14 | Высота местности × осадки за 10 сут | 1         | 0.50       | 0.4813   | 1.20       | 0.2760   |
|    | $R^2$                               |           | 0.735      |          | 0.799      |          |
|    | $R^2_{Adj}$                         |           | 0.703      |          | 0.774      |          |

На каждые 10 мм выпавших осадков SWC в среднем увеличивалась на  $2.0 \pm 0.3\%$  в зарослях *A. negundo* и на  $1.6 \pm 0.3\%$  – в зарослях других видов деревьев.

#### Покрывание крон как фактор влажности почвы.

Высокая сомкнутость крон и обусловленное этим высокое затенение на поверхности почвы или на уровне травяного яруса – один из механизмов средообразующего влияния *A. negundo* [29, 42]. Поэтому на примере измерений SWC в сезоны 2019 и 2020 гг. мы попытались выяснить, с какой группой факторов более вероятно связана изменчивость SWC – характеристиками сомкнутости крон или наличием/отсутствием опада или подстилки. Для этого построили *GLM*-модель, включив предикторы: 1) год; 2) схема измерения SWC; 3) сомкнутость крон древесных растений; 4) высота местности; 4) сумма осадков за 10 сут, предшествовавших измерению SWC (табл. 4).

Использованная комбинация предикторов объяснила около 74% общей изменчивости значений SWC в вегетационные сезоны 2019 и 2020 гг. Эффекты, связанные с характеристиками условий на пробных площадях, т.е. с предикторами “год”, “высота местности” и “осадки за 10 сут”, воспроизвелись как статистически значимые. Из двух наиболее интересовавших нас факторов – схема измерений и сомкнутость крон – слабый эффект наблюдался только в отношении первого предиктора. Другими словами, влажность почвы в урба-

лизированных местообитаниях зависела от режима удаления опада или подстилки, но не зависела от густоты покрова кронами деревьев.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Объемная влажность почвы в урбанизированных местообитаниях, занятых древесными растениями, сильно различалась в разные годы, а также в зависимости от высоты местности и режима осадков. Менее выраженным было влияние на SWC схемы измерения, т.е. размера эффекта, связанного с давностью удаления подстилки. Различия, связанные с таксономическим положением доминанта древостоя, были небольшими: они ответственны за объяснение лишь небольшой части общей изменчивости оценок SWC. Однако различия, связанные с доминантом древостоя, заметны при разных способах анализа.

Наша рабочая гипотеза подтвердилась: в местообитаниях с доминированием *A. negundo* наблюдается более высокая объемная влажность почвы, чем в местообитаниях с аналогичным сочетанием условий, но доминированием других видов деревьев. Это заключение надежно, поскольку данные получены на большом числе пробных площадей в серии повторных регистраций влажности на протяжении трех лет. На некоторых площадях повторные измерения SWC выполнены 5 раз. Это заключение также реалистично, поскольку другие за-

кономерности изменчивости SWC, связанные с высотой местности, количеством осадков и межгодовой изменчивостью, ожидаемы и объяснимы. В частности, хорошо понятны: 1) зависимость оценок SWC от количества осадков за предшествующий период — чем больше осадков, тем выше влажность почвы; 2) зависимость SWC от высоты местности — чем выше точка измерения SWC в рельефе, тем ниже влажность почвы; 3) более высокая SWC во влажный и прохладный сезон 2019 г. по сравнению с более теплыми и менее влагообеспеченными сезонами 2020 и 2021 гг. Поэтому можно считать, что и иные закономерности, установленные на нашем массиве оценок SWC, правдоподобны.

Результаты других исследований влажности почвы в зарослях чужеродных видов очень разнообразны: опубликованы свидетельства и снижения [13, 14, 17], и неизменности [13, 14, 20, 21], и увеличения [13, 14, 18, 19] почвенной влаги под чужеродными растениями по сравнению с сообществами аборигенных видов. Одна из причин такой гетерогенности связана с жизненной формой видов [14]. Под чужеродными травами в среднем суше, чем под местными, но под чужеродными деревьями несколько влажнее, чем под местными [14]. Поэтому наши результаты, скорее, согласуются, чем противоречат массиву опубликованных сведений.

Объяснение вероятных причин особенностей влажности почвы в зарослях *A. negundo* возможно с двух позиций.

Первая состоит в том, что *A. negundo* чаще занимает более влажные местообитания, чем прочие виды деревьев. Чтобы минимизировать вероятность таких различий, мы использовали блочный дизайн с подбором пар местообитаний, занятых *A. negundo* и контрольных к ним. Погодные условия и режим осадков в течение вегетационного сезона для местообитаний An– и An+ в масштабе нашего исследования одинаковы. Различаться местообитания An– и An+ могли в первую очередь положением в рельефе. Однако по этому условию ПП в парах в одном блоке были однородны: средняя высота ПП An– составила  $261 \pm 23$  м над ур. м., ПП An+ — также  $261 \pm 23$  м над ур. м. (тест для связанных совокупностей:  $t = -0.04$ ;  $dF = 17$ ;  $P = 0.9648$ ). Следовательно, наши данные не позволяют считать, что повышенная влажность почвы в зарослях *A. negundo* объясняется его изначальной избирательностью к условиям увлажнения местообитаний. В целом кажется маловероятным, что могут существовать причины, которые объясняли бы повышенную изначальную влажность почвы в местообитаниях с *A. negundo* и которые при этом действовали бы в урбанизированных экосистемах, где естественные процессы и закономерности подвержены

сильным и непредсказуемым антропогенным трансформациям.

Вторая позиция — это предположение, что разность в значениях SWC между местообитаниями An– и An+ связана с экофизиологическими или экологическими особенностями самого *Acer negundo*. Другими словами, возможно, что повышенную влажность почвы в местообитаниях с доминированием *A. negundo* создает он сам. Деревья могут уменьшать влажность почвы путем перехвата осадков кронами [44, 45] и транспирации [14, 26], а повышать путем затенения почвы [25] и создания слоя опада и подстилки, которые замедляют испарение с поверхности почвы [46]. Известно, что древесные растения — и местные, и инвазивные, потребляют больше влаги, чем травянистые [13, 14, 47–49]. Поскольку у мезофильных растений с C3-фотосинтезом транспирация тесно связана с интенсивностью фотосинтеза, то у *A. negundo*, как у быстрорастущего вида, можно предполагать интенсивные фотосинтез и транспирацию [14, 50, 51]. Однако эти свойства приводили бы к иссушению почвы, а не росту ее влажности.

Повышенную влажность почвы в зарослях *A. negundo* можно объяснять его способностью создавать высокое затенение или толстую подстилку. Несмотря на наши старания выбирать сходные ПП, сомкнутость крон в варианте An+ была несколько выше ( $90.0 \pm 0.5\%$ ), чем в варианте An– ( $88.5 \pm 0.7\%$ ), и эти различия были значимы (тест для связанных совокупностей:  $t = 2.22$ ;  $dF = 65$ ;  $P = 0.0303$ ). Под кронами *A. negundo* также было ожидаемо темнее ( $13 \pm 2$  лк  $\times 10^2$ ), чем под кронами других деревьев ( $25 \pm 4$  лк  $\times 10^2$ ) [29]. Повышенное затенение в зарослях *A. negundo* наблюдали и другие исследователи [27, 28, 52]. Следовательно, повышенная влажность почвы в зарослях *A. negundo* может объясняться его способностью формировать густой лиственный полог. Но когда мы сопоставили значения SWC с условиями местообитаний (см. табл. 4), это предположение не нашло подтверждения. По нашим оценкам, влажность почвы не зависела от густоты покрова кронами деревьев, но зависела от режима удаления опада или подстилки. На участках, на которых подстилку удаляли до начала периода измерений, было суше, чем на участках, где подстилку удаляли непосредственно перед измерением SWC. Этот феномен понятен. Известно, что подстилка обладает значительной влагоемкостью [53] и препятствует испарению воды из минеральной части почвы [46]. Наблюдаемую разность SWC между местообитаниями An– и An+ можно было бы объяснить, например, если допустить, что в An+ подстилка более развита, чем в An–. Однако характеристики опада и подстилки, скорости их накопления и разложения в зарослях *A. negundo* не

известны. В то же время известна высокая скорость разложения опада *A. negundo* [54], что не поддерживает предположение о слое подстилки как причине повышенной влажности в местообитаниях с его доминированием.

Таким образом, сопоставление наших результатов с опубликованными данными не позволило легко объяснить причины повышенной влажности почвы в зарослях *A. negundo*. Есть доводы как за, так и против, что повышенная влажность может быть связана с особенностями строения листового аппарата и крон или с накоплением и разложением опада и подстилки *A. negundo*, однако информации для надежного решения этого вопроса недостаточно.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты работы можно резюмировать в виде трех утверждений.

Объемная влажность почвы выше в местообитаниях, где доминирует чужеродное дерево *Acer negundo*, по сравнению с местообитаниями с другими древесными доминантами. Различие влажности почвы между местообитаниями с доминированием *A. negundo* и других видов небольшое, но это различие установлено надежно и устойчиво проявляется в разные вегетационные сезоны на фоне влияния погодных условий. Таким образом, основная часть рабочей гипотезы, относящаяся к направлению ожидаемых различий влажности почвы между местообитаниями с доминированием *A. negundo* и без него, подтвердилась.

Более вероятно, что причиной повышенной влажности почвы в зарослях *A. negundo* являются не изначальные различия между местообитаниями, а средообразующее воздействие самого *A. negundo*. Это заключение менее надежно, чем первое, но оно подтверждает, что *A. negundo* — не только чужеродное дерево и инвазивный вид с расширяющимся ареалом и спектром местообитаний, но и вид-трансформер, который может изменять в сообществах-мишенях не только режим освещения [29, 42], но и режим влажности.

Предположение о значимой связи между сомкнутостью крон и влажностью почвы в урбанизированных местообитаниях не подтвердилась. Поэтому для понимания механизмов средообразующего воздействия *A. negundo* необходимы специальные исследования. При этом следует учитывать эффекты, связанные как с надземными органами и процессами, так и накоплением и разложением опада и подстилки, а также другими почвенными процессами.

Работа выполнена в рамках темы госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000092-9.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. V. 6. P. 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
2. Catford J.A., Jansson R., Nilsson C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework // *Diversity and Distributions*. 2009. V. 15. P. 22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
3. Reinhart K.O., Gurnee J., Tirado R., Callaway R.M. Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success // *Ecological Applications*. 2006. V. 16. P. 1821–1831. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\(1821:ITQEIS\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016(1821:ITQEIS)2.0.CO;2)
4. Schuster M.J., Reich P.B. Amur maple (*Acer ginnala*): an emerging invasive plant in North America // *Biological Invasions*. 2018. V. 20. P. 2997–3007. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1754-8>
5. Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004. V. 2. № 8. P. 436–443.
6. Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R. et al. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms // *PLoS Biology*. 2006. V. 4. P. e140. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040140>
7. Suding K.N., Harpole W.S., Fukami T. et al. Consequences of plant-soil feedbacks in invasion // *Journal of Ecology*. 2013. V. 101. P. 298–308. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12057>
8. Mueller K.E., Eisenhauer N., Reich P.B. et al. Light, earthworms, and soil resources as predictors of diversity of 10 soil invertebrate groups across monocultures of 14 tree species // *Soil Biology and Biochemistry*. 2016. V. 92. P. 184–198. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.010>
9. Veselkin D.V., Kuyantseva N.B., Chashchina O.E. et al. Levels of Leaf Damage by Phyllophages in Invasive *Acer negundo* and Native *Betula pendula* and *Salix caprea* // *Russ. J. of Ecol.* 2019. V. 50. № 6. P. 511–516. <https://doi.org/10.1134/S1067413619060134>
10. Зумме П., Вайлер Э.В., Кадепайт Й.В. и др. Ботаника: в 4 т. // Экология: Пер. с нем., под ред. Еленевского А.Г., Павлова В.Н. М.: Академия, 2007. 248 с.
11. Clarke N., Gundersen P., Jönsson-Belyazid U. et al. Influence of different tree-harvesting intensities on forest soil carbon stocks in boreal and northern temperate forest ecosystems // *For. Ecol. Manag.* 2015. № 351. P. 9–19. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.034>
12. Caldwell M., Dawson T.E., Richards J.H. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants // *Oecologia*. 1998. V. 113. № 2. P. 151–161. <https://doi.org/10.1007/s004420050363>

13. Calder I.R., Dye P. Hydrological impacts of invasive alien plants // Land Use and Water Resources Research. 2001. V. 1. P. 1–12.
14. Cavaleri M.A., Sack L. Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: a global meta-analysis // Ecology. 2010. V. 91. № 9. P. 2705–2715. <https://doi.org/10.1890/09-0582.1>
15. Mason N.W.H., Richardson S.J., Peltzer D.A. et al. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity // Journal of Ecology. 2012. V. 100. P. 678–689. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01965.x>
16. Guo X., Xu Z.W., Li M.Y. et al. Increased soil moisture aggravated the competitive effects of the invasive tree *Rhus typhina* on the native tree *Cotinus coggygia* // BMC Ecol. 2020. V. 20. P. 1–13. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00284-9>
17. Gao F.-Y., Shi F.-X., Chen H.-M. et al. Rapid Expansion of *Melica przewalskyi* Causes Soil Moisture Deficit and Vegetation Degradation in Subalpine Meadows // Clean – Soil, Air, Water. 2018. V. 46. P. 1700587. <https://doi.org/10.1002/clen.201700587>
18. Ruwanza S., Shackleton C.M. Effects of the invasive shrub, *Lantana camara*, on soil properties in the Eastern Cape, South Africa // Weed Biology and Management. 2016. V. 16. P. 67–79. <https://doi.org/10.1111/wbm.12094>
19. Baranova B., Fazekašova D., Manko P. Variations of selected soil properties in the grass fields invaded and uninvaded by invasive goldenrod (*Solidago canadensis* L.) // Ekologia (Bratislava). 2017. V. 36. № 2. P. 101–111.
20. Stefanowicz A.M., Stanek M., Nobis M., Zubek S. Few effects of invasive plants *Reynoutria japonica*, *Rudbeckia laciniata* and *Solidago gigantea* on soil physical and chemical properties // Sci. Total Environ. 2017. № 574. P. 938–946. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.120>
21. Ruwanza S., Tshililo K. Short term soil and vegetation recovery after *Acacia mearnsii* removal in Vhembe Biosphere Reserve, South Africa // Applied Ecology and Environmental Research. 2019. V. 17 № 2. P. 1705–1716. [https://doi.org/10.15666/aeer/1702\\_17051716](https://doi.org/10.15666/aeer/1702_17051716)
22. Nilsson C., Engelman O., Cory J. et al. Differences in litter cover and understory flora between stands of introduced lodgepole pine and native Scots pine in Sweden // For. Ecol. Manag. 2008. № 255. P. 1900–1905. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.12.012>
23. Cusack D.F., McCleery T.L. Patterns in understory woody diversity and soil nitrogen across native- and non-native-urban tropical forests // For. Ecol. Manag. 2014. № 318. P. 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.036>
24. Berg C., Drescherl A., Essl F. Using relevé-based metrics to explain invasion patterns of alien trees in temperate forests // Tuexenia. 2017. № 37. P. 127–142. <https://doi.org/10.14471/2017.37.012>
25. Sagar R., Pandey A., Singh J.S. Composition, species diversity, and biomass of the herbaceous community in dry tropical forest of northern India in relation to soil moisture and light intensity // The Environmentalist. 2012. V. 32. P. 485–493.
26. Leishman M.R., Haslehurst T., Ares A., Baruch Z. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons // New Phytologist. 2007. V. 176. P. 635–643. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02189.x>
27. Saccone P., Pagès J.P., Girel J. et al. *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics // New Phytol. 2010. V. 187. P. 831–842. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03289.x>
28. Bottollier-Curtet M., Charcosset J., Poly F. et al. Light interception principally drives the understory response to boxelder invasion in riparian forests // Biol. Invasions. 2012. V. 14. P. 1445–1458. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0170-0>
29. Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Rafikova O.S. et al. Shading and light interception in thickets of invasive *Acer negundo* and *Sorbaria sorbifolia* // Russ. J. of Biological Invasions. 2022. № 4. P. 30–42.
30. Fire Effects Information System (FEIS). USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences laboratory [Online]. URL: <https://www.feis-crs.org/feis/faces/index.xhtml?jsessionid=643C2E17A6A3897DE7A5164F7B70016B> (дата обращения – 25.04.2021).
31. Emelyanov A.V., Frolova S.V. Ash-leaf maple (*Acer negundo* L.) in coastal phytocenoses of the Vorona River // Rus. J. Biol. Invasions. 2011. № 2. P. 161–163.
32. Казанцева Т.И., Бобровская Н.И., Тищенко В.В. Особенности восстановления залежной растительности луговых степей Центрального Черноземья (Воронежская область) // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. №. 42. С. 76–86.
33. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области // Екатеринбург: “Гощицкий”, 2013. 610 с.
34. Pyšek P., Lambdon P.W., Arianoutsou M. et al. Alien Vascular Plants of Europe // DAISIE handbook of alien species in Europe. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. P. 43–61.
35. Дубовик Д.В., Дмитриева С.А., Ламан В.Н. и др. Черная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения. Минск: Беларуская навука, 2020. 407 с.
36. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 2010, Т. 2. 512 с.
37. Dgebuadze Yu.Yu., Petrosyan V.G., Khlyap L.A. The most dangerous invasive species of Russia (TOP-100). Moscow: KMK Scientific Press, 2018. 688 p.
38. Третьякова А.С., Куликов П.В. Адвентивный компонент флоры Свердловской области: биоэкологические особенности // Вестник Удмуртского ун-та. Серия “Биология. Науки о Земле”. 2014. № 1. С. 57–67.
39. Veselkin D.V., Korzhinevskaya A.A., Podgayevskaya E.N. Tree species composition and abundance of alien and invasive understory shrubs and trees in urban forests of Yekaterinburg // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2018. V. 42. P. 102–118.

40. Gusev A.P., Shpilevskaya N.S., Veselkin D.V. The influence of *Acer negundo* L. on progressive successions in Belarusian landscapes // Vestnik Vitebskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 2017. V. 94. P. 47–53.
41. Veselkin D.V., Dubrovin D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // Russ. J. of Ecol. 2019. V. 50. P. 413–421. <https://doi.org/10.1134/S1067413619050114>
42. Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Pustovalova L.A. High canopy cover of invasive *Acer negundo* L. affects ground vegetation taxonomic richness // Sci. Rep. 2021. V. 11. P. 207758. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00258-x>
43. Погода и климат [Электронный ресурс]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> (дата обращения – 01.02.2022).
44. Le Maitre D.C., Scott D.F., Colvin C. Review of information on interactions between vegetation and ground-water // Water SA. 1999. V. 25 № 2. P. 137–152.
45. Kagawa A., Sack L., Duarte K., James S. Hawaiian native forest conserves water relative to timber plantation: species and stand traits influence water use // Ecological Applications. 2009. V. 19. P. 1429–1443. <https://doi.org/10.1890/08-1704.1>
46. Magliano P.N., Giménez R., Houspanossian J. et al. Litter is more effective than forest canopy reducing soil evaporation in Dry Chaco rangelands // Ecohydrology. 2017. V. 10. 10 p. <https://doi.org/10.1002/eco.1879>
47. Enright W.D. The effect of terrestrial invasive alien plants on water scarcity in South Africa // Physics and Chemistry of the Earth. Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere. 2000. V. 25. P. 237–242.
48. Farley K.A., Jobbagy E.G., Jackson R.B. Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy // Glob. Change. Biol. 2005. V. 11. P. 1565–1576.
49. Huxman T.E., Wilcox B.P., Breshears D.D. et al. Ecohydrological implications of woody plant encroachment // Ecology. 2005. V. 86. P. 308–319.
50. Vertessy R.A., Watson F.G.R., O’Sullivan S.K. Factors determining relations between stand age and catchment water balance in mountain ash forests // For. Ecol. Manag. 2001. № 143. P. 13–26. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00501-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00501-6)
51. Irvine J., Law B.E., Kurpius M.R. et al. Age-related changes in ecosystem structure and function and effects on water and carbon exchange in ponderosa pine // Tree Physiology. 2004. V. 24. № 7. P. 753–763. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.7.753>
52. Porte A.J., Lamarque L.J., Lortie C.J. et al. Invasive *Acer negundo* outperforms native species in non-limiting resource environments due to its higher phenotypic plasticity // BMC Ecology. 2011. V. 11. P. 28. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-28>
53. Zhou Q., Keith D.M., Zhou X. et al. Comparing the Water-holding Characteristics of Broadleaved, Coniferous, and Mixed Forest Litter Layers in a Karst Region // Mountain Research and Development. 2018. V. 38. № 3. P. 220–229. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-17-00002.1>
54. Janušauskaitė D., Straigyte L. Leaf litter decomposition differences between alien and native maple species // Baltic Forestry. 2011. V. 17. P. 189–196.

УДК 581.526.6:574.45(571.16)

## СТРУКТУРА И ЗАПАС ФИТОМАССЫ КАК ПОКАЗАТЕЛИ СТАДИИ ДЕМУТАЦИИ СТЕПНЫХ ЗАЛЕЖЕЙ ТУВЫ

© 2022 г. Н. И. Макунина<sup>а, \*</sup>, А. Д. Самбуу<sup>б</sup><sup>а</sup>Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Россия 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101<sup>б</sup>Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Россия 667007 Кызыл, ул. Интернациональная, 117/а

\*e-mail: natali.makunina@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2022 г.

После доработки 30.03.2022 г.

Принята к публикации 08.04.2022 г.

Статистически проверены следующие эмпирические выводы: каждая стадия сукцессии имеет определенную продолжительность, в ее процессе запас надземной фитомассы уменьшается, подземной – увеличивается, однако на терминальных стадиях запас подземной фитомассы существенно меньше, чем в целинных степях. Основой для работы послужили 54 образца фитомассы залежных сообществ и целинных степей; они были отобраны в период с 1994 г. по 2020 г. в четырех степных межгорных котловинах Тувы. Впервые получены количественные характеристики запасов живой надземной, мертвой надземной и подземной фитомассы на каждой стадии восстановительной сукцессии тувинских залежей. Стадии залежной демутации в Туве значимо отличаются по запасу либо надземной, либо подземной фитомассы. Значимые отличия возраста залежей получены только между начальными (стадии 1 и 2) и терминальными (стадии 3 и 4) стадиями демутации. Подтверждено, что подземная фитомасса целинных степей выше, чем сообществ терминальных стадий залежной сукцессии.

*Ключевые слова:* антропогенная нарушенность, вторичная сукцессия, терминальная стадия сукцессии, продуктивность

DOI: 10.31857/S0367059722050067

В современном мире антропогенно нарушенной растительности одной из ключевых задач является изучение процесса ее восстановления (демутации). Такие исследования, с одной стороны, региональны, с другой – имеют глобальное значение, поскольку именно они могут стать основой для разработки корректных методов эксплуатации земель в разных частях земного шара.

Один из вариантов вторичной сукцессии – процесс восстановления степной растительности на залежах. К настоящему времени о ней известно следующее: залежная демутация “однонаправлена, детерминирована, проходит определенные стадии и обуславливает появление растительного сообщества, существовавшего до распашки целины”, однако ход каждой конкретной сукцессии индивидуален и зависит от множества случайных обстоятельств; в разных регионах залежная степная сукцессия однотипна [1]. Принято выделять четыре стадии восстановления распаханых степей [2]: 1 – стадия полевых сорняков (бурьянистая), 2 – стадия корневищных растений (корневищная), 3 – стадия кустовых злаков (разнотравно-злаковая), 4 – стадия вторичной целины. Эти

стадии характерны для всей степной растительности, однако флористический состав залежных сообществ и продолжительность стадий в разных степных регионах различны.

Процесс восстановления степных залежей привлекает внимание многих исследователей. В основном в работах анализируются изменения флористического состава в зависимости от возраста залежей. Подобные исследования охватывают большинство степных регионов России: Воронежская обл. [3], Саратовская обл. [4], Республика Башкирия [5], Оренбургская обл. [6], Алтайский край [7, 8], Республика Хакасия [9], Республика Тыва [10], Республика Бурятия [11].

Другое направление связано с оценкой запаса фитомассы нарушенных травяных сообществ (например, [12–18]). В России такие исследования проводятся на Южном Урале [19, 20], в Западной Сибири [21], в Хакасии [22] и Туве [1, 23], однако создать на их основе общую картину не представляется возможным. Этот факт обусловлен несколькими причинами. Обычно авторы характеризуют только продуктивность сообществ,



**Рис. 1.** Карта-схема Тувы. Межгорные котловины: 1 – Турано-Уюкская, 2 – Улуг-Хемская, 3 – Хемчикская, 4 – Убсу-Нурская.

данные о подземной фитомассе публикуют гораздо реже. Из-за трудоемкости сбора материала в большинстве работ представлена информация об единичных образцах фитомассы, что делает невозможным проведение статистического анализа. Но основная причина заключается в том, что параметры фитомассы отдельных стадий демутиации залежей до сих пор не выявлены. В результате статистически достоверные данные о запасах фитомассы на залежах, находящихся на разных стадиях демутиации, отсутствуют. Тем не менее для территории Тувы накоплен достаточный объем информации, позволяющий охарактеризовать запас фитомассы и ее фракций на каждой из стадий восстановления степных залежей.

Исследования продуктивности и запаса фитомассы степных залежей и целинных степей позволили сделать ряд статистически непроверенных эмпирических заключений. С нашей точки зрения, интерес представляют следующие положения [23]: запас надземной фитомассы в ходе восстановительной сукцессии на залежах уменьшается, а подземной – увеличивается; каждая из стадий демутиации имеет определенную продолжительность; запас подземной фитомассы на финальных стадиях демутиации меньше, чем в целинных степях.

Цель настоящей работы – статистически проверить сформулированные ниже гипотезы:

**Гипотеза 1.** Масса фракций фитомассы значительно отличается на каждой из четырех стадий залежной демутиации.

**Гипотеза 2.** Структура фитомассы коррелирует с возрастом залежи, а возраст сообществ каждой из стадий значительно отличается.

**Гипотеза 3.** Запас подземной фитомассы сообществ, находящихся на заключительных стадиях демутиации, значительно меньше, чем запас подземной фитомассы целинных степей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в четырех степных межгорных котловинах Тувы (рис. 1). Территория Тувы расположена в двух биоклиматически отличающихся районах: семигумидном и семиаридном [24]. Две котловины (Турано-Уюкская, 800–1000 м над ур. м. и Улуг-Хемская, 500–800 м над ур. м.) относятся к семигумидному району, их фоновую растительность представляют крупнодерновинные и мелкодерновинные степи. Две другие котловины (Хемчикская, 800–1000 м над ур. м. и Убсу-Нурская, 800–1000 м над ур. м.) расположены в семиаридном биоклиматическом районе, в их растительном покрове преобладают мелкодерновинные степи.

Природные условия в степных котловинах мало подходят для земледелия: среднегодовая температура варьирует от  $-3$  до  $-5^{\circ}\text{C}$ , средняя температура января – от  $-30$  до  $-33^{\circ}\text{C}$ , июля – от  $18$  до  $20^{\circ}\text{C}$ . В семиаридных котловинах выпадает 150–250 мм осадков в год, в семигумидных – 250–350 мм; для земледелия неблагоприятны и сухая весна (дожди начинаются только в июне), и короткое лето (заморозки возможны во второй половине августа).

Мы изучали залежные сообщества разного возраста и целинные степи. Чтобы охарактеризовать распространение залежей в Туве, обратимся к истории ее земледелия. До середины XX в. распахиывали небольшие участки в долинах рек Турано-Уюкской и Улуг-Хемской котловин, к 1944 г. — год вхождения Тувинской Народной Республики в состав СССР — пашни занимали 58.1 тыс. га. В процессе реализации всесоюзного проекта освоения целины площадь пашен увеличилась до 361.8 тыс. га: в Турано-Уюкской, Улуг-Хемской и Хемчикской котловинах были распаханы практически все дренированные участки долин рек и водоразделы с уклоном до 3°, пашни появились даже в Убсу-Нурской котловине. В начале 1990-х годов огромные площади пашен были заброшены: к 2008 г. в Туве распахиывали только 20.8 тыс. га. Таким образом, для изучения залежной сукцессии в Туве стали доступны более 300 тыс. га залежей — шестая часть территории этой горной республики. Началом залежной сукцессии принято считать 1994 г., когда поля повсеместно перестали распахиывать.

В Туве условия для изучения процессов восстановления степной растительности на залежах можно считать идеальными: известные даты повсеместного начала процесса демутации позволяют вести точную хронологию, а обширная территория залежей дает возможность получения достоверных результатов. В первое десятилетие с начала залежной сукцессии проводились лишь единичные исследования, но именно благодаря им первые стадии демутации не были упущены. В последующие два десятилетия работы стали более регулярными и охватили все основные залежные территории Тувы.

Основой для работы послужили 54 образца фитомассы, отобранные А.Д. Самбуу в период с 1994 г. по 2020 г.: 41 образец характеризует залежи разного возраста, 13 — целинные степи. Эти образцы взяты в разных частях четырех тувинских межгорных котловин: 22 образца представляют залежи и целинные степи семиаридных, 32 образца — семигумидных котловин. В разные годы на 7 ключевых участках, представляющих типичные залежи котловин, был отобран 31 образец фитомассы; в “неохваченных районах” в разные годы дополнительно были собраны еще 10 образцов; 13 образцов фитомассы целинных степей взяты в непосредственной близости от ключевых участков.

Каждый образец характеризовали 3 фракциями фитомассы: G — надземная живая, D + L — надземная мертвая (ветошь и подстилка), B + V — подземная (живая и мертвая). Сбор материала производили следующим образом. На каждом участке закладывали 8–10 площадок (10 × 10 м), на которых случайным образом выделяли 8 квадратов 50 × 50 см, на уровне почвы срезали фито-

массу и собирали подстилку. В середине каждой площадки отбирали почвенные монолиты поверхностью 10 см<sup>2</sup> и глубиной 10 см (в этом слое расположено от 50 до 90% корней), затем корни отмывали от почвы. Всю фитомассу высушивали и взвешивали [23].

Все вычисления проведены в программе PAST [25]. Для кластерного анализа применен метод Уорда (Ward's method). При проверке гипотез сначала с помощью непараметрического статистического критерия Краскелла-Уоллеса (H) проверена значимость наблюдаемых различий. Для дальнейшего попарного сравнения использован непараметрический статистический критерий Манна-Уитни (U). Корреляция между признаками рассчитана с помощью рангового коэффициента Спирмена ( $r_s$ ). В тексте фракции фитомассы характеризуются медианными значениями.

Графики построены в программе PAST. Использовано стандартное изображение боксплотов: нижняя и верхняя “стенки ящика” соответствуют значениям 1-го и 3-го квартилей, “полоска в ящике” — медиане, “усы” — минимальному и максимальному значениям. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Манна-Уитни значения.

Названия видов растений даны по сводке С.К. Черепанова [26].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Целинные степи.** Степи — фоновая растительность всех тувинских котловин. Эдификаторами крупнодерновинных степей являются злаки (*Stipa capillata*, *Helictotrichon altaicum*) и *Carex pediformis*; виды степного (*Medicago falcata*, *Schizonepeta multifida*, *Scabiosa ochroleuca*) и лугово-степного (*Fragaria viridis* и *Phlomis tuberosa*) разнотравья не обильны. Травостой покрывает почву на 60–80%, средняя высота травостоя, соответствующая высоте прикорневых листьев злаков, 25–30 см. Травостой мелкодерновинных степей образуют злаки (*Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Poa botryoides*, *Stipa krylovii*) и степное разнотравье (*Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*). Его высота и проективное покрытие сильно зависят от метеорологических условий года, в среднем составляя соответственно 10 см и 40%.

**Флористический состав залежей разного возраста.** Через 5 лет сукцессии на месте пашен сформировались бурьянистые сообщества, состоящие из одно-, двулетних полыней (*Artemisia scoparia*, *A. sieversiana*) и маревых (*Chenopodium album*). В последующее пятилетие доля бурьяна уменьшилась, возросло участие длиннокорневищного злака *Elytrigia repens*, появились единичные экземпляры сеgetальных (*Convolvulus arvensis*) и степных (*Heteropappus altaicus*) видов разнотравья.

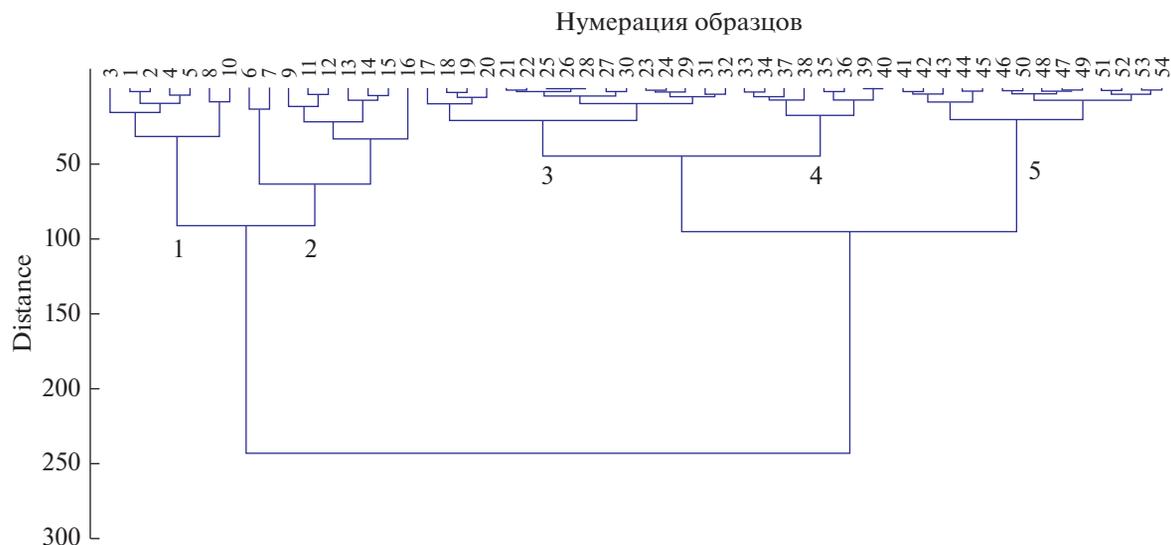


Рис. 2. Дендрограмма структуры фитомассы залежных сообществ и целинных степей: 1–5 – базовые кластеры.

Через 10 лет после начала сукцессии в залежных сообществах преобладали корневищные злаки (*Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*), появились единичные экземпляры рыхлокустовых и дерновинных видов (*Leymus dasystachys*, *Stipa capillata*). Спустя 20 лет в равной степени были представлены корневищные и дерновинные злаки; содоминирующую группу разнотравья составляли немногочисленные сорные (*Artemisia scoparia*) и степные (*Medicago falcata*, *Heteropappus altaicus*, *Galium verum*) виды. И сейчас, спустя почти 30 лет после начала сукцессии, залежные сообщества отличаются от целинных степей. Первое, что бросается в глаза, — это неравномерность травостоя: крупные пятна образуют злаки (*Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Stipa capillata*) и *Artemisia scoparia*; на их фоне выделяются более мелкие пятна степного разнотравья (*Medicago falcata*, *Heteropappus altaicus*). При более внимательном изучении обращают на себя внимание “нестепной характер” ряда злаков-доминантов (*Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*), постоянное присутствие сорных видов и неполноценность флористического состава сообществ.

**Критерии для выделения стадий восстановления залежей.** Если образцы фитомассы залежных сообществ на каждой из 4 стадий демутиации действительно различаются, то критерием их разделения должна быть одна или несколько характеристик фитомассы. Взяв за основу эмпирическое утверждение о том, что “доля корней в процессе демутиации залежных сообществ увеличивается” [23], в качестве критерия мы выбрали структуру фитомассы. Для первичного упорядочения используемого материала построили ряд по увеличению доли их подземной фитомассы. Чтобы по-

лучить общее представление об особенностях структуры фитомассы залежных сообществ по сравнению с целинными степями, были использованы данные всех 54 образцов (залежных и целинно-степных). После проведения кластерного анализа мы выделили пять базисных кластеров, которые предположительно могли соответствовать четырем стадиям демутиации и целинным степям (рис. 2) и содержали разное число образцов: первая группа — 7, вторая — 9, третья — 16, четвертая — 8, пятая — 14. Предварительно мы полагали, что образцы фитомассы целинных степей окажутся преимущественно в пятой группе, однако этого не произошло: целинно-степные образцы присутствовали в каждой из трех последних групп.

Для дальнейшего анализа мы исключили образцы целинных степей, оставив в наборе 41 образец залежей разного возраста; нумерацию образцов сохранили. После проведения кластерного анализа выделили 4 базисные группы: первая — 7, вторая — 9, третья — 11 и четвертая — 14 образцов. Затем мы сравнили расположение образцов в группах на рис. 2 и 3. Образцы фитомассы, представляющие первые три группы, не изменили своего положения, в то время как образцы фитомассы залежей из 4-й и 5-й групп на рис. 2 образовали одну группу на рис. 3. Графическая характеристика структуры фитомассы залежных сообществ представлена на рис. 4, запасов фитомассы — на рис. 5; порядок расположения образцов на рис. 4 и 5 совпадает.

Четыре группы образцов, выделенные на рис. 3–5, значительно отличаются по доле подземной ( $H = 46.98$ ,  $P = 3.35E-10$ ) и надземной ( $H = 47.45$ ,  $P = 2.65E-10$ ) фитомассы. Согласно нашим пред-

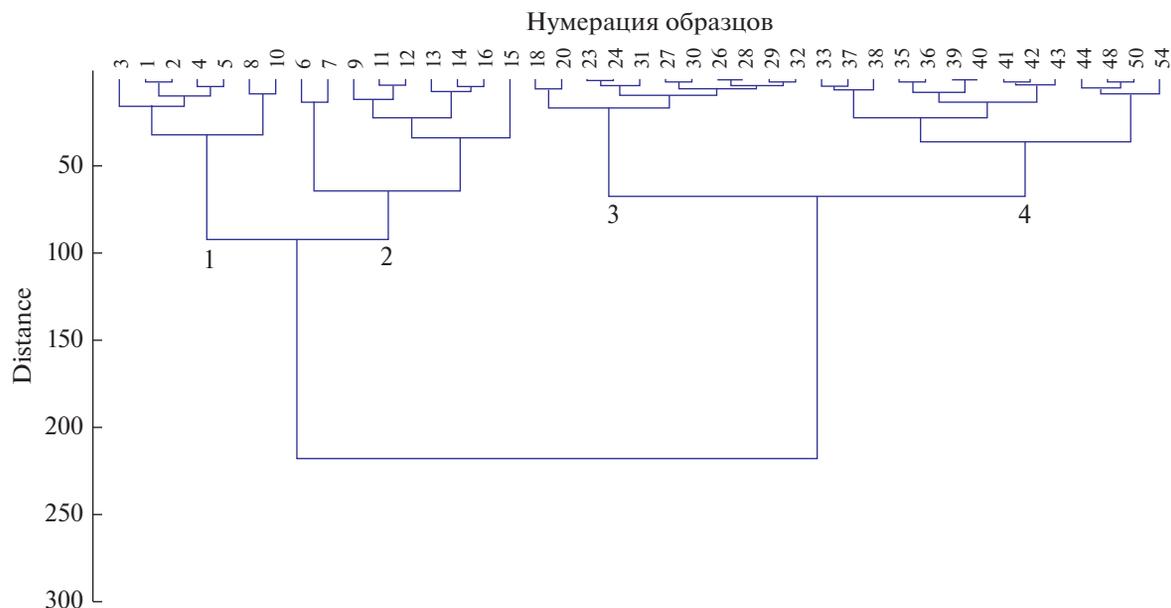


Рис. 3. Дендрограмма структуры фитомассы залежей: 1–4 – базовые кластеры залежей. Нумерация образцов на рис. 2 и 3 совпадает.

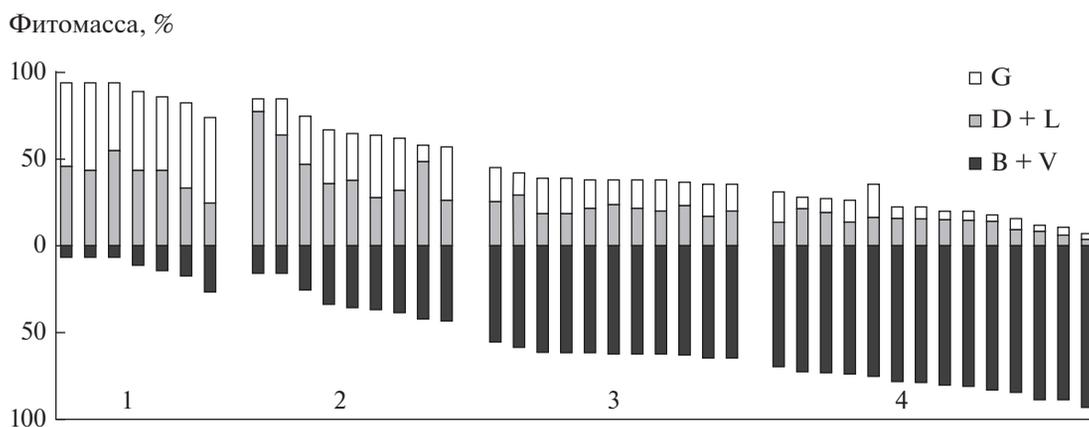


Рис. 4. Структура фитомассы залежных сообществ: G – доля надземной живой фитомассы, D + L – доля надземной мортмассы, B + V – доля подземной фитомассы; 1–4 – стадии демутации.

ставлениям, они соответствуют четырем стадиям демутации залежей и характеризуются следующими параметрами (рис. 6):

1-я стадия: надземная фитомасса абсолютно преобладает (ее 1-й квартиль – 82%, медиана – 89%, 3-й квартиль – 93%);

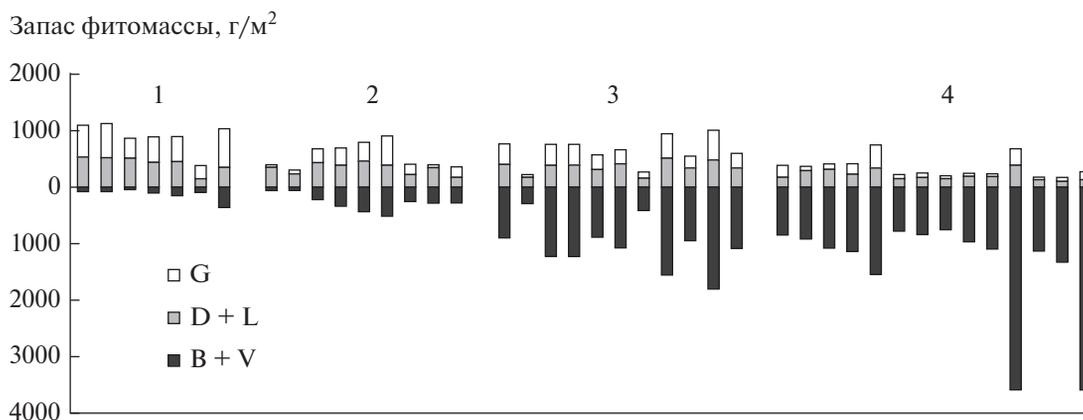
2-я стадия: надземная фитомасса немного больше, чем подземная (1-й квартиль – 60%, медиана – 64%, 3-й квартиль – 79%);

3-я стадия: подземная фитомасса несколько преобладает (1-й квартиль – 62%, медиана – 62%, 3-й квартиль – 64%);

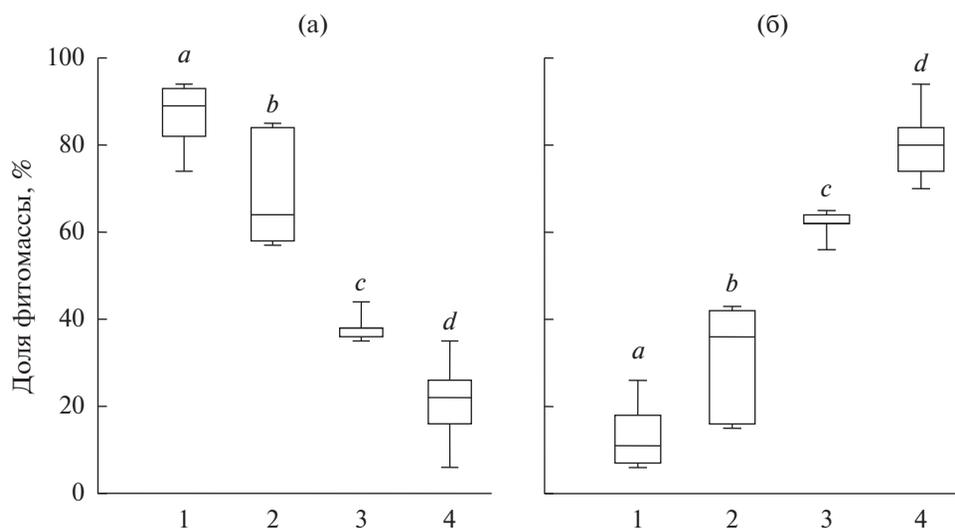
4-я стадия: подземная фитомасса заметно преобладает (1-й квартиль – 74%, медиана – 79%, 3-й квартиль – 85%).

**Запас фитомассы в залежных сообществах.** Надземная фитомасса максимальна на 1-й стадии (872 г/м<sup>2</sup>), на 2-й стадии она составляет 400 г/м<sup>2</sup>, на 3-й – 650 г/м<sup>2</sup>, минимальным значением характеризуется 4-я стадия (239 г/м<sup>2</sup>).

Запасы фракций надземной фитомассы изменяются следующим образом. Живая надземная фитомасса залежных сообществ уменьшается с 452 г/м<sup>2</sup> на 1-й стадии до 195 г/м<sup>2</sup> на 2-й, на 3-й стадии она составляет 261 г/м<sup>2</sup> и 77 г/м<sup>2</sup> – на 4-й стадии. Надземная мортмасса на 1-й стадии составляет



**Рис. 5.** Запас фитомассы залежных сообществ: G – надземная живая фитомасса, D + L – надземная мортмасса, B + V – подземная фитомасса; 1–4 – стадии демутиации.



**Рис. 6.** Доля надземной (а) и подземной (б) фитомассы; 1–4 – стадии демутиации. Здесь и на рис. 7–9 одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Манна-Уитни значения.

444 г/м<sup>2</sup>, на 2-й – 325 г/м<sup>2</sup>, на 3-й – 365 г/м<sup>2</sup>, на 4-й – 168 г/м<sup>2</sup>.

Подземная фитомасса в процессе залежной сукцессии увеличивается: на 1-й стадии она составляет 82 г/м<sup>2</sup>, на 2-й – 262 г/м<sup>2</sup>, на 3 – 1072 г/м<sup>2</sup>, на 4-й – 1103 г/м<sup>2</sup>

**Результаты проверки гипотезы 1.** Запасы надземной фитомассы начальной (1) и терминальной (4) стадий значительно отличаются от запасов фитомассы промежуточных стадий (2 и 3) (рис. 7а). Запасы подземной фитомассы на 1-й и 2-й стадиях демутиации значительно отличаются от этих показателей на 3-й и 4-й стадиях (рис. 7б).

По запасам надземной живой фитомассы значительно отличается только начальная 1-я стадия

(рис. 8а). Значимых отличий надземной мортмассы между стадиями не выявлено (рис. 8б).

**Результаты проверки гипотезы 2.** Между стадией демутиации и реальным возрастом залежи выявлена заметная корреляция ( $r_s = 0.59$ ). Медианное значение возраста залежей 1-й стадии демутиации составляет 4 года, 2-й – 7 лет, медианный возраст сообществ 3-й и 4-й стадий не отличается и равен 27 годам; стадии 1 и 2 по возрасту значительно отличаются от стадий 3 и 4.

**Результаты проверки гипотезы 3.** Мы сравнили запасы подземной фитомассы залежных сообществ терминальных стадий 3 и 4 (25 образцов) и целинных степей (13 образцов). Запасы подземной фитомассы залежей составили 1073 г/м<sup>2</sup>, целинных степей – 2360 г/м<sup>2</sup>; отличие значительно ( $U = 34$ ,  $P = 8.19E-5$ ).

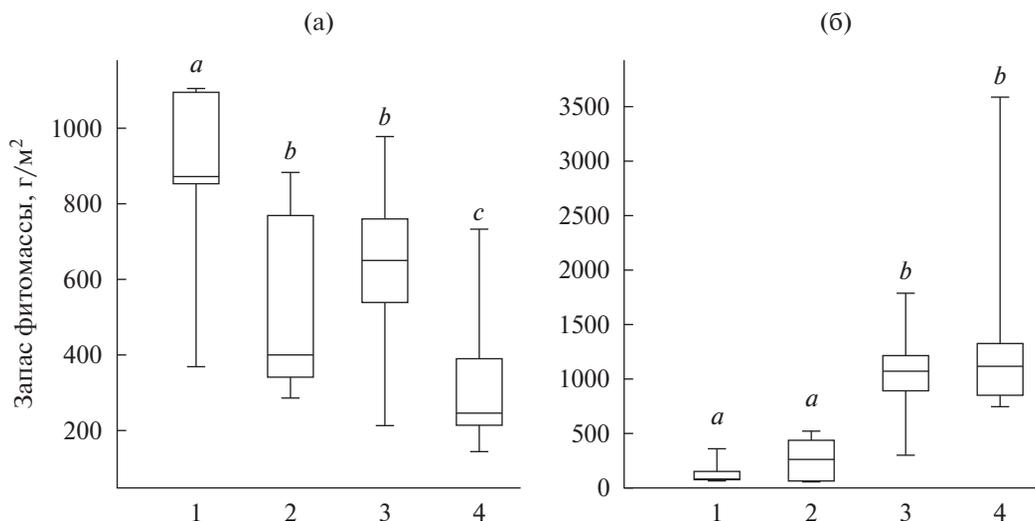


Рис. 7. Запас надземной (а) и подземной (б) фитомассы залежных сообществ: 1–4 – стадии демутации.

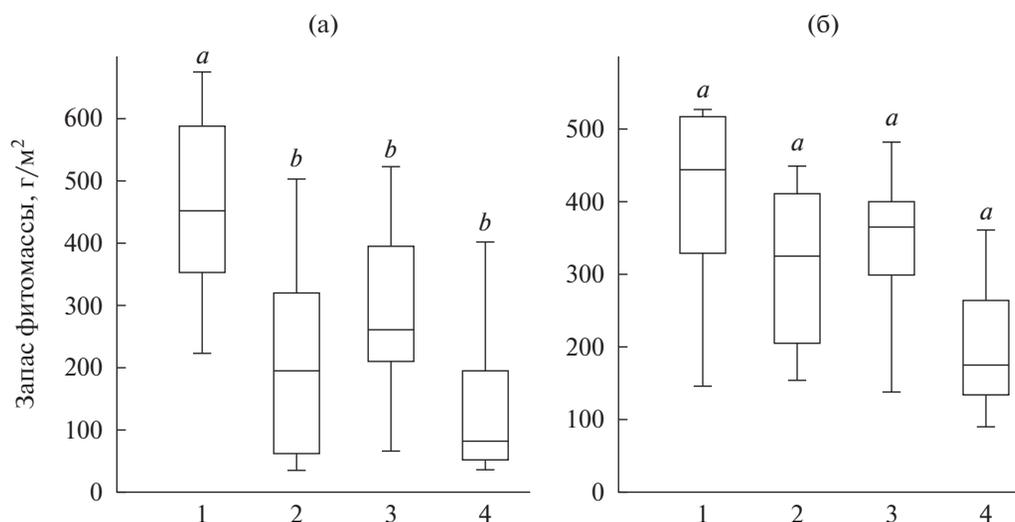


Рис. 8. Запас живой фитомассы (а) и мортмассы (б): 1–4 – стадии демутации.

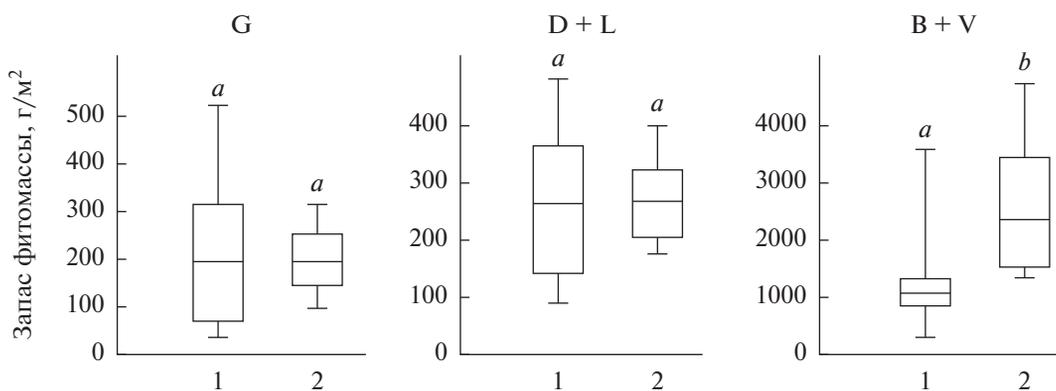
Медианные значения надземной живой фитомассы на залежах, находящихся на терминальных стадиях демутации, и в целинных степях совпадают и составляют  $195 \text{ г/м}^2$  ( $U = 142.5$ ,  $P = 0.55$ ). Медианные значения надземной мортмассы равны  $264 \text{ г/м}^2$  в залежных сообществах и  $268 \text{ г/м}^2$  – в целинных степях; показатели значимо не отличаются ( $U = 135$ ,  $P = 0.41$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Статья посвящена одной из самых длительно разрабатываемых тем экологии – вторичной сукцессии. Мы представляем свой взгляд на одно из ее проявлений – восстановительную сукцессию степных залежей. На эту тему опубликовано не-

мало работ, в которых стадии демутации обычно разграничивают по возрасту и/или по преобладающим жизненным формам. Нередко дополнительно используют характеристику флористического состава сообществ и/или их параметры (видовая насыщенность, проективное покрытие), количественные характеристики запасов фитомассы упоминают в единичных случаях; статистический анализ результатов часто не проводится.

Мы реализовали принципиально отличающийся подход и использовали как критерий разделения на стадии залежной демутации структуру фитомассы. Для этого был необходим материал, собранный в одном регионе на залежах разного возраста по единой методике в минимально достаточном количестве. Выбранный нами крите-



**Рис. 9.** Запас надземной живой (G), надземной мертвой (D + L) и подземной (B + V) фитомассы на терминальных стадиях залежной демуляции (1) и целинных степях (2).

рий разделения оправдал себя: 4 основных кластера сообществ, интерпретированные как 4 стадии демуляции, значительно отличаются друг от друга по доле надземной и подземной фитомассы (рис. 9). В терминах нашей концепции описание стадий будет следующим: 1-я стадия – надземная фитомасса абсолютно преобладает; 2-я стадия – надземная фитомасса немного больше подземной; 3-я стадия – подземная фитомасса несколько преобладает; 4-я стадия – подземная фитомасса заметно преобладает.

Полученные результаты позволили впервые охарактеризовать запасы фитомассы залежных сообществ и ее фракций на каждой из четырех стадий демуляции в Туве и подтвердили правомерность использования непараметрических методов: распределение количественных значений фракций фитомассы на каждой из четырех стадий заметно отличается от нормального. Этот факт подчеркивает необходимость применения для количественных характеристик запасов фитомассы медианных, а не средних значений.

При характеристике фитомассы травяных сообществ часто используется лишь один ее параметр – продуктивность (запас надземной живой фитомассы). Наш анализ позволил определить эффективность его применения: оказалось, что только сообщества начальной 1-й стадии демуляции имеют значимо более высокую продуктивность; сообщества более продвинутых стадий по этому параметру значимо не отличаются.

Полученные количественные характеристики фитомассы на каждой из стадий залежной демуляции позволили проверить ряд эмпирических заключений, высказанных А.А. Титляновой и А.Д. Самбуу [23].

Первое заключение гласит, что запас надземной фитомассы на каждой последующей стадии демуляции уменьшается, а подземной увеличивается. Полного статистического подтверждения

эта гипотеза не получила. Надземная фитомасса значимо отличается на 1-й и 2-й, а также на 3-й и 4-й стадиях, тогда как 2-я и 3-я стадии не имеют значимых различий. Для подземной фитомассы ситуация противоположна: подземная фитомасса значимо отличается на 2-й и 3-й стадиях, а 1-я и 2-я также, как 3-я и 4-я стадии, по этому параметру значимо не отличаются. Таким образом, для тувинских степных залежей мы можем переформулировать гипотезу следующим образом: стадии залежной демуляции значимо отличаются или по запасу надземной, или по запасу подземной фитомассы.

Мы проверили эту гипотезу на примере хакасских степей, исходные данные для которых взяты из работы [22]. Результаты несколько отличаются от тувинских: тренда уменьшения надземной фитомассы в процессе залежной демуляции не выявлено, однако тенденция увеличения подземной фитомассы отмечается. Эта ситуация может быть объяснена недостаточным объемом материала и отличием критериев выделения стадий демуляции (в цитируемой работе стадии выделены по преобладающим жизненным формам и возрасту залежи).

Вторая гипотеза гласила, что структура фитомассы коррелирует с возрастом залежи. Действительно, между этими параметрами наблюдается заметная корреляция, однако только 2-я и 3-я стадии значимо отличаются по возрасту; две начальные, как и две терминальные, стадии демуляции значимых различий не имеют. С учетом принятых нами критериев этот факт позволяет утверждать, что залежные сообщества, характеризующиеся преобладанием надземной фитомассы, по возрасту значимо отличаются от залежных сообществ с преобладанием подземной фитомассы.

Третья гипотеза заключалась в том, что запас подземной фитомассы сообществ, находящихся на заключительных стадиях демуляции, меньше,

чем запас подземной фитомассы целинных степей; наблюдение статистически подтверждено. Значимых отличий в запасе живой фитомассы и ее фракций не обнаружено.

Таким образом, большая часть рассмотренных нами эмпирических выводов полностью или частично подтверждается статистически.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наша работа открывает новый этап изучения залежных сообществ Тувы. От построения конкретных рядов демутации и характеристики фитомассы на отдельных ключевых участках мы перешли к обобщению результатов для всей территории Тувы. Показано, что надежным показателем стадии восстановления степных залежей является структура фитомассы. Впервые количественно охарактеризован запас фитомассы залежных сообществ на каждой стадии демутации степей. Статистически проверен ряд эмпирических предположений. Оказалось, что стадии залежной демутации тувинских степей значимо отличаются либо по запасу надземной, либо по запасу подземной фитомассы. Значимые отличия возраста залежей получены только между 1–2-й начальными и 3–4-й терминальными стадиями демутации. Подтверждено утверждение о том, что подземная фитомасса целинных степей выше, чем сообществ терминальных стадий залежной сукцессии.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН АААА-А21-121011290026-9 при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-29-05208/19 МК).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Титлянова А.А., Самбуу А.Д.* Детерминированность и синхронность залежной сукцессии в степях Тувы // Изв. РАН. Серия биологич. 2014. Т. 6. С. 621–621.
2. *Семенова-Тянь-Шанская А.М.* Восстановление растительности на степных залежах в связи с вопросом о “происхождении” видов // Бот. журн. 1953. № 6. С. 862–873.
3. *Панкратова Л.А., Ганнибал Б.К.* Восстановительные сукцессии травяных сообществ в ландшафтах южной лесостепи (Воронежская область, музей-заповедник “Дивногорье”) // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Науки о Земле. 2009. Т. 2. С. 92–95.
4. *Шевченко Е.Н., Сергеева И.В., Пономарева А.Л., Зябирова М.М.* Способы определения возраста залежных земель на примере южной части Приволжской возвышенности Саратовской области // Аграрный научн. журн. 2016. Т. 4. С. 49–53.
5. *Хусаинова С.А., Халикова А.А., Хусаинов А.Ф.* Анализ восстановительных сукцессий на залежных землях Башкирского Предуралья // Ботаника в современном мире: Труды XIV съезда Русского ботанич. общ-ва и конференции. 2018. Т. 2. С. 145–147.
6. *Ледовский Н.В., Абаимов В.Ф., Ходячих И.Н.* Стадийность развития растительности залежей в ходе сукцессионного процесса // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та. 2016. Т. 3. № 59. С. 176–179.
7. *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.
8. *Овчарова Н.В.* Флора и растительность залежей правобережья р. Оби (Алтайский край). Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2015. 250 с.
9. *Егунова Н.А.* Экологическое состояние залежных экосистем в период вторичных сукцессий в сухостепной зоне Республики Хакасия // Вестник Тувинского гос. ун-та. Естественные и сельскохозяйственные науки. 2011. Т. 2. С. 89–93.
10. *Дубровский Н.Г., Намзалов Б.Б., Ооржак А.В., Куулар М.М.* Флористико-геоботанические и биоэкологические исследования залежной растительности Тувы // Вестник Бурятского гос. ун-та. Биология. География. 2018. Т. 1. С. 27–43.
11. *Холбоева С.А.* Флора и растительность залежей долины р. Чикой (Западное Забайкалье) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Мат-лы VI междунар. научн. конф., посвященной 100-летию со дня рождения А. В. Положий. Томск, 2017. С. 106–108.
12. *Jain S.K.* Total phytomass, net community productivity and system transfer functions in sub-humid grasslands at Sagar (MP) India // Flora. 1980. V. 170. № 3. P. 251–260.
13. *Kutiel P., Danin A.* Annual-species diversity and aboveground phytomass in relation to some soil properties in the sand dunes of the northern Sharon Plains, Israel // Vegetatio. 1987. V. 70. № 1. P. 45–49.
14. *Ford M.A., Wilson F.* Seasonal change in the aboveground phytomass of an *Agrostis*-with-*Festuca* grassland in North-east Scotland // Botanical J. of Scotland. 1993. V. 46. № 3. P. 427–432.
15. *Joshi M.* Seasonal changes in species diversity, phytomass and net primary production in a temperate grassland in Kumaun, Central Himalaya, India // Journal of Tropical Forest Science. 1995. P. 521–531.
16. *Okamoto C., Nakamura M., Kabata K., Wang Y.* Seasonal changes in the aboveground phytomass of a *Stipa baicalensis* community in Northeast China // Japanese J. of Grassland Science. 2000. V. 46. № 3–4. P. 217–222.
17. *Chu Y., He W.M., Liu H.D. et al.* Phytomass and plant functional diversity in early restoration of the degraded, semi-arid grasslands in northern China // Journal of Arid Environments. 2006. V. 67. № 4. P. 678–687.
18. *Vazquez-de-Aldana B.R., Garcia-Ciudad A., Garia-Criado B.* Interannual variations of above-ground biomass and nutritional quality of Mediterranean grasslands in Western Spain over a 20-year period // Crop & Pasture Science. 2008. V. 59. P. 769–779.

19. *Ходячих И.Н.* Водный режим и урожайность сухой массы на разновозрастных залежах // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та. 2012. Т. 1. № 33. С. 50–52.
20. *Абаимов В.Ф., Ледовский Н.В., Ходячих И.Н.* Типы залежей степной зоны Южного Урала и их хозяйственно-биологическая оценка // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та. 2013. Т. 4. № 42. С. 227–230.
21. *Овчарова Н.В., Терехина Т.А.* Продуктивность надземной фитомассы травяных сообществ Алтайского края в ходе восстановительной сукцессии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2014. Т. 13. С. 148–152.
22. *Чупрова В.В., Ковалева Ю.П.* Особенности продукционно-деструкционных процессов в разновозрастных залежах Койбальской степи Минусинской котловины // Доклады по экологическому почвоведению. 2018. Т. 7. С. 1–23.
23. *Титлянова А.А., Самбуу А.Д.* Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 191 с.
24. *Makunina N.I.* Botanical and geographical characteristics of forest steppe of the Altai-Sayan mountain region // Contemporary Problems of Ecology. 2016. V. 9. № 3. P. 342–348.  
<https://doi.org/10.1134/S1995425516030100>
25. *Hammer Ø.* PAST Paleontological Statistics. Version 2.17. Reference manual. Oslo: University of Oslo, 2012. 227 с.
26. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

УДК [374.1+577.21]:582.284(470.5)

## РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ НАСТОЯЩЕГО ТРУТОВИКА НА УРАЛЕ

© 2022 г. Е. В. Жуйкова<sup>а, \*</sup>, В. А. Мухин<sup>а, б</sup>

<sup>а</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

<sup>б</sup>Институт естественных наук и математики, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Россия 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

\*e-mail: e.zhuykova@list.ru

Поступила в редакцию 10.03.2022 г.

После доработки 05.05.2022 г.

Принята к публикации 07.05.2022 г.

Филогенетический анализ внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) рибосомальной ДНК, выделенной из 51 базидиокарпа настоящего трутовика, показывает, что на Урале и в Северном Казахстане данный вид ксилотрофных грибов – комплексный, состоящий из двух криптических филогенетических линий (А и В), представленных сублиниями А2 и В2. Их ареалы перекрываются и охватывают Южный, Средний и Северный Урал, а также Северный Казахстан, но А2 чаще встречается на Северном и Среднем Урале, а В2 – на Южном Урале и в Северном Казахстане. Их симпатрия основывается на трофической специализации: представители сублинии А2 встречаются на *Alnus*, *Betula*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, а В2 – на *Acer*, *Populus*, *Salix*, *Tilia*. Для первых основным субстратом является *Betula*, а для вторых – *Populus*. По ITS региону рДНК сублиния А2 соответствует *Fomes fomentarius* sensu stricto, а В2 – *Fomes inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke, двум симпатрическим криптическим видам, описанным в Европе. По уровню нуклеотидной дивергенции *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* в равной степени удалены от *F. fasciatus* (Sw.) Cooke (6.26 и 7.05% соответственно), но уровень дивергенции между ними (1.48%) не превышает среднего уровня внутривидовой ITS изменчивости базидиальных грибов. Скорее всего, их следует рассматривать как криптические симпатрические инфравидовые филогенетические линии *Fomes fomentarius* sensu lato подвидового ранга.

**Ключевые слова:** *Fomes fomentarius*, *Fomes inzengae*, ITS, криптические виды, настоящий трутовик, субстратная специализация, Урал, филогенетические линии

DOI: 10.31857/S0367059722050110

Настоящий трутовик – *Fomes fomentarius* sensu lato (Polyporaceae, Agaricomycetes) – один из широко распространенных в Евразии, в том числе и на Урале, видов ксилотрофных грибов [1–6]. Данная группа организмов определяет многие аспекты процессов разложения древесных остатков, в том числе и такой их параметр, как углеродный газообмен, уступающий по объему эмиссии CO<sub>2</sub> только почвенному дыханию [7]. Это объясняет наблюдаемый в настоящее время интерес к изучению экологии древесного дебриса и ксилотрофных грибов [8]. Большой интерес *F. fomentarius* s. l. представляет и для биотехнологии [9–15], но его использование затрудняет неопределенность популяционной структуры и границ как биологического вида [14, 16].

Как и большинство других видов трутовых грибов, *F. fomentarius* s. l. описан по морфологическим и анатомическим признакам базидиокарпов и рассматривается как морфологически гомогенный, или мономорфный вид [1–3, 5, 17, 18]. Од-

нако на генетическом уровне настоящий трутовик не является однородным, и, например, в Европе на основе вариативности последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) рибосомальной ДНК обнаружены два генотипа (А и В), которые рассматривают как два симпатрических криптических вида [19, 20]. J. Garer et al. [14] рассматривают их как филогенетические линии (lineages), из которых одна (А) имеет две сублинии (А1 и А2), встречающиеся в Северной Америке и Европе соответственно. Линия В, как нами было показано ранее [15], также имеет две сублинии: одна в Азии (В1), а вторая – в Европе (В2). U. Peintner et al. [16] идентифицировали две филогенетические линии в Европе как два криптических симпатрических вида: *F. fomentarius* sensu stricto (s. s.) и *F. inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke.

Для более полного изучения разнообразия филогенетических линий *F. fomentarius* s. l. и их экологических особенностей необходимо расширение географии исследований, и прежде всего за

счет азиатской части России (Урал, Сибирь, Дальний Восток), где находится один из трех (азиатский, европейский и североамериканский) крупных участков его обширного ареала. Цель настоящей работы – анализ разнообразия, распространения и экологических особенностей филогенетических линий настоящего трутовика на Урале – границе европейского и азиатского субконтинентов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Районы исследования

Биоматериалом для молекулярно-генетического анализа послужили базидиокарпы настоящего трутовика, коллекция которых была собрана в ходе полевых работ с 2001 г. по 2020 г. на Южном, Среднем и Северном Урале, а также в Костанайской области Казахстана. Протяженность эколого-генетического профиля с севера на юг составила около 1000 км. Базидиокарпы собирали случайным образом в ходе маршрутных учетов по одному с каждого субстрата в разных локалитетах, расстояние между субстратами составляло не менее 100 м. В общей сложности для филогенетического анализа был отобран 51 базидиокарп, их видовая диагностика выполнена с использованием традиционных микологических методов [3]. Подробная информация об образцах представлена в базе данных GBIF [21], а их коллекция находится в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

### Выделение ДНК и ПЦР амплификация

Работы по выделению ДНК и ПЦР с визуализацией выполнены в лаборатории молекулярных исследований растений и грибов Института естественных наук и математики Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина (г. Екатеринбург, Россия). Источником ДНК были как непосредственно собранные в полевых условиях базидиокарпы настоящего трутовика (32 шт.), так и полученные из них чистые дикариотические культуры (19 шт.) на сусло-агаре.

Выделение ДНК осуществляли с помощью набора для выделения ДНК из растительной ткани (diaGene, Россия) с разведением ДНК в 100 µL деионизированной воды. Два праймера: ITS1F и ITS4b [22], были использованы для амплификации внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) рибосомальной ДНК в полимеразной цепной реакции. ПЦР проводили с помощью C1000 Touch Amplifier (Bio-Rad Laboratories, США) в 25 µL реакционной смеси, содержащей буферный раствор с 2.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mM dNTP, 0.1 мкМ каждого праймера, 0.08 ед./мкл Taq ДНК-

полимеразы (ЗАО “Евроген”, Россия) и 5 мкл раствора ДНК.

Программа ПЦР включала предденатурацию 95°C – 5 мин, 35 циклов денатурации при 95°C – 30 с, отжига праймеров при 55°C – 45 с, элонгации при 72°C – 45 с, и финальную элонгацию при 72°C – 10 мин. Результаты ПЦР детектировали визуально в 1.2%-ном агарозном TBE геле с окраской бромистым этидием. Длину фрагментов сверяли относительно маркера длин ДНК 100+ bp DNA Ladder (ЗАО “Евроген”, Россия) с помощью системы гель-документирования Gel Doc XR+ Gel (Bio-Rad Laboratories, США).

Ферментативная очистка или очистка электрофорезом в агарозном геле ПЦР-продуктов, а также секвенирование как в прямом, так и обратном направлениях выполнены ООО “Синтол” (Москва, Россия). Обработка первичных данных секвенирования проведена с использованием программ Sequencing Analysis Software v. 5.3.1 (Applied Biosystems, США), Finch TV v. 1.4.0 (Geopriza, Inc.) и MEGA v. 7.0.18 [23]. Идентификация полученных последовательностей проведена по результатам поиска схожих в базе данных GenBank с помощью алгоритма Blast (blast.ncbi.nlm.nih.gov). Полученные в ходе исследования оригинальные последовательности депонированы в базу данных GenBank (ncbi.nlm.nih.gov/genbank).

### Филогенетический анализ

Для филогенетического анализа были подготовлены два набора референсных последовательностей. Первый был сформирован на основе данных U. Peintner et al. [16]. Он включал последовательности *F. fomentarius* s. s. (EF155495, GU062198, HQ189534, KM360127, MK295658), *F. fomentarius* II (HM584810, JX126886, JX183719, JX183720, KC505546), *Fomes* sp. Asia (DQ513402, EU273503, JX290073, KJ668550, MH114657), *Fomes* sp. Iran (MK050587) и *F. inzengae* (AY849306, AM981233, FN539045, GQ184604, MG719676, MK184456, MK184458). Второй набор включал последовательности линии A2 (GQ184603, JF927720, KM360128, KM396269) и B (FN539043, GQ184600, HQ189535, JX910366), описанные J. Gaper et al. [14]. В качестве референсных были использованы и последовательности, описанные нами ранее: сиквенсы сублиний A2 (MF563971, MF563973, MF563977, MF563978) и B2 (MF563981, MF563984, MF563985) [15]. Все последовательности (38) были взяты из базы данных GenBank (ncbi.nlm.nih.gov/genbank) в соответствии с их номерами. Оригинальные последовательности были добавлены к референсным и выравнены с помощью алгоритма Muscle с ручной проверкой результатов. В качестве внешней группы для всех построений использована одна последовательность *Fomes fasciatus* (Sw.) Cooke JX126900.

Филогенетические деревья были построены методом максимального правдоподобия, основанного на модели Hasegawa-Kishino-Yano [24]. Все позиции с охватом сайта менее 90% были исключены, в окончательном наборе было 520 нуклеотидов. Бутстрэп анализ (500 повторений) проводился с помощью алгоритма Subtree-Pruning-Regrafting уровня 5, исходное дерево было получено автоматически методом максимальной экономии. Деревья нарисованы в масштабе с длинами ветвей, измеряющимися количеством нуклеотидных замен на сайт; значения бутстрэп больше 60 указаны рядом с узлами. Описание каждой последовательности содержит GenBank accession number, страну или физико-географический район происхождения образца, а также субстрат. Эволюционный анализ проводился в MEGA7 [23].

База данных для расчета полиморфизма ДНК включала 51 последовательность, полученную в настоящем исследовании, и 5 последовательностей *F. fasciatus* (JX126900, JX126901, JX126906, JX126907, JX126908) [16]. Выравнивание было проведено алгоритмом Muscle с ручной проверкой результатов. Полиморфные позиции в невариабельных во всей выборке сайтах трактовались в пользу сохранения гомогенности. При наличии в выборке однозначных замен в рассматриваемой позиции хотя бы у одной последовательности полиморфизм не учитывался. Расчет количества однонуклеотидных замен в попарных сравнениях последовательностей отдельных линий и нуклеотидной дивергенции ( $D_{xy}$ ) проводился при помощи программы DnaSP v. 6.12 [25].

#### Статистический анализ

Оценка географического распространения филогенетических линий была проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа с использованием широты в качестве фактора. Статистический анализ субстратной приуроченности проведен с использованием критерия  $\chi^2$  с поправкой Йейтса. Все расчеты выполнены в статистическом пакете Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показывает филогенетический анализ последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК, базидиокарпы *F. fomentarius* s. l. с Северного, Среднего и Южного Урала, а также из Северного Казахстана относятся к филогенетическим сублиниям A2 и B2. Большая часть изолятов (34) образует гомогенный кластер с референсными изолятами сублинии A2, меньшая (17) — сублинии B2 (рис. 1, 2). Данные кластеры включают не только референсные для сублиний A2 и B2, но и для *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* последовательности соответственно.

Поэтому сублинию A2 можно соотнести с *F. fomentarius* s. s., а B2 — с *F. inzengae*.

Однозначные нуклеотидные замены между последовательностями в пределах каждой из филогенетических сублиний отсутствуют, но между собой сублинии отличаются нуклеотидными заменами в 8 позициях, и соответственно их нуклеотидная дивергенция составляет 8 пар оснований ( $D_{xy} = 0.01486$ , или 1.49%). Между сублиниями и *F. fasciatus* нуклеотидная дивергенция в 4–5 раз выше: *F. fomentarius* s. s. — в среднем 33 п. о. ( $D_{xy} = 0.06255$ , или 6.26%), а *F. inzengae* — в среднем 38 п. о. ( $D_{xy} = 0.07046$ , или 7.05%).

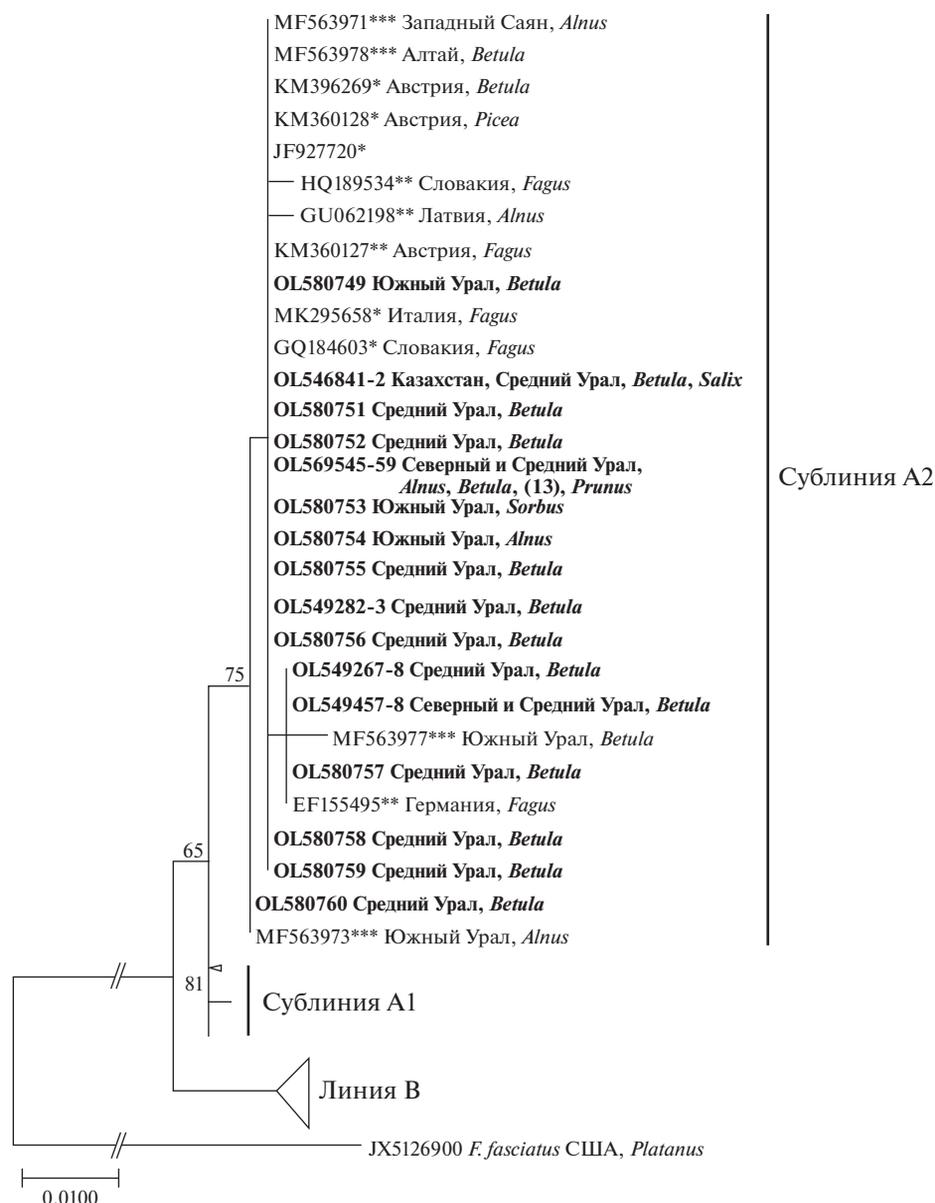
Грибы обоих филогенетических сублиний встречаются одновременно на Среднем, Южном Урале и в Северном Казахстане (см. рис. 1, 2). Большая часть образцов, идентифицируемых как *F. fomentarius* s. s., были собраны на Северном и Среднем Урале (30 находок из 34), а идентифицируемых как *F. inzengae* — на Южном Урале и в Северном Казахстане (12 находок из 17). Значимость указанных различий географического распределения филогенетических линий подтверждают результаты однофакторного дисперсионного анализа:  $F_{(2, 48)} = 13.163$ ,  $p = 0.00003$ .

Грибы сублинии *F. fomentarius* s. s. обнаружены на древесных остатках *Alnus*, *Betula*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, а *F. inzengae* — *Acer*, *Populus*, *Salix*, *Tilia*. Общим для них субстратом является лишь *Salix*. Основная часть образцов базидиокарпов сублинии *F. fomentarius* s. s. (29 из 34) были собраны на древесных остатках *Betula*, тогда как сублинии *F. inzengae* — на древесных остатках *Populus* (12 из 17). Более того, грибы сублинии *F. fomentarius* s. s. не были найдены на *Populus*, а *F. inzengae* — на *Betula*. Указанные особенности субстратного распределения грибов филогенетических линий статистически значимы:  $\chi^2 = 36.31$ ,  $p = 0.0000$ .

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На Урале *F. fomentarius* s. l. — комплексный вид, состоящий из двух описанных для Европы филогенетических линий A и B, представленных в регионе сублиниями A2 и B2. Первая из них как широко распространенный вариант линии A встречается в Европе, Азии, Северной Америке [14, 19, 20]. Сублиния B2, ассоциируемая с европейским субконтинентом, по имеющимся на настоящий момент времени данным прослеживается до Урала [15].

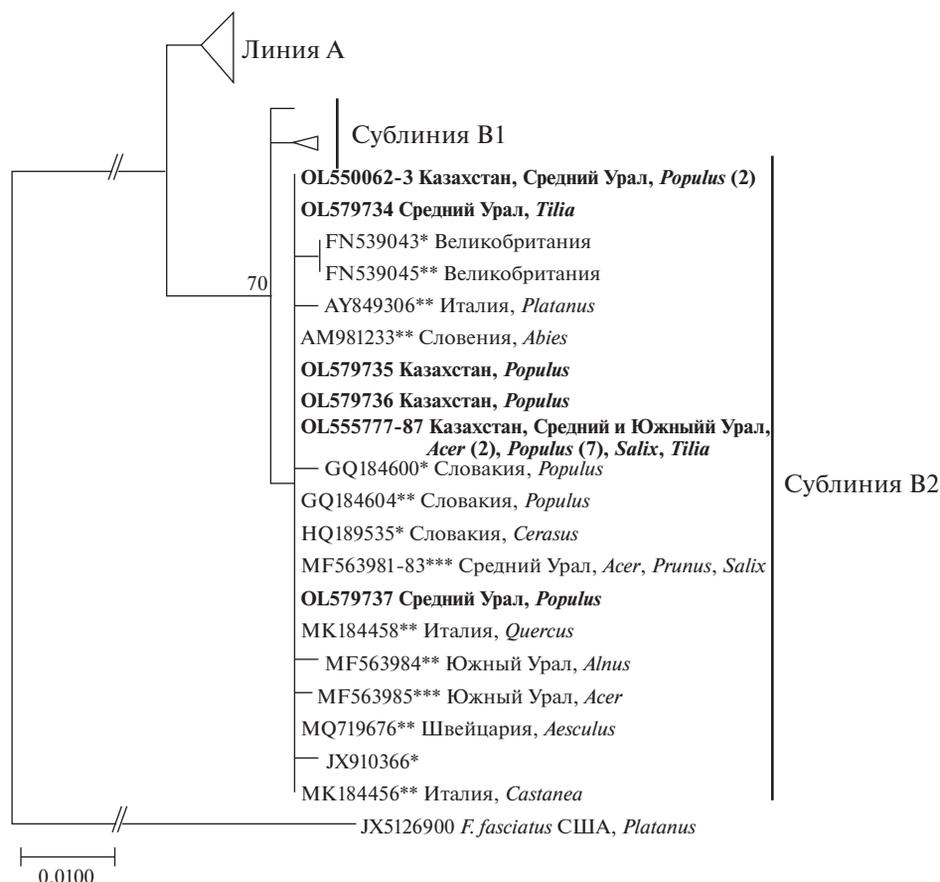
На уровне ITS последовательностей рибосомальной ДНК сублиния A2 соответствует *F. fomentarius* s. s., а B2 — *F. inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke, являющимися, по мнению U. Peintner et al. [16], двумя криптическими симпатрическими видами. По морфологическим признакам базидиокарпы *F. inzengae* отличаются лишь более мелки-



**Рис. 1.** Филогенетическое дерево изолятов *F. fomentarius* s. l. сублинии А2 или *F. fomenarius* s. s.: \* — референсные последовательности Garer et al. [14]; \*\* — референсные последовательности Peintner et al. [16]; \*\*\* — референсные последовательности Mukhin et al. [15].

ми, чем у *F. fomentarius* s. s., порами гименофора и соответственно большим их количеством на единицу площади [16]. При почти полном отсутствии морфологических различий они заметно отличаются по географическому распространению: U. Peintner et al. [16] характеризуют *F. inzengae* как средиземноморский, а *F. fomentarius* s. s. как северный вид. Грибы филогенетической линии *F. fomentarius* s. s. встречаются на древесных остатках *Fagus* и *Betula*, реже *Alnus*, *Quercus*, *Populus*, *Acer*, *Picea*, а *F. inzengae* — на *Quercus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Platanus*, *Populus*, в виде исключения — на *Abies* и *Cerasium* [16, 26].

На Урале *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* также существенно различаются по субстратным спектрам и трофическим предпочтениям. Субстратный спектр первого включает *Alnus*, *Betula*, *Prunus*, *Salix*, *Sorbus*, а *F. inzengae* — *Acer*, *Populus*, *Tilia*, *Salix*. Как и в Европе, общим для них субстратом служит лишь *Salix*. Для *F. fomentarius* s. s. основным и специфическим субстратом является *Betula*, а для *F. inzengae* — *Populus*. По мнению К. Náplavová et al. [27], южная граница распространения филогенетической линии А2 в Европе, диагностируемая нами как *F. fomentarius* s. s., определяется южной границей ареала *Betula pen-*



**Рис. 2.** Филогенетическое дерево изолятов *F. fomentarius* s. l. сублинии В2 или *F. inzengae*: \* – референсные последовательности Gaper et al. [14]; \*\* – референсные последовательности Peintner et al. [16]; \*\*\* – референсные последовательности Mukhin et al. [15].

*dula*. Следует также отметить, что *F. inzengae* был впервые описан по базидиокарпам с *Populus nigra* [16].

Дифференцированное отношение *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* по отношению к различным видам древесных остатков лежит в основе их симпатрии. Обе филогенетические линии встречаются на Среднем и Южном Урале, в Северном Казахстане, но, если судить по количеству секвенированных базидиокарпов, *F. fomentarius* s. s. чаще встречается на Северном и Среднем Урале, а *F. inzengae* – на Южном Урале и в Северном Казахстане. Подобное распределение соответствует их распространению в Европе, где *F. inzengae* также более южный по отношению к *F. fomentarius* s. s. вид.

Как было отмечено выше, филогенетические линии *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* рассматриваются как криптические, симпатрические виды [16]. Однако наши данные позволяют в этом усомниться. Во-первых, различия между *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* (8 п. о.; 1.48%) не превышают средний для ITS региона уровень внутривидовой

изменчивости у базидиальных грибов – 3.33% [28]. Во-вторых, различия между ними ниже видового уровня, показателем которого, на наш взгляд, может служить их нуклеотидная дивергенция с *F. fasciatus*: в среднем 33 п. о., 6.23% с *F. fomentarius* s. s. и 38 п. о., 7.04% с *F. inzengae*. Аналогичные данные приводят Р. Dresch et al. [29] и U. Peintner et al. [16] – нуклеотидная дивергенция между *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* составляет 9–18 п. о., а между ними и *F. fasciatus* – 41–62 п. о.

Мы считаем, что *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* необходимо рассматривать не как виды, а как филогенетические линии инфравидового уровня. Этот подход соответствует традиционным взглядам на *F. inzengae*, как на морфологическую форму *F. fomentarius* s. l. [1, 17, 18, 30, 31]. Однако, учитывая генетическую, географическую и экологическую обособленности *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae*, их таксономический ранг, скорее всего, соответствует подвиду – таксону, объединяющему географически и экологически обособленные группы популяций одного вида [32]: в нашем случае *Fomes fomentarius sensu lato*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Урале настоящий трутовик не является генетически гомогенным и состоит из двух симпатрических криптических филогенетических линий, идентифицируемых по ITS рДНК как *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae*. По своим генетическим, географическим и экологическим характеристикам они не отличаются принципиально от аналогичных филогенетических линий в Европе. Представители линии *F. fomentarius* s. s. преимущественно встречаются на Северном и Среднем Урале, а *F. inzengae* — на Южном Урале и в Северном Казахстане. Грибы линии *F. fomentarius* s. s. в основном встречаются на *Betula*, а *F. inzengae* — на *Populus*, и это лежит в основе их симпатрии в районах совместного обитания. Уровень филогенетической дивергенции *F. fomentarius* s. s. и *F. inzengae* соответствует внутривидовому уровню, и, скорее всего, их надо рассматривать как криптические и симпатрические подвиды настоящего трутовика.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 20-34-90054), РФФИ и Правительства Свердловской области (проект № 20-44-660012), РНФ (проект № 22-24-00970) и Гос. соглашения ИЭРиЖ УрО РАН (122021000092-9). Авторы выражают благодарность В.Л. Семерикову и С.А. Семериковой за помощь при обработке данных.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бондарцев А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
2. Jülich W. Deutschlands Kryptogamenflora. Bd. IIb/1. Basidiomyceten. 1. Teil. Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze/. Jena: VEB Gustav Fisher Verlag, 1984. 626 s.
3. Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores. Part 1 (Abortiporus-Lindtneria). Oslo, Norway: Fungiflora, 1993. 387 p.
4. Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1993. 231 с.
5. Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2: Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с поробразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
6. Aphyllophoroid fungi of Sverdlovsk region, Russia: biodiversity, distribution and the IUCN threat categories / A.G. Shiryaev, H. Kotiranta, V.A. Mukhin et al. Ekaterinburg: Goshchitskiy Publisher, 2009. 304 p.
7. Кудряков В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А. и др. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
8. Mukhin V.A., Diyarova D.K., Ginarskiy M.L., Zamolodchikov D.G. Carbon and Oxygen Gas Exchange in Woody Debris: the Process and Climate-Related Drivers // Forests. 2021. V. 12. № 9. P. 1156–1171. <https://doi.org/10.3390/f12091156>
9. Peintner U., Pöder R., Pümpel T. The Iceman’s fungi // Mycological Research. 1998. V. 102. P. 1153–1162. <https://doi.org/10.1017/s0953756298006546>
10. Pöder R., Peintner U. Laxatives and the ice man // The Lancet. 1999. V. 353. P. 926–926. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(05\)75032-7](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(05)75032-7)
11. Peintner U., Pöder R. Ethnomycological remarks on the Iceman’s fungi // The Iceman and His Natural Environment / Eds. Bortenschlager S., Oeggel K. Vienna: Springer, 2000. P. 143–150.
12. Roussel B., Rapior S., Masson C., Boutié P. Fomes fomentarius (L.: Fr.) Fr.: un champignon aux multiples usages // Cryptogamie Mycologie. 2002. V. 23. P. 349–366.
13. Grienke U., Zöll M., Peintner U., Rollinger J.M. European medicinal polypores — a modern view on traditional uses // Journal of Ethnopharmacology. 2014. V. 154. P. 564–583. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2014.04.030>
14. Gáper J., Gáperova S., Pristas P., Naplavova K. Medicinal value and taxonomy of the tinder polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes): a review // Int. J. Med. Mushrooms. 2016. V. 18. № 10. P. 851–859. <https://doi.org/10.1615/intjmedmushrooms.v18.i10.10>
15. Mukhin V.A., Zhuykova E.V., Badalyan S.M. Genetic variability of the medicinal tinder bracket polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes), from the Asian Part of Russia // Int. J. Med. Mushrooms. 2018. V. 20. № 6. P. 561–568. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2018026278>
16. Peintner U., Kuhnert-Finkernagel R., Wille V. et al. How to resolve cryptic species of polypores: an example in *Fomes* // IMA Fungus. 2019. V. 10. № 17. P. 1–21. <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0016-4>
17. Gilbertson R.L., Ryvarden L. North American Polypores. V. 1: Abortiporus-Lindtneria. Oslo, Norway: Fungiflora, 1986. 433 p.
18. Lécuru C., Courtecuisse R., Moreau P.-A. Nomenclatural novelties // Index Fungorum. 2019. V. 384. P. 1–2.
19. Judova J., Dubikova K., Gáperova S. et al. The occurrence and rapid discrimination of *Fomes fomentarius* genotypes by ITS-RFLP analysis // Fungal Biol. 2012. V. 116. P. 155–160. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.10.010>
20. Pristas P., Gáperova S., Gáper J., Judova J. Genetic variability in *Fomes fomentarius* reconfirmed by translation elongation factor 1- $\alpha$  DNA sequences and 25S LSU rRNA sequences // Biologia. 2013. V. 68. № 5. P. 816–820. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0228-9>
21. Zhuykova E., Mukhin V. *Fomes fomentarius* in the Urals and adjacent territories from the Institute of Plant and

- Animal Ecology herbaria. Version 1.2. Institute of Plant and Animal Ecology (IPAE). Occurrence dataset. 2021. <https://doi.org/> accessed via GBIF.org on 2022-02-22 <https://doi.org/10.15468/xnqzar>
22. Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts // *Mol. Ecol.* 1993. V. 2. P. 113–118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1993.tb00005.x>
  23. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Mol. Biol. Evol.* 2016. V. 33. P. 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
  24. Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating the human–ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA // *J. of Mol. Evol.* 1985. V. 22. P. 160–174. <https://doi.org/10.1007/BF02101694>
  25. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. et al. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets // *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34. P. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
  26. Garrido-Benavent I., Velasco-Santos J.M., Pérez-De-Gregorio M.Á. et al. *Fomes inzegae* (Ces. & De Not.) Cooke in the Iberian Peninsula // *Butll. Soc. Micol. Valenciana*. 2020. V. 24. P. 151–170.
  27. Náplavová K., Gáper J., Gáperová S. et al. Genetic and plant host differences of *Fomes fomentarius* in selected parts of Southern Europe // *Plant Biosystems*. 2020. V. 154. № 1. P. 125–127. <https://doi.org/10.1080/11263504.2019.1701129>
  28. Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M. et al. Intraspecific ITS Variability in the Kingdom Fungi as Expressed in the International Sequence Databases and Its Implications for Molecular Species Identification // *Evolutionary Bioinformatics*. 2008. V. 4. P. 193–201. <https://doi.org/10.4137/EBO.S653>
  29. Dresch P., D’Aguanno M., Rosam K. et al. Fungal Strain Matters: Colony Growth and Bioactivity of the European Medicinal Polypores *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola* and *Piptoporus betulinus* // *AMB Express*. 2015. V. 5. № 4. P. 1–14. <https://doi.org/10.1186/s13568-014-0093-0>
  30. Donk M.A. Revision der Nederländischen Homobasidiomyceteae-Aphylophoraceae II // *Mededeelingen van het botanisch Museum en Herbarium van de Rijks Universiteit te Utrecht*. 1933. V. 9. 279 p.
  31. Pilát A. Atlas des Champignons de l’Europe. T. III. Polyporaceae. Praha, 1941. P. 344–348.
  32. Биологический энциклопедический словарь / Ред. Гиляров М.С., Баев А.А., Винберг Г.Г. и др. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

УДК 574.4+631.466.1

## ДЕФАУНИРОВАНИЕ ПОЧВЫ ЦИПЕРМЕТРИНОМ В ПОЛЕВЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАХ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ПРОДУКЦИЮ МИЦЕЛИЯ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ

© 2022 г. А. Г. Зуев<sup>а, \*</sup>, А. Ю. Акулова<sup>б</sup>, А. И. Зуева<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33<sup>б</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия 119991 Москва, ГСП-1, Ленинские горы, 1

\*e-mail: agzuev.sevin@gmail.com

Поступила в редакцию 02.03.2022 г.

После доработки 20.03.2022 г.

Принята к публикации 20.03.2022 г.

Одна из важных методических задач при изучении взаимодействий почвенных грибов и беспозвоночных – разработка методов, позволяющих исключить или снизить обилие целевой группы в условиях полевого эксперимента. В двух модельных хвойных лесах (в заповедниках “Кивач” и Центрально-Лесном государственном заповеднике) исследована возможность применения циперметрина в качестве средства снижения обилия беспозвоночных при изучении их взаимодействия с микоризными грибами. В краткосрочном (30 сут) эксперименте показано значительное снижение численности почвенных беспозвоночных и отсутствие различий в биомассе мицелия микоризных грибов. В более продолжительном эксперименте (90 сут) эффект дефаунирования почвы был аналогичным, но продукция мицелия микоризных грибов снизилась по сравнению с контролем. Метод дефаунирования почвы циперметрином эффективен, но может быть рекомендован к применению только в краткосрочных полевых экспериментах.

**Ключевые слова:** дефаунирование почвы, вегетационные мешочки, пиретроиды, микобиом, макрофауна, мезофауна, хвойные леса

**DOI:** 10.31857/S0367059722050122

Почвенные беспозвоночные влияют на интенсивность роста, обилие и разнообразие почвенных грибов, в том числе формирующих микоризу. Пертурбация почвы беспозвоночными может быть причиной механического повреждения и разрушения мицелия либо, напротив, стимулирования его развития, формируя в почве новые местообитания грибов и вызывая компенсаторный рост гиф [1, 2]. Кроме того, воздействие почвенных беспозвоночных на грибные сообщества может быть трофическим [2, 3]. Однако, несмотря на высокое обилие микоризного мицелия во многих почвах, питание почвенных животных микоризными грибами зафиксировано лишь в очень немногих экспериментах [4].

Взаимодействие беспозвоночных и почвенного микобиома часто изучают путем сравнения обилия беспозвоночных в вариантах с наличием или отсутствием грибов. Так, в бореальных лесах численность некоторых видов панцирных клещей (*Oribatida*) увеличивалась в присутствии микоризных грибов [5, 6], а в эксперименте с подрезкой флоры ели показано сокращение чис-

ленности грибоядных нематод при угнетении микоризных грибов [7].

Не менее важно понимание закономерностей влияния почвенных животных на грибные сообщества. При изучении таких воздействий используют дефаунирование почвы, т.е. удаление беспозвоночных из исследуемого субстрата. Дефаунирование широко применяют при изучении колонизации почвы беспозвоночными [8], трансформации почвенного органического вещества [9], анализе взаимодействий между почвенными и наземными сообществами [10], а также при разработке методов переработки органических материалов, в частности технологий вермикюльтивирования [11].

Для оценки продукции микоризного мицелия часто используют метод вегетационных мешочков, заполненных кварцевым песком [12]. Размер ячеек подобран таким образом, что позволяет гифам прорасти внутрь субстрата, но препятствует проникновению беспозвоночных и корней, обеспечивая получение практически чистой биомассы микоризных грибов [4, 13]. Несмотря на широ-

кое применение метода вегетационных мешочков, у него есть ряд ограничений. Размер ячеек исключает из эксперимента беспозвоночных определенных размерных классов, но не обеспечивает полного отсутствия воздействия мезофауны на грибы и обладает размерной, а не таксономической специфичностью [14].

Наиболее часто применяемые методы дефаунирования – просеивание почвы через сито, промораживание субстрата или его высушивание при высоких температурах [8–10]. Однако для исследований, связанных с изучением грибных сообществ почв, такие способы не подходят: промораживание, нагревание и высушивание почвенных образцов исключают из анализа группы грибов, чувствительные к перепадам температуры и недостатку влаги [15]; просеивание изменяет агрегатный состав почвы, что также влияет на почвенную микобиоту [16].

Еще один возможный способ дефаунирования почвы – применение инсектицидов. При выборе биоцида необходимо учитывать нецелевые эффекты его использования: привнесение дополнительного источника питания микроорганизмов, стимуляция или, напротив, ингибирование их роста [14, 17]. Кроме того, действие инсектицидов может по-разному проявляться в условиях лабораторных и полевых экспериментов [14].

Циперметрин – один из перспективных биоцидов, рассматриваемых в качестве агента химического дефаунирования [18]. Это синтетический пиретроид, широко применяемый в сельском хозяйстве для защиты растений и животных от насекомых-вредителей. Циперметрин малоопасен для человека, поскольку обладает слабой способностью к кожной абсорбции и накоплению в тканях; кроме того, он быстро метаболизируется в организме [19, 20]. Стойкость циперметрина в почве достигает четырех недель [21]. Вещество входит в Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации [22].

Хотя в сельском хозяйстве циперметрин применяют в качестве акарицида [23], в экспериментах зафиксировано его воздействие на разные группы почвенных беспозвоночных. Добавление циперметрина в почву в разных дозах вызывало проявление избегающего поведения, гибель особей и снижение репродукции коллембол *Folsomia candida* [19]. Непосредственно после внесения в почву циперметрин оказывал токсическое воздействие на энхитреид (*Enchytraeus crypticus*), однако со временем токсический эффект снижался [24]. Показана эффективность циперметрина в борьбе с вредителем *Popillia japonica* Newm.: его использование значимо снизило численность личинок жука в условиях питомника [25]. В то же время влияние циперметрина на микробное со-

общество почвы неоднозначно: оно может быть как положительным, так и отрицательным в зависимости от таксона или штамма микроорганизма или дозы биоцида [26, 27].

Цель данной работы – оценка возможности применения циперметрина в качестве агента дефаунирования почвы при проведении полевых экологических экспериментов. Тестировали гипотезу: циперметрин эффективно снижает обилие беспозвоночных, но не влияет на грибы, образующие микоризу.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на базе двух модельных экосистем: 1) сосняка-беломошника на подзоле иллювиально-железистом (Rustic Podzol (Arenic), IUSS Working Group WRB, 2017) в ядре заповедника “Кивач”, Кондопожский район, Карелия [28]; 2) ельника зеленомошно-травянистого на дерново-среднеподзолистой слабооглеенной почве (Albic Retisol Loamic; WRB, 2017), расположенного на территории Центрально-Лесного государственного заповедника (ЦЛГЗ), Нелидовский район, Тверская область [29]. В Тверской области работы проводили на базе биостанции ИПЭЭ РАН “Оковский лес”, расположенной на территории ЦЛГЗ.

В каждой модельной экосистеме в первой половине июня 2021 г. на расстоянии 20–25 м друг от друга были заложены четыре экспериментальные площадки. На каждой площадке с помощью стальной рамки были извлечены 6 почвенных монолитов размером 10 × 10 × 10 см. Три монолита с каждой площадки были насыщены до полной полевой влагоемкости 2%-ным раствором циперметрина (препарат “Клещевит Супер”, АО “Август”, Россия) в полевых условиях. Почвенный монолит вместе с металлической рамкой помещался на мелкое металлическое сито, вставленное в пластиковое ведро, и насыщался раствором биоцида под высотой столба раствора приблизительно 1 см до тех пор, пока избыток раствора не начинал сочиться с нижней стороны монолита. Использованный в эксперименте препарат соответствует ГОСТ Р 51247-99 [30, 31]. Контрольные монолиты были насыщены до полной полевой влагоемкости водопроводной водой.

Почвенные монолиты были изолированы от окружающей почвы мелкоячеистой (размер ячеек 50 мкм) сеткой из нержавеющей стали (далее – мезокосмы). Выбранный размер ячеек препятствует проникновению в мезокосмы корней деревьев и большинства размерных групп почвенных беспозвоночных, но не мицелия [12]. В каждый мезокосм было помещено по одному вегетационному мешочку (6 × 6 см) из полиамидной ситовой ткани (размер ячеек 46 мкм), наполненному 20 г

прокаленного кварцевого песка с размером частиц 0.5–0.8 мм [32]. Мезокосмы были немедленно помещены в лунки, образовавшиеся после их изъятия. По три аналогичных мешочка были заложены в окружающую почву вне мезокосмов на каждой площадке (всего 72 мешка).

Для оценки краткосрочного и пролонгированного действия циперметрина на обилие почвенных животных и продукцию мицелия микоризных грибов изъятие мезокосмов на двух модельных площадках было проведено через разные промежутки времени: 30 сут для заповедника “Кивач” и 90 сут – для ЦЛГЗ. По три контрольные почвенные пробы размеров, аналогичных размерам мезокосмов, были извлечены с каждой площадки одновременно с изъятием мезокосмов.

Почвенные животные были экстрагированы из извлеченных мезокосмов с использованием сухих экстракторов Тульгрена в течение 7 сут и зафиксированы в 70%-ном этаноле. Численность и групповой состав почвенных беспозвоночных определяли с помощью бинокулярной лупы.

Биомассу микоризного мицелия оценивали с использованием модифицированного метода эпифлуоресцентной микроскопии [33, 34]. Содержимое вегетационного мешочка (20 г кварцевого песка + мицелий) помещали в пробирку с 40 мл стерильного физиологического раствора и встряхивали в течение 60 с. Аликвоту объемом 100 мкл фильтровали на вакуумной установке через черный нефлуоресцирующий мембранный фильтр Whatmann Cусlorge с диаметром пор 0.22 мкм. Окраску проводили нанесением на фильтр 10%-ного водного раствора калькофлуора белого в течение 5 мин. Длину гиф измеряли подсчетом числа пересечений с сеткой известного шага (grid-intersection method [35]) при увеличении  $\times 400$  эпифлуоресцентного микроскопа Микромед № 1709393, оснащенного системой визуализации TouрCam 5.1 MP (Hangzhou TouрTek Photonics Co., Ltd.). Шаг сетки составлял 20 мкм. Для каждого образца измеряли диаметр от 20 до 50 гиф (20 полей зрения) с использованием утилиты TouрTek View. Для расчета объема грибного мицелия приняли среднее значение диаметра мицелия для каждого образца. Для пересчета объема мицелия в биомассу использовали среднее значение плотности грибного мицелия ( $0.001063 \text{ г/мм}^3$  [36]), а также среднее содержание углерода в мицелии макромицетов (40.96% [37]).

Статистической единицей была пробная площадь ( $n = 4$ ), т.е. среднее значение для трех мезокосмов в каждом из вариантов эксперимента или трех контрольных монолитов. Всего проанализировано 72 пробы (48 мезокосмов и 24 контрольных монолита). Результаты экспериментов со сроками экспозиции 30 и 90 сут, проведенных в

заповеднике “Кивач” и ЦЛГЗ, не сравнивали друг с другом.

Статистический анализ выполнен в среде R 3.6.1 [38]. Все базовые манипуляции с табличными данными произведены с использованием пакета dplyr [39]. Влияние дефаунирования на обилие беспозвоночных, а также продукцию мицелия оценивали при помощи линейных моделей с вариантами “дефаунирование” (ДФ), “контрольные мезокосмы” (К, контроль – почвенные монолиты, насыщенные водой) и “окружающая почва” (ВК – внешний контроль, т.е. пробы, не изолированные металлической сеткой). Для каждой таксономической группы использовали отдельную линейную модель. При низкой численности беспозвоночных во всех сравниваемых вариантах (суммарная численность во всех повторностях менее 8 особей;  $< 2n$ ) данные были трансформированы в биномиальные (0 и 1) и применяли модели для биномиального распределения (пакет lme4 [40]).

Статистическую значимость влияния дефаунирования на каждую отдельную группу почвенных беспозвоночных оценивали с помощью функции Anova пакета car [41]. Различия биомассы мицелия оценивали методом наименьших квадратов (Tukey-adjusted least-squares means test), функция lsmeans пакета emmeans [42]. Графическая обработка данных выполнена с использованием пакетов ggplot2 [43] и cowplot [44].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Численность почвенных беспозвоночных.** В результате 30-дневного эксперимента в заповеднике “Кивач” обнаружено выраженное действие раствора циперметрина на почвенных беспозвоночных. В дефаунированных мезокосмах полностью отсутствовали пауки (Araneae), а также некоторые группы насекомых – полужесткокрылые (Hemiptera) и перепончатокрылые (Hymenoptera). Черви и энхитреиды (Oligochaeta) отсутствовали как в дефаунированных, так и в контрольных мезокосмах при единичной встречаемости в окружающей почве.

Численность наиболее обильных представителей почвенной мезофауны – клещей (Acari) и коллембол (Collembola) – значимо снижалась в дефаунированных мезокосмах ( $t = -2.990$ ,  $p = 0.0173$  и  $t = -7.170$ ,  $p < 0.001$  соответственно). Несмотря на присутствие этих групп в дефаунированных образцах, их численность была резко сокращена: клещей – до 6 раз, коллембол – до 19 раз по сравнению с контролем (табл. 1), причем значимые различия между контрольными мезокосмами (К) и окружающей почвой (ВК) отсутствовали. Численность протур (Protura) также значимо снижалась при дефаунировании ( $t = -2.346$ ,  $p = 0.0470$ ), хотя отдельные особи протур, а также

**Таблица 1.** Численность различных групп почвенных беспозвоночных в 30- и 90-дневных экспериментах по дефаунированию почвы раствором циперметрина (ВК – окружающая почва, К – контрольные мезокосмы, ДФ – дефаунированные мезокосмы)

| Таксономическая группа | Заповедник “Кивач”, 30 сут |              |             |                | ЦЛГЗ, 90 сут |              |             |                |
|------------------------|----------------------------|--------------|-------------|----------------|--------------|--------------|-------------|----------------|
|                        | ВК                         | К            | ДФ          | <i>p</i>       | ВК           | К            | ДФ          | <i>p</i>       |
| Oligochaeta            | 1.3 ± 1.3                  |              |             | 0.3323*        | 0.8 ± 0.3    | 2.5 ± 1.2    |             | 0.0823         |
| Myriapoda              |                            |              |             |                | 0.3 ± 0.3    | 0.3 ± 0.3    |             | 0.4033*        |
| Acari                  | 121.8 ± 12.3               | 142.0 ± 47.1 | 24.3 ± 12.6 | <b>0.0180</b>  | 218.0 ± 58.3 | 285.0 ± 92.2 | 57.0 ± 20.0 | 0.0818         |
| Araneae                | 0.8 ± 0.3                  | 1.3 ± 0.3    |             | <b>0.0485*</b> | 1.3 ± 0.5    | 1.8 ± 0.8    |             | 0.0958         |
| Collembola             | 26.8 ± 1.9                 | 28.3 ± 4.9   | 1.5 ± 0.9   | <b>0.0001</b>  | 203.3 ± 29.7 | 149.8 ± 15.7 | 41.0 ± 16.2 | <b>0.0015</b>  |
| Coleoptera (imago)     |                            |              |             |                | 1.0 ± 0.4    | 0.5 ± 0.3    |             | <b>0.0438*</b> |
| Coleoptera (larvae)    | 3.3 ± 1.3                  | 2.3 ± 0.9    | 0.3 ± 0.3   | 0.1153         | 1.0 ± 0.4    | 3.8 ± 0.9    | 0.5 ± 0.5   | <b>0.0101</b>  |
| Diptera (larvae)       | 4.8 ± 2.5                  | 5.0 ± 2.0    | 0.5 ± 0.5   | 0.2107         | 4.0 ± 1.3    | 8.8 ± 1.7    | 0.3 ± 0.3   | <b>0.0027</b>  |
| Hemiptera              | 0.8 ± 0.8                  | 2.7 ± 0.9    |             | 0.0512         | 0.5 ± 0.5    | 6.5 ± 2.2    |             | <b>0.0117</b>  |
| Hymenoptera            | 0.5 ± 0.3                  | 0.3 ± 0.3    |             | 0.1715*        |              |              |             |                |
| Protura                | 3.3 ± 1.0                  | 8.7 ± 1.7    | 0.3 ± 0.3   | <b>0.0015</b>  |              |              |             |                |

Примечание. Приведены средние значения и стандартные ошибки среднего (SE; для всех случаев  $n = 4$ ). Величины  $p$  рассчитаны по результатам ANOVA, выполненных для линейных моделей с  $t$ -распределением или биномиальным (\*) распределением. Полу жирным выделены величины  $p < 0.05$ .

единичные личинки двукрылых и жуков были отмечены в дефаунированных мезокосмах.

В 90-дневном эксперименте в ЦЛГЗ дефаунирование почвы циперметрином также было эффективным. Групповой состав населения дефаунированных мезокосмов совпадал с результатами 30-дневного эксперимента: в них полностью отсутствовали пауки, имаго жуков, многоножки и олигохеты, а также полужесткокрылые, отмеченные в контрольных вариантах (см. табл. 1). Численность личинок двукрылых и жуков была значимо выше в контрольных мезокосмах по сравнению с другими вариантами ( $t = 3.146$ ,  $p = 0.0118$  и  $t = 2.755$ ,  $p = 0.0223$ ).

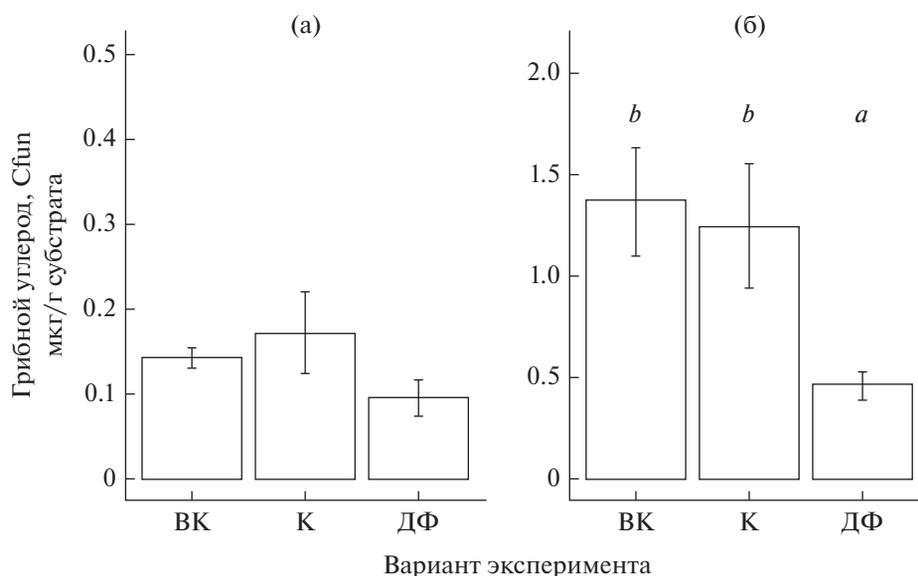
Снижение численности коллембол в дефаунированных мезокосмах было значимым после 90 сут экспозиции ( $t = -5.322$ ,  $p = 0.0005$ ) и составляло до 6 раз по сравнению с контрольными вариантами. Численность коллембол в контрольных мезокосмах в среднем была на четверть ниже по сравнению с окружающей почвой. Снижение численности клещей в эксперименте в среднем составляло до 5 раз по сравнению с контрольными мезокосмами, однако данный эффект был статистически незначим.

**Биомасса мицелия микоризных грибов.** Диапазон средних значений диаметра грибного мицелия составил от 1.6 до 4.2 мкм, биомасса мицелия, в основном септированного, – от 0.143 до 4.979 мг С/г субстрата. Такие морфологические характеристики дополнительно указывают на преобладание мицелия макромицетов в вегетационных мешочках. Продукция мицелия микоризных грибов

значимо не различалась между экспериментальным и контрольным вариантами после 30 сут экспозиции (рис. 1). После экспозиции 90 сут продукция мицелия в дефаунированных мезокосмах была значимо меньше, чем в контрольных ( $t = 3.281$ ,  $p = 0.0110$ ) и окружающей почве ( $t = 3.771$ ,  $p = 0.0038$ ), а между контрольными мезокосмами (К) и окружающей почвой (ВК) не различалась.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Несмотря на различный таксономический состав почвенных беспозвоночных в контрольных вариантах двух исследованных лесов, в экспериментальных мезокосмах были обнаружены только представители некоторых групп, а именно Acari, Collembola, Protura (в эксперименте на территории заповедника “Кивач”), личинки Coleoptera и Diptera. Низкая численность олигохет, по видимому, связана с использованием сухих эклекторов, и действие циперметрина на эту группу почвенных беспозвоночных требует дополнительных исследований. Для обильных групп (Acari, Collembola) показано снижение численности на порядок по сравнению с контрольными вариантами для обоих сроков экспозиции (30 и 90 сут). В случаях исходно низкой численности таксона или высокой гетерогенности пространственного распределения снижение численности под действием биоцида было статистически незначимо, но также заметно (см. табл. 1). Это соответствует известным данным о широком спектре действия циперметрина [45].



**Рис. 1.** Продукция микоризного мицелия (количество “грибного” углерода, мкг/г субстрата) в различных вариантах эксперимента: в почве вне мезокосмов (окружающая почва, ВК), в контрольных (К) и дефавнированных (ДФ) мезокосмах: а – экспозиция 30 сут, заповедник “Кивач”; б – экспозиция 90 сут, ЦЛГЗ. Показаны средние значения и стандартные ошибки среднего (SE; для всех случаев  $n = 4$ ). Разные буквы указывают на статистически значимые различия (Least-squared means test,  $p < 0.05$ ).

Пиретроиды, в том числе циперметрин, могут по-разному влиять на различные таксоны беспозвоночных. Их эффективность зависит в том числе от способности проникать через кутикулу [46], поэтому выживание определенных групп почвенных беспозвоночных может быть связано с особенностями их покровов. Для ряда представителей двукрылых показана возможность формирования устойчивости к циперметрину за счет особенностей структуры и состава протеинов кутикулы, что представляет проблему при контроле их численности [47, 48]. Для некоторых жесткокрылых отмечена большая восприимчивость взрослых особей к инсектицидам по сравнению с личинками [49].

Представители Acari, а также Collembola и Protura – небольшие организмы, обитающие в основном в почвенных порах [50]. Помимо малых размеров, они обладают определенными морфологическими и поведенческими особенностями. У Oribatida (Acari) отмечена реализация нескольких путей защиты от намкания: гидрофобность поверхности тела достигается в результате сочетания структурных и химических особенностей их покровов [51]. Protura ведут скрытный образ жизни и перемещаются внутри почвенного профиля в ответ на неблагоприятные факторы [52, 53]. Для Collembola ранее отмечалось избегающее поведение в присутствии циперметрина [19]. Небольшие размеры в сочетании с водоотталкивающими покровами Oribatida, скрытым образом жизни Protura и особенностями реакции Collembola на присутствие пиретроида, вероятно, могли позво-

лить отдельным представителям этих групп почвенных беспозвоночных избежать воздействия раствора циперметрина.

Биомасса мицелия микоризных грибов в дефавнированных мезокосмах не отличалась от контрольных вариантов после 30 сут экспозиции, но была значимо меньше после 90 сут, тогда как контрольные мезокосмы и окружающая почва в обеих модельных экосистемах не отличались. Абсолютные значения биомассы мицелия микоризных грибов сопоставимы с некоторыми опубликованными данными [7], однако в целом оказались на один-два порядка ниже, чем в аналогичных биотопах [32], в том числе с использованием такого же метода определения биомассы [54]. Мы предполагаем, что это связано с необходимостью для грибных гиф преодолеть дополнительное расстояние от стенки мезокосма до стенки вегетационного мешочка. Скорость преодоления краем зоны роста мицелия микоризных грибов 3–4 см почвы, разделяющих стенки вегетационного мешочка и мезокосма, соотносится с известными темпами роста экстратрикулярного мицелия в хвойных лесах [55]. Наши результаты показывают, что кратковременное изъятие почвенного монолита, его экспозиция в мезокосме из металлической сетки, а также сам материал сетки не оказывают существенного воздействия на мицелий микоризных грибов и его проникающую способность. Следовательно, использованная конструкция мезокосмов применима в экспериментах по исследованию грибных сообществ почв.

Снижение обилия грибов после 90 дней экспозиции в присутствии циперметрина соответствует некоторым опубликованным данным. Добавленный в питательную среду циперметрин подавлял вегетативный рост отдельных штаммов микромицетов *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. и *Hirsutella citriformis* Speare [17]. Показано, что циперметрин может проявлять спороцидные свойства [56]. В другом лабораторном эксперименте по изучению влияния различных пестицидов на микоризные грибы эффект циперметрина проявился по-разному: инсектицид подавлял рост 25% штаммов, относящихся к разным видам, но в низких концентрациях, напротив, стимулировал рост одного из них [57]. Для точной оценки реакции каждого конкретного сообщества на внесение биоцида целесообразно изучение возможности использования разных концентраций циперметрина для дефаунизации почвы.

Вместе с тем при непосредственной обработке почвенных образцов различными инсектицидами циперметрин не оказывал значительного влияния на количество грибных колониобразующих единиц [18]. В эксперименте по совместному применению пестицидов и энтомопатогенных грибов смесь циперметрина и хлорпирифоса оказалась единственным препаратом, не снизившим жизнеспособность гриба *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) в суспензии [23].

Следовательно, циперметрин способен отрицательно влиять на рост мицелиальных, в том числе микоризных, грибов, что могло привести к снижению биомассы их мицелия в 90-суточном эксперименте. Отсутствие стимуляции роста мицелия микоризных грибов в результате снижения численности беспозвоночных – потенциальных микофагов – хорошо соотносится с данными о низкой трофической активности почвенной мезофауны в отношении микоризных грибов [4, 58].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в двух параллельно проведенных экспериментах обнаружены схожие по интенсивности негативные эффекты обработки почвы циперметрином на численность почвенных беспозвоночных. Показано, что при кратковременной экспозиции (30 сут) однократная обработка почвы циперметрином резко снизила численность большинства групп беспозвоночных, а биомасса мицелия микоризных грибов была не отличима от контрольных значений. На основе этих результатов циперметрин можно рекомендовать к использованию в кратковременных полевых экспериментах для дефаунирования почвы. При более длительной экспозиции (90 сут) эффект дефаунирования сохранился, но проявилось нецелевое отрицательное влияние циперметрина на продукцию мицелия микоризных грибов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 20-34-90088) и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

Авторы выражают благодарность А.В. Тиунову (ИПЭЭ РАН) за помощь в разработке дизайна полевых экспериментов, Д.И. Коробушкину (ИПЭЭ РАН) за помощь в полевых работах, а также дирекциям заповедника “Кивач”, Центрально-Лесного заповедника и лично А.К. Сарасовой (Институт леса КарНЦ РАН) за содействие в проведении полевых работ.

В ходе проведения исследования соблюдались применимые этические нормы. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Crowther T.W., A’Bear A.D. Impacts of grazing soil fauna on decomposer fungi are species-specific and density-dependent // *Fungal Ecology*. 2012. V. 5. № 2. P. 277–281. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2011.07.006>
2. Janoušková M., Kohout P., Moradi J. et al. Microarthropods influence the composition of rhizospheric fungal communities by stimulating specific taxa // *Soil Biology and Biochemistry*. 2018. V. 122. P. 120–130. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.04.016>
3. Pollierer M.M., Dyckmans J., Scheu S., Haubert D. Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific <sup>13</sup>C fatty acid analysis // *Functional Ecology*. 2012. V. 26. № 4. P. 978–990. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02005.x>
4. Bluhm S.L., Potapov A.M., Shrubovych J. et al. Protura are unique: first evidence of specialized feeding on ectomycorrhizal fungi in soil invertebrates // *BMC Ecology*. 2019. V. 19. № 1. P. 1–7. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0227-y>
5. Remén C., Persson T., Finlay R., Ahlström K. Responses of oribatid mites to tree girdling and nutrient addition in boreal coniferous forests // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. V. 40. № 11. P. 2881–2890. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.08.006>
6. Remén C. Unravelling the feeding habits of fungivores. Doctoral Thesis, Uppsala: Swed. Univ. Agricult. Sci., 2010. 80 p.
7. Kudrin A.A., Zuev A.G., Taskaeva A.A. et al. Spruce girdling decreases abundance of fungivorous soil nematodes in a boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. V. 155. № P. 108184. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108184>
8. Любчанский И.И., Залиш Л.В., Марченко И.И., Беспалов А.Н. Колонизация почвенными микроартроподами образцов с разными эдафическими свойствами на каменноугольных выработках в Кузбассе (Западная Сибирь) // *Евразийский энтомологический журнал*. 2019. Т. 18. № 2. С. 84 – 90.

9. *Mordkovich V.G., Berezina O.G., Lyubchanskii I.I.* et al. Transformation of soil organic matter in microarthropod community from the northern taiga of west Siberia // *Biology Bulletin*. 2006. V. 33. № 1. P. 81–86. <https://doi.org/10.1134/S1062359006010122>
10. *Scheu S., Theenhaus A., Jones T.H.* Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development // *Oecologia*. 1999. V. 119. № 4. P. 541–551. <https://doi.org/10.1007/s004420050817>
11. Пат. 2707630 С1 Российская Федерация, МПК А01К 67/033. Способ разведения дождевых червей / Князев С.Ю., Голованова Е.В., заявитель и патентообладатель Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Омский государственный педагогический университет”. № 2019112475; заявл. 24.04.2019; опубл. 28.11.2019; Бюл. № 34. 8 с.
12. *Wallander H., Nilsson L.O., Hagerberg D., Erland B.* Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field // *New Phytologist*. 2001. V. 151. № 3. P. 753–760. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00199.x>
13. *Ekblad A., Wallander H., Godbold D.L.* et al. The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling // *Plant and Soil*. 2013. V. 366. № 1. P. 1–27. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1630-3>
14. *Lan L., Zhang L., Shen Y.* et al. Naphthalene exerts non-target effects on the abundance of active fungi by stimulating basidiomycete abundance // *J. of Mountain Science*. 2020. V. 17. № 8. P. 2001–2010. <https://doi.org/10.1007/s11629-020-5985-7>
15. *Magan N.* Fungi in extreme environments // *Environmental and Microbial Relationships. The MYCOTA IV, 2-nd edn.* / Eds. Kubicek C.P., Druzhinina I.S. Berlin, Germany: Springer Verlag, 2007. P. 85–103. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-71840-6>
16. *Penton C.R., Gupta V.V., Yu J., Tiedje J.M.* Size matters: assessing optimum soil sample size for fungal and bacterial community structure analyses using high throughput sequencing of rRNA gene amplicons // *Frontiers in Microbiology*. 2016. V. 7. P. 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00824>
17. *Pérez-González O., Sánchez-Peña S.R.* Compatibility in Vitro and in Vivo of the Entomopathogenic Fungi *Beauveria bassiana* and *Hirsutella citriformis* with Selected Insecticides // *Southwestern Entomologist*. 2017. V. 42. № 3. P. 707–718. <https://doi.org/10.3958/059.042.0309>
18. *Vig K., Singh D.K., Agarwal H.C.* et al. Soil microorganisms in cotton fields sequentially treated with insecticides // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2008. V. 69. № 2. P. 263–276. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2006.12.008>
19. *Zortéa T., Baretta D., Maccari A.P.* et al. Influence of cypermethrin on avoidance behavior, survival and reproduction of *Folsomia candida* in soil // *Chemosphere*. 2015. V. 122. P. 94–98. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.11.018>
20. *Al-Smadi B.M., Al Oran E.H., Hajar H.A.A.* Adsorption-desorption of cypermethrin and chlorfenapyr on Jordanian soils // *Arabian J. of Geosciences*. 2019. V. 12. № 15. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s12517-019-4614-7>
21. *Максименко Л.В., Гурова А.И.* Эколого-токсикологическая характеристика пестицидов класса синтетических пиретроидов // *Вестник Российского ун-та дружбы народов. Серия: Медицина*. 2004. № 2. С. 102–107.
22. Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации. Информация в “Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации”, приведена по состоянию на 20 июля 2021 г. Пестициды. Ч.1. М., 2021.
23. *Webster A., Reck J., Santi L.* et al. Integrated control of an acaricide-resistant strain of the cattle tick *Rhipicephalus microplus* by applying *Metarhizium anisopliae* associated with cypermethrin and chlorpyrifos under field conditions // *Veterinary Parasitology*. 2015. V. 207. № 3–4. P. 302–308. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2014.11.021>
24. *Testa M., da Silva A.S., Segat J.C.* et al. Impacts on reproduction of *Enchytraeus crypticus* in fertilized soils with chicken litter treated with synthetic and natural insecticide // *Environmental Toxicology and Pharmacology*. 2020. V. 78. P. 103386. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2020.103386>
25. *Mori N., Santoiemma G., Glazer I.* et al. Management of *Popillia japonica* in container-grown nursery stock in Italy // *Phytoparasitica*. 2022. V. 50. № 1. P. 83–89. <https://doi.org/10.1007/s12600-021-00948-2>
26. *Srinivasulu M., Ortiz D.R.* Effect of pesticides on bacterial and fungal populations in Ecuadorian tomato cultivated soils // *Environ. Process*. 2017. V. 4. P. 93–105.
27. *Dalma K.E., Teodor R., Lech W.S.* et al. Cypermethrin non-target impact on soil microbial communities: laboratory artificial incubation experiment // *Agricultura*. 2019. V. 109–110. № 1–2. P. 132–139.
28. *Тихомиров А.А.* Растительность и флора заповедника “Кивач” // *Флористические исследования в Карелии*. Петрозаводск, 1988. С. 62–95.
29. *Пузаченко Ю.Г.* Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник // *Деловой мир*. М., 2007. 80 с.
30. ГОСТ Р 51247-99. Пестициды. Общие технические условия. М.: Изд-во стандартов, 1999. 11 с.
31. Система сертификации ГОСТ Р Федеральное агентство по техническому регулированию и метрологии. Сертификат соответствия № РОСС RU.F:33/Y00932 Клещевит супер/Комарод. Серийный выпуск / Испытательная лаборатория ООО “ТЕСТИСПЫТАНИЯ”, изготовитель Акционерное общество Фирма “Август”. № 0232935, с 03.06.2019 по 02.06.2022.
32. *Zuev A.G., Khmeleva M.V., Tiunov A.V.* Collecting fungal mycelium using in-growth mesh bags: Effects of the sand particle size and seasonality // *Pedobiologia*. 2019. V. 77. P. 150591. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2019.150591>

33. Федоров В.Д. Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы. М.: ПИМ, 2006. 367 с.
34. Tiunov A.V., Scheu S. Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae) // Soil Biology and Biochemistry. 1999. V. 31. № 14. P. 2039–2048. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00127-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00127-3)
35. Olson F.C.W. Quantitative estimates of filamentous algae // Transactions of the American Microscopical Society. 1950. V. 69. № 3. P. 272–279. <https://doi.org/10.2307/3223098>
36. Bakken L.R., Olsen R.A. Buoyant densities and dry-matter contents of microorganisms: conversion of a measured biovolume into biomass // Applied and Environmental Microbiology. 1983. V. 45. № 4. P. 1188–1195. <https://doi.org/10.1128/aem.45.4.1188-1195.1983>
37. Högborg M.N., Högborg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // New Phytologist. 2002. V. 154. № 3. P. 791–795. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00417.x>
38. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2019.
39. Wickham H. Data manipulation with dplyr // Proceedings of the R User Conference. Los Angeles, CA, USA, 2014. V. 30. 81 p.
40. Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4 // J. Stat. Softw. 2015. V. 67. № 1. P. 1–48.
41. Fox J., Weisberg S., Price B. et al. Package “car”. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2021. 152 p.
42. Lenth R.V. Estimated marginal means, aka least-squares means [R Package Emmeans Version 1.6. 0]. Comprehensive R Archive Network (CRAN), 2021.
43. Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2016. 260 p.
44. Wilke C.O. cowplot: streamlined plot theme and plot annotations for “ggplot2”. R package version 1.0.0. 2020. V. 9.
45. Stanley J., Preetha G. Pesticide toxicity to non-target organisms: Exposure, Toxicity and Risk Assessment Methodologies. Berlin, Germany: Springer, 2016. 502 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7752-0>
46. Еремина О.Ю., Ибрагимхалилова И.В. Синергическое действие бинарных смесей неоникотиноидов и пиретроидов на насекомых // Агрохимия. 2010. № 2. С. 37–44.
47. Scott J.G., Yoshimizu M.H., Kasai S. Pyrethroid resistance in *Culex pipiens* mosquitoes // Pesticide Biochemistry and Physiology. 2015. V. 120. P. 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2014.12.018>
48. Balabanidou V., Grigoraki L., Vontas J. Insect cuticle: a critical determinant of insecticide resistance // Current Opinion in Insect Science. 2018. V. 27. P. 68–74. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.03.001>
49. Athanassiou C.G., Kavallieratos N.G., Boukouvala M.C. et al. Efficacy of alpha-cypermethrin and thiamethoxam against *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) and *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) on concrete // J. of Stored Products Research. 2015. V. 62. P. 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.jspr.2015.04.003>
50. Ertiban S.M. Soil fauna as webmasters, engineers and bioindicators in ecosystems: Implications for conservation ecology and sustainable agriculture // Amer. J. of Life Sciences. 2019. V. 7. № 1. P. 17–26. <https://doi.org/10.11648/j.ajls.20190701.14>
51. Raspotnig G., Maticsek T. Anti-wetting strategies of soil-dwelling Oribatida (Acari) // Acta Soc. Zool. Bohem. 2010. V. 74. P. 91–96.
52. Pass G., Szucsich N.U. 100 years of research on the Protura: many secrets still retained // Soil Organisms. 2011. V. 83. № 3. P. 309–334.
53. Galli L., Capurro M., Colasanto E. et al. A synopsis of the ecology of Protura (Arthropoda: Hexapoda) // Revue suisse de Zoologie. 2020. V. 126. № 2. P. 155–164. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3463443>
54. Tiunov A.V., Scheu S. Microbial biomass, biovolume and respiration in *Lumbricus terrestris* L. cast material of different age // Soil Biol. and Biochem. 2000. V. 32. № 2. P. 265–275. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00165-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00165-0)
55. Read D.J. The mycorrhizal mycelium // Mycorrhizal functioning. New York: Chapman and Hall, 1992. P. 102–133.
56. Cazorla D., Morales Moreno P. Compatibility of 13 *Beauveria bassiana* isolates pathogenic to *Rhodnius prolixus* (Triatominae) with insecticides // Boletín de Malariología y Salud Ambiental. 2010. V. 50. № 2. P. 261–270.
57. Laatikainen T., Heinonen-Tanski H. Mycorrhizal growth in pure cultures in the presence of pesticides // Microbiological Research. 2002. V. 157. № 2. P. 127–137. <https://doi.org/10.1078/0944-5013-00139>
58. Potapov A.M., Tiunov A.V. Stable isotope composition of mycophagous collembolans versus mycotrophic plants: do soil invertebrates feed on mycorrhizal fungi? // Soil Biol. Biochem. 2016. V. 93. P. 115–118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.001>

УДК 599.363:[504.5:669.2/.8](470/54)

## МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА КОНЦЕНТРАЦИЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ОРГАНИЗМЕ ЗЕМЛЕРОЕК РОДА *SOREX* В ПЕРИОДЫ ВЫСОКИХ И СНИЖЕННЫХ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2022 г. С. В. Мухачева\*

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

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

Поступила в редакцию 18.02.2022 г.

После доработки 17.05.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Анализировали многолетнюю динамику накопления Cu, Zn, Cd и Pb в содержимом желудка и печени четырех видов землероек рода *Sorex*, обитающих в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода в периоды его высоких (1990–1997 гг.), сниженных (1998–2009 гг.) и почти прекратившихся (2010–2019 гг.) выбросов. Минимальные концентрации всех элементов в организме животных отмечены на незагрязненных участках, максимальные – в непосредственной близости от завода (Cu, Zn, Pb) или при умеренном загрязнении (Cd). Видовая специфика накопления рассмотренных элементов в организме определялась составом рационов и выражалась в повышенной аккумуляции Cu и Cd в печени *S. araneus*, Pb – *S. caecutiens*. Многократное сокращение промышленных выбросов не привело к эквивалентному снижению содержания тяжелых металлов (ТМ) ни в корме, ни в организме землероек. За 30 лет направленные изменения концентраций ТМ в печени отмечены только у *S. caecutiens*: на сильно загрязненных участках (1–3 км от завода) содержание Zn не изменилось, концентрации Cd и Pb снизились в 1.2–1.5 раза, а Cu, напротив, увеличились в 1.5 раза; в зоне умеренного загрязнения (4–10 км) содержание Cu, Zn и Pb не изменилось, а концентрации Cd уменьшились в 1.5 раза; на фоновой территории (20–34 км) содержание эссенциальных элементов (Cu, Zn) поддерживалось на одном уровне, а токсичных (Cd и Pb) снизилось в 4–5 раз.

**Ключевые слова:** промышленное загрязнение, естественное восстановление экосистем, медь, цинк, кадмий, свинец, печень, рацион, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, *S. isodon*

DOI: 10.31857/S0367059722050092

В последние десятилетия в большинстве стран в силу разных причин выбросы промышленных предприятий сокращаются [1, 2]. Однако разнообразные загрязнители, в том числе тяжелые металлы (ТМ), продолжают циркулировать в окружающей среде в течение длительного времени, оказывая негативное воздействие на биоту [3]. Скорость восстановления разных компонентов наземных экосистем после снижения выбросов неодинакова и зависит от многих факторов, в том числе от снижения токсической нагрузки [4–12]. Поэтому для изучения закономерностей естественного восстановления экосистем необходима информация о динамике поступления поллютантов в среду и их содержании в компонентах биоты [2].

Мелких млекопитающих – мышевидных грызунов и мелких насекомоядных – традиционно рассматривают в качестве модельных объектов экокотксикологических исследований благодаря их широкому распространению, значительной численности, высокой плодовитости, относительной оседлости и простоте сбора [13, 14]. В наземных

экосистемах мелкие млекопитающие играют разные функциональные роли – как первичных (фитофаги), так и вторичных (зоофаги) консументов. Их использование позволяет охарактеризовать токсическую нагрузку одновременно на двух уровнях: концентрации элементов в содержимом желудка дают интегральную оценку поступления загрязнителей с кормом, а данные о накоплении в органах-депо служат ее “маркером” на уровне организма [15].

Мелкие насекомоядные, в том числе землеройки рода *Sorex*, представляют потенциальный интерес для долговременных исследований. Небольшие размеры тела, высокая скорость метаболизма и диета на основе беспозвоночных, накапливающих значительные количества ТМ, делают их более уязвимыми к воздействию ксенобиотиков по сравнению с другими млекопитающими [16–18]. Антропогенное загрязнение приводит к существенным изменениям у землероек на разных уровнях организации – от ценотического и популяционного до организменного и клеточно-

го [8, 16, 19–23]. Экспериментально [24, 25] и в натуральных исследованиях [16, 20, 26] установлено, что землеройки способны накапливать ТМ в количествах, значительно превышающих уровни, вызывающие в организме мышевидных грызунов необратимые нарушения, вплоть до летальных. Однако фактические данные о динамике содержания ТМ в корме и организме землероек в условиях хронического промышленного загрязнения, а также после существенного сокращения выбросов предприятий нам не известны.

В течение последних 30 лет мы проводили ежегодные обследования населения мелких млекопитающих в зоне воздействия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ). Ранее [15] были представлены результаты анализа многолетней динамики содержания ТМ (Cu, Zn, Cd, Pb) в рационе и организме особей рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*). Этот широко распространенный, экологически пластичный вид является типичным фитофагом. Многократное (50 раз за 25 лет) сокращение промышленных выбросов СУМЗа не привело к эквивалентному снижению концентраций ТМ ни в корме, ни в организме полевок: в зоне сильного загрязнения двукратно увеличилось содержание Cd, на фоновых участках в 1.7–2.5 раза снизились концентрации Pb, в остальных случаях направленных изменений не выявлено. Это позволило сделать вывод о ключевой роли рационов и системы элементоспецифичных гомеостатических барьеров в накоплении ТМ в организме фитофагов. Представляется интересным изучить подобные изменения у представителей другого трофического уровня – зоофагов, и попытаться ответить на вопрос, будут ли у них наблюдаться такие же закономерности.

Цель настоящей работы – анализ многолетней динамики концентраций ТМ (Cu, Zn, Cd, Pb) в организме землероек рода *Sorex*, обитающих в зоне действия крупного медеплавильного завода, в период высоких выбросов и после их значительного сокращения. Проверяли две гипотезы: 1) накопление ТМ в организме совместно обитающих видов землероек неодинаково и определяется спецификой их рациона; 2) снижение выбросов ведет к уменьшению концентраций ТМ в организме землероек.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Источник выбросов.** Исследования проведены в зоне воздействия атмосферных выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного в 50 км к западу от г. Екатеринбург. Предприятие работает с 1940 г. и является крупнейшим на Урале по выплавке меди из первичного сырья и производству серной кислоты. В 1980-е гг. валовые выбросы СУМЗа (в основном газообразные соединения S, F и N, а также пыле-

вые частицы с сорбированными Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg, As) достигали 225 тыс. т/год, что делало предприятие одним из основных источников промышленного загрязнения в России. В течение 1990-х гг. объем выбросов сократился в 2 раза – со 148 тыс. т в 1990 г. до 65 тыс. т в 1999 г.; в последующие 10 лет снижение было еще более выраженным – с 63 тыс. т в 2000 г. до 22 тыс. т в 2009 г. С 2010 г., после завершения реконструкции завода, валовые выбросы не превышают 3–5 тыс. т/год. За последние 30 лет валовые выбросы предприятия сократились более чем в 50 раз, при этом сильнее всего снизились концентрации SO<sub>2</sub> (в 80 раз), Cu (3000 раз), Zn (15 раз) и Pb (8.5 раза) [27].

**Район исследований.** Ключевые участки расположены в елово-пихтовых лесах на разном удалении (от 1 до 34 км) к западу от СУМЗа (против господствующего направления ветров). Они сгруппированы в три зоны, различающиеся степенью поражения экосистем – фоновую, буферную и импактную. Выраженность процессов деградации лесных фитоценозов в разных зонах нагрузки неодинакова: фоновая зона (20–34 км от завода) характеризует относительно ненарушенное состояние, которое обусловлено действием только региональных выпадений поллютантов; в буферной зоне (4–10 км) отмечаются структурные перестройки экосистем, вызванные действием локального загрязнения; в импактной зоне (1–3 км) структура экосистем кардинально отличается от фонового состояния – здесь представлены крайние варианты техногенной дигрессии сообществ [28, 29]. Детальное описание района исследований, ключевых участков и методики сбора материала опубликованы ранее [8].

Исследования охватывали 30 лет, которые пришлось на периоды высоких (1990–1997 гг., далее – период I), сниженных (1998–2009 гг., период II) и почти прекратившихся (2010–2019 гг., период III) выбросов. Основная часть материала собрана на 7 ключевых участках, расположенных в импактной (1, 1.5 и 2 км от завода), буферной (4 и 6 км) и фоновой (20 и 30 км) зонах. В течение III периода население мелких млекопитающих дополнительно исследовали еще на 4 ключевых участках в импактной (3 км от завода), буферной (7 и 10 км) и фоновой (34 км) зонах.

**Сбор материала.** Животных отлавливали ежегодно (май, июль, сентябрь), одновременно на всех ключевых участках, используя метод ловушко-линий [30]. Деревянные ловушки-плашки с крючком устанавливали на стационарных маркированных линиях (25 шт. через 5–7 м в течение 3–5 сут с ежедневной однократной проверкой), на каждом участке в течение тура располагали от 2 до 4 линий. При анализе многолетней динамики накопления ТМ в корме и организме землероек использование стационарных точек отлова позво-

лило существенно снизить влияние пространственной неоднородности условий, особенно выраженное на загрязненных территориях (в том числе мозаичности полей загрязнения, состава и обилия кормовых ресурсов, качества микроучастков, пригодных для обитания разных видов) [8, 27, 28]. Принимая во внимание ограничения данного метода для учета землероек, на смежных территориях регулярно проводили дополнительные отловы животных с использованием других схем и орудий лова (трапиковых живоловок, конусов с заборчиками, ловушек Барбера). Это позволило получить более полные данные о видовом составе землероек рода *Sorex* в разных зонах загрязнения и собрать более представительный материал. За время исследований отработано около 100 тыс. лов.-сут, в анализ включены 952 особи. Видовую идентификацию землероек проводили на основе экстерьерных признаков (масса тела, длина тела, хвоста, задней ступни), кондилобазальной длины черепа и особенностей зубного ряда [31, 32]. Латинские названия и последовательность видов в табл. 1 соответствуют сводке “Mammals Species of the World” [33].

**Объекты исследования.** Землеройки рода *Sorex* представлены во всех зонах загрязнения [8]. Доля группы в населении мелких млекопитающих фоновой и буферной зон составляла в среднем 12–13%, импактной – около 17%. Лишь в отдельные годы на некоторых участках вклад бурозубок достигал 40–60% от общей численности мелких млекопитающих [34]. Во всех зонах представлены четыре вида: обыкновенная (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), средняя (*S. caecutiens* Laxmann, 1788), малая (*S. minutus* Linnaeus, 1766) и равнозубая (*S. isodon* Turon, 1924) бурозубки. Первые два вида обычны во всех зонах и регулярно регистрируются в уловах. Малая бурозубка хотя и представлена во всех зонах, но в силу своих небольших размеров редко отлавливается давилками и живоловками, а особенности других методов учета не позволили использовать образцы для химического анализа. Равнозубая бурозубка наиболее многочисленна в фоновой зоне, а на загрязненных территориях встречается эпизодически.

Для землероек рода *Sorex* характерны высокая метаболическая активность и значительная потребность в пище: суточное потребление корма у большинства видов составляет от 100 до 250% массы тела [35–39]. Кормовой спектр широкий и состоит главным образом из насекомых, паукообразных и дождевых червей (у крупных видов) [40, 41]. Специфика питания совместно обитающих видов проявляется в преимущественном поедании разных групп беспозвоночных, хотя списки основных жертв почти полностью перекрываются [42]. Это достигается за счет разделения горизонтов обитания и кормодобывания: для *S. araneus* и *S. isodon* – почвенный и (частично) напочвенный

слои, для *S. caecutiens* и *S. minutus* – напочвенно-подстилочный слой [43, 44]. Немаловажным фактором, определяющим выбор кормовых объектов, является соответствие размеров жертв особенностям челюстного аппарата [42]. Основу рациона *S. araneus* и *S. isodon* составляют дождевые черви (более 60%) и личинки двукрылых, а *S. caecutiens* и *S. minutus* – паукообразные, напочвенные жесткокрылые (Carabidae, Elateridae, Staphylinidae), личинки двукрылых, клопы [40–42]. При этом трофические связи с собственно почвенными беспозвоночными ослабевают в ряду *S. isodon* > *S. araneus* > *S. caecutiens* > *S. minutus* [43].

**Химический анализ образцов.** В течение всего периода наблюдений образцы для химического анализа собирали по единому протоколу, который был создан в начале работ и затем неуклонно соблюдался. Печень и содержимое желудка (индивидуально для каждой особи) сушили на предметных стеклах при температуре 75°C, упаковывали в герметичные пластиковые пакеты и хранили в сухом прохладном месте до начала аналитических работ. Образцы взвешивали на аналитических весах KERN-770 (точность 0.0001 г), помещали в тefлоновые сосуды с 7 мл 65%-ной HNO<sub>3</sub> (осч) и 1 мл деионизированной H<sub>2</sub>O, выдерживали в течение 30 мин и затем озоляли в микроволновой печи MWS-2 (Berghof, Германия). После озонения объем пробы доводили до 10 мл деионизированной H<sub>2</sub>O. Концентрацию элементов (мкг/г сухой массы) определяли методом атомной абсорбции на спектрометре AAS6 Vario (Analytik Jena, Германия) с использованием пламенного (Cu, Zn) и электротермического (Cd, Pb) вариантов атомизации.

Качество измерений оценивали по международному стандартному образцу CRM 185R (бычья печень). Извлечение составило, %: Cu – 93.2, Zn – 99.8, Cd – 114.2, Pb – 94.4; предел обнаружения, мкг/мл: для Cu – 0.013, Zn – 0.005, Cd – 0.001, Pb – 0.013. В случае, когда концентрация элемента была ниже предела обнаружения, для статистического анализа использовали значение, равное половине предела обнаружения. Проанализировано 939 образцов печени, 91 образец содержимого желудка.

Подготовка проб и определение концентраций ГМ выполнены в течение 2015–2017 гг. и 2019 г. по стандартным протоколам на одном и том же оборудовании в лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ ИЭРиЖ УрО РАН. Исключение составила небольшая выборка (около 90 образцов печени обыкновенной бурозубки, сборы 1990–1995 гг.), проанализированная в 1995 г. на аналогичном оборудовании (AAS-3). Слепое повторное тестирование образцов не проводилось ввиду малых объемов исходного материала.

Таблица 1. Концентрация ТМ в содержимом желудка и печени землероек рода *Sorex*, мкг/г сухой массы

| Зона загрязнения        | Содержимое желудка |                             |                               |                           |                            |     | Печень                     |                              |                            |                            |  |  |
|-------------------------|--------------------|-----------------------------|-------------------------------|---------------------------|----------------------------|-----|----------------------------|------------------------------|----------------------------|----------------------------|--|--|
|                         | n                  | Cu                          | Zn                            | Cd                        | Pb                         | n   | Cu                         | Zn                           | Cd                         | Pb                         |  |  |
| <i>Sorex araneus</i>    |                    |                             |                               |                           |                            |     |                            |                              |                            |                            |  |  |
| Фоновая                 | 30                 | 16.7 [80.4]<br>(2.9–86.6)   | 160.2 [42.0]<br>(60.4–359.8)  | 7.6 [63.9]<br>(0.6–24.8)  | 4.7 [91.5]<br>(na–36.2)    | 185 | 19.3 [33.0]<br>(6.6–46.5)  | 92.3 [36.2]<br>(34.2–343.6)  | 15.2 [65.7]<br>(0.03–65.3) | 1.5 [97.3]<br>(na–14.0)    |  |  |
| Буферная                | 7                  | 39.8 [86.9]<br>(12.8–136.9) | 310.1 [20.0]<br>(220.5–393.9) | 24.3 [52.8]<br>(9.8–49.4) | 28.8 [91.6]<br>(14.5–97.6) | 206 | 27.9 [44.8]<br>(8.7–80.3)  | 100.1 [26.8]<br>(27.0–210.8) | 37.5 [66.3]<br>(4.7–165.8) | 3.7 [152.0]<br>(na–94.2)   |  |  |
| Импактная               | 5                  | 54.3 [65.2]<br>(19.0–131.5) | 142.1 [29.9]<br>(88.3–209.4)  | 3.2 [85.7]<br>(1.5–10.2)  | 15.2 [88.4]<br>(4.7–50.2)  | 23  | 28.0 [39.1]<br>(7.8–47.5)  | 105.0 [43.9]<br>(32.9–237.4) | 26.0 [46.5]<br>(2.7–59.4)  | 5.2 [71.2]<br>(0.4–19.2)   |  |  |
| <i>Sorex caecutiens</i> |                    |                             |                               |                           |                            |     |                            |                              |                            |                            |  |  |
| Фоновая                 | 10                 | 19.2 [60.7]<br>(8.2–45.4)   | 148.3 [66.1]<br>(48.7–472.4)  | 1.7 [100.8]<br>(0.2–9.9)  | 5.5 [101.5]<br>(1.2–29.5)  | 126 | 18.4 [23.0]<br>(11.2–36.9) | 97.8 [29.2]<br>(49.9–272.1)  | 6.6 [89.4]<br>(0.8–44.8)   | 2.8 [141.3]<br>(na–68.8)   |  |  |
| Буферная                | 10                 | 36.0 [60.8]<br>(19.4–98.2)  | 157.4 [19.3]<br>(104.6–211.7) | 3.3 [57.7]<br>(0.4–7.7)   | 17.9 [96.0]<br>(4.0–87.7)  | 149 | 19.0 [35.2]<br>(10.4–74.7) | 94.6 [24.8]<br>(24.2–229.6)  | 11.9 [85.8]<br>(0.1–97.1)  | 4.9 [116.0]<br>(na–81.1)   |  |  |
| Импактная               | 20                 | 46.0 [44.3]<br>(17.2–107.5) | 158.9 [37.3]<br>(94.6–330.8)  | 3.1 [92.7]<br>(0.2–19.8)  | 11.9 [125.5]<br>(1.3–92.8) | 155 | 22.5 [30.0]<br>(7.8–55.4)  | 97.2 [39.1]<br>(32.9–336.2)  | 11.2 [72.5]<br>(1.3–61.0)  | 6.8 [116.9]<br>(0.3–103.0) |  |  |
| <i>Sorex isodon</i>     |                    |                             |                               |                           |                            |     |                            |                              |                            |                            |  |  |
| Фоновая                 | 7                  | 14.7 [72.2]<br>(9.7–44.5)   | 215.4 [51.7]<br>(116.6–492.3) | 6.5 [53.9]<br>(1.0–14.8)  | 6.0 [73.4]<br>(1.2–29.5)   | 67  | 20.4 [33.3]<br>(11.8–45.4) | 97.4 [30.2]<br>(42.0–216.0)  | 16.2 [80.0]<br>(1.70–77.3) | 1.8 [197.8]<br>(0.04–56.0) |  |  |
| Буферная                | 0                  | –                           | –                             | –                         | –                          | 10  | 27.1 [35.8]<br>(16.1–46.9) | 95.4 [20.6]<br>(74.1–131.2)  | 26.4 [76.3]<br>(6.2–84.2)  | 3.2 [113.8]<br>(0.6–21.0)  |  |  |
| Импактная               | 0                  | –                           | –                             | –                         | –                          | 1   | 20.5                       | 91.6                         | 37.3                       | 0.4                        |  |  |
| <i>Sorex minutus</i>    |                    |                             |                               |                           |                            |     |                            |                              |                            |                            |  |  |
| Фоновая                 | 1                  | 34.8                        | 60.2                          | 1.8                       | 2.9                        | 7   | 20.2 [30.4]<br>(13.6–32.4) | 119.2 [29.8]<br>(67.6–168.2) | 8.7 [71.6]<br>(3.2–25.7)   | 5.4 [59.4]<br>(0.6–13.2)   |  |  |
| Буферная                | –                  | –                           | –                             | –                         | –                          | 4   | 20.6 [10.2]<br>(19.4–23.8) | 113.1 [18.0]<br>(83.7–127.2) | 5.9 [69.8]<br>(3.0–12.8)   | 3.4 [62.9]<br>(1.4–7.5)    |  |  |
| Импактная               | 1                  | 41.1                        | 195.6                         | 6.4                       | 9.2                        | 6   | 18.7 [32.6]<br>(11.8–29.6) | 84.7 [16.2]<br>(61.7–100.9)  | 8.5 [71.5]<br>(3.1–20.9)   | 5.6 [60.1]<br>(1.5–12.2)   |  |  |

Примечание. Приведены среднее геометрическое значение, в квадратных скобках – коэффициент вариации, в круглых – минимальное и максимальное значения, прочерк – отсутствие данных, na – концентрация элемента ниже предела обнаружения, учетная единица – особь.

**Таблица 2.** Результаты дисперсионного анализа различий концентраций ТМ в печени *S. araneus* и *S. caecutiens* между зонами нагрузки и периодами (*F*-критерий, в скобках – достигнутый уровень значимости, *n* – число образцов)

| Источник изменчивости   | df | Cu             | Zn             | Cd             | Pb             |
|-------------------------|----|----------------|----------------|----------------|----------------|
| <i>Sorex araneus</i>    |    |                |                |                |                |
| Зона                    | 2  | 41.7 (<0.0001) | 12.4 (<0.0001) | 61.9 (<0.0001) | 40.5 (<0.0001) |
| Период                  | 2  | 10.3 (<0.0001) | 0.7 (0.484)    | 0.1 (0.881)    | 8.9 (0.0002)   |
| Зона × период           | 4  | 3.5 (0.008)    | 2.6 (0.038)    | 2.3 (0.056)    | 3.5 (0.009)    |
| <i>n</i>                |    | 410            | 410            | 410            | 341            |
| <i>Sorex caecutiens</i> |    |                |                |                |                |
| Зона                    | 2  | 10.6 (<0.0001) | 0.5 (0.615)    | 8.8 (0.0002)   | 18.5 (<0.0001) |
| Период                  | 2  | 39.5 (<0.0001) | 7.2 (0.001)    | 11.4 (<0.0001) | 24.1 (<0.0001) |
| Зона × период           | 4  | 2.4 (0.048)    | 1.6 (0.167)    | 3.2 (0.014)    | 1.6 (0.184)    |
| <i>n</i>                |    | 430            | 430            | 430            | 405            |

**Статистический анализ.** Распределение концентраций элементов в большинстве случаев было близко к логнормальному. Для концентраций ТМ рассчитаны описательные статистики (среднее геометрическое, размах, коэффициент вариации). Статистической единицей считали особь. Для оценки различий в концентрациях ТМ между участками и периодами, а также между видами использовали двухфакторный ANOVA (значения предварительно логарифмировали,  $\text{Log}_{10}$ ). Множественные сравнения выполнили по критерию Тьюки. Для анализа динамики концентраций ТМ, в том числе в варианте для смешанных эффектов, использовали линейную регрессию. В статистических тестах значимыми считали различия при  $p < 0.05$ . Расчеты выполнили в пакете JMP v.11 [45], анализ моделей со смешанными эффектами в среде R v.4.1 [46] посредством пакета lme4 v. 1.1 [47]. Исходные данные и код размещены на репозитории zenodo (<https://doi.org/10.5281/zenodo.6560130>).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Концентрация ТМ в организме и рационе землероек.** Данные о содержании ТМ в печени и содержимом желудка четырех видов рода *Sorex*, обобщенные за весь период наблюдений (1990–2019 гг.), приведены табл. 1. В пределах зоны элементный состав печени и содержимого желудков был наиболее близким у тех пар видов, которые характеризуются сходным рационом и ярусом кормодобывания: *S. araneus* – *S. isodon* и *S. caecutiens* – *S. minutus*. Из-за недостатка данных по *S. isodon* и *S. minutus* для дальнейшего сравнения использовали результаты только по *S. araneus* и *S. caecutiens*, предполагая, что они могут характеризовать и другой вид из “своей” пары. Различия между этими видами были статистически значимыми

для всех ТМ ( $F = 4.6–144.5$ ,  $p = 0.032–0.0001$ ), поэтому далее виды рассмотрены отдельно.

**Концентрация ТМ в печени *S. araneus*.** Накопление всех элементов зависело от зоны загрязнения, для Cu и Pb статистически значимыми были также период и взаимодействие факторов (табл. 2). Минимальные уровни накопления ТМ зарегистрированы на фоновой территории, максимальные концентрации Cu, Zn и Pb – в импактной зоне, Cd – в буферной (см. табл. 1).

В годы высоких выбросов (период I) содержание Pb на загрязненных участках превышало фоновые значения в 2–3.2 раза, Cd – в 2.7 раза, Cu – в 1.6–2.8 раза, Zn – в 1.2–1.5 раза (табл. 3). После почти полного прекращения выбросов (период III) различия между фоновыми и загрязненными участками сохранились для Cu и Zn на том же уровне, а для Cd и Pb стали более выраженными – в 4 и 5–6.5 раза. Усиление различий по Cd обусловлено двукратным увеличением концентрации в печени животных буферной зоны при неизменных фоновых значениях. Для Pb подобные изменения, напротив, связаны с трехкратным падением концентрации в фоновой зоне при менее значительном снижении (до 30–70%) в окрестностях завода (рис. 1).

На протяжении всего периода наблюдений концентрации ТМ в печени характеризовались высокой изменчивостью: во всех зонах минимальное варьирование зарегистрировано для эссенциальных элементов (Cu, Zn), тогда как для токсичных (Cd, Pb) величины коэффициента вариации были в 2–4 раза выше (см. табл. 3).

**Концентрация ТМ в печени *S. caecutiens*.** Накопление ТМ (за исключением Zn) зависело от зоны загрязнения и периода, значимым было также взаимодействие этих факторов для Cu и Cd (см. табл. 2). Минимальные уровни ТМ зарегистриро-

**Таблица 3.** Концентрация тяжелых металлов в печени *Sorex araneus* в градиенте загрязнения среды в периоды вы-соких (I), сниженных (II) и почти прекратившихся выбросов (III), мкг/г сухой массы

| Зона       | Период | n   | Cu                         |              | Zn                           |              | Cd                         |              | Pb                        |              |
|------------|--------|-----|----------------------------|--------------|------------------------------|--------------|----------------------------|--------------|---------------------------|--------------|
|            |        |     | Среднее                    | Вариация (%) | Среднее                      | Вариация (%) | Среднее                    | Вариация (%) | Среднее                   | Вариация (%) |
| Фоновая    | I      | 65  | 17.6 [37.4]<br>(6.6–45.1)  | b            | 79.4 [34.2]<br>(34.2–154.6)  | b            | 12.5 [66.2]<br>(0.03–47.2) | a            | 1.7 [71.3]<br>(0.06–7.9)  | a            |
|            | II     | 88  | 19.8 [32.2]<br>(7.2–46.5)  | ab           | 101.5 [21.4]<br>(42.6–166.4) | a            | 18.0 [66.1]<br>(1.3–65.3)  | a            | 2.1 [89.8]<br>(0.3–12.3)  | a            |
|            | III    | 32  | 21.8 [24.1]<br>(13.8–35.8) | a            | 87.2 [14.0]<br>(72.5–122.4)  | b            | 14.4 [42.4]<br>(1.2–31.4)  | a            | 0.5 [117.5]<br>(0.01–6.3) | b            |
| Буфер-ная  | I      | 146 | 27.4 [41.4]<br>(8.7–78.2)  | b            | 95.5 [28.3]<br>(27.0–210.8)  | b            | 33.7 [59.8]<br>(8.8–104.9) | b            | 3.5 [54.5]<br>(0.4–11.8)  | a            |
|            | II     | 35  | 23.2 [20.7]<br>(16.2–38.5) | b            | 114.2 [15.9]<br>(72.7–164.4) | a            | 42.9 [48.7]<br>(9.1–101.6) | ab           | 4.5 [75.4]<br>(0.7–20.7)  | a            |
|            | III    | 25  | 39.7 [44.3]<br>(15.6–80.3) | a            | 109.4 [27.9]<br>(70.1–193.8) | ab           | 58.4 [67.4]<br>(4.7–165.8) | a            | 2.7 [97.8]<br>(0.1–21.7)  | a            |
| Импакт-ная | I      | 10  | 49.7 [25.1]<br>(7.8–44.1)  | a            | 117.6 [46.8]<br>(32.9–237.0) | a            | 33.8 [31.2]<br>(16.9–51.9) | a            | 5.5 [12.2]<br>(4.9–6.2)   | a            |
|            | II     | 6   | 26.3 [32.2]<br>(14.2–39.3) | a            | 94.2 [16.8]<br>(65.7–111.9)  | a            | 22.8 [46.2]<br>(11.0–40.0) | a            | 9.1 [58.2]<br>(3.8–19.1)  | a            |
|            | III    | 7   | 34.8 [28.2]<br>(17.6–28.2) | a            | 98.0 [43.5]<br>(65.8–169.1)  | a            | 20.2 [68.0]<br>(2.7–59.4)  | a            | 3.2 [80.1]<br>(0.4–10.9)  | a            |

Примечание. Здесь и в табл. 4 приведены среднее геометрическое, в круглых скобках – минимальное и максимальное значения, в квадратных – коэффициент вариации (%), n – количество проанализированных образцов. Одинаковые буквы означают отсутствие значимых различий в пределах зоны для каждого элемента (по критерию Тьюки).

ваны в фоновой зоне, максимальные концентрации Cu и Pb – в импактной зоне, Cd – в буферной (см. табл. 1).

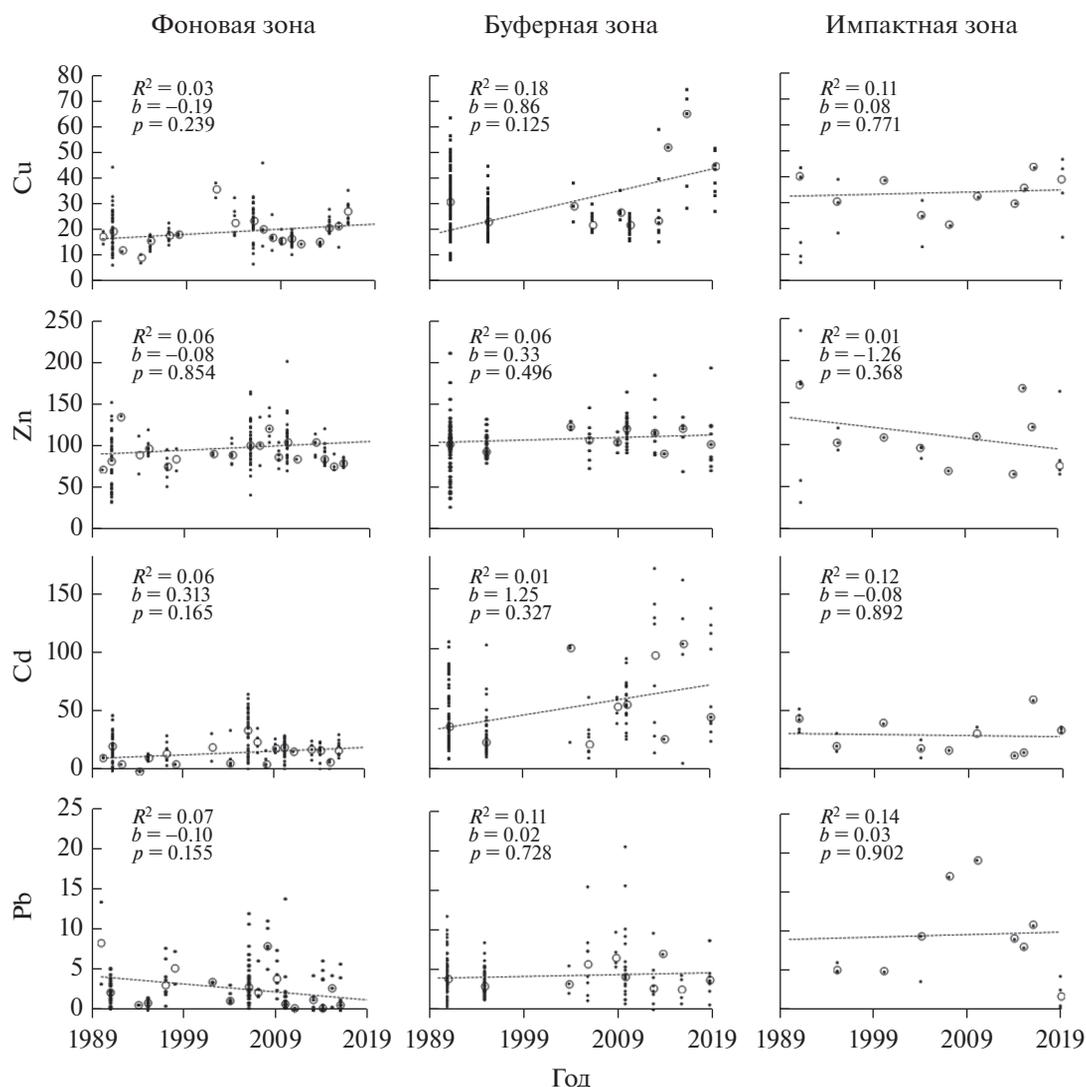
В период I содержание Pb в импактной зоне превышало фоновые значения в 1.5 раза, Cu и Zn – на 10–15%, а концентрации Cd, напротив, в 1.2–1.4 раза были ниже фоновых. В период III различия между фоновыми и загрязненными участками для Cu, Cd и Pb стали более выраженными, тогда как для Zn сохранились на том же уровне (табл. 4). Усиление различий в содержании элементов было обусловлено наличием четких трендов. В импактной зоне содержание Cu в печени животных повышалось со скоростью 1% в год, что за 30 лет наблюдений привело к 30%-ному росту по сравнению с исходными значениями (рис. 2). Усиление различий по Cd (в 2.3–2.7 раза) связано в первую очередь с направленными изменениями в фоновой зоне, где в результате постепенного снижения (на 3% в год) концентрация элемента уменьшилась в 4 раза. На загрязненных территориях итогом направленного снижения уровня Cd (на 1.2–1.3% в год) за тот же временной интервал стало общее уменьшение концентрации элемента примерно в 1.5 раза. Для Pb подобные изменения были выражены еще сильнее: в фоновой зоне снижение концентрации со скоростью 4% в год привело к пятикратному падению по сравнению с исходными значениями, в импактной зоне сни-

жение было менее значительным (на 1% в год) и составило 1.5 раза (см. табл. 4).

Концентрации ТМ в печени сильно варьировали на протяжении всего периода наблюдений и, как правило, превышали значения коэффициента вариации для *S. araneus*. Во всех зонах минимальное варьирование зарегистрировано для эссенциальных элементов (Cu, Zn), тогда как для токсичных (Cd, Pb) величины коэффициента вариации были в 2–6 раз выше (см. табл. 4).

**Изменение концентраций ТМ в печени землероек в градиенте загрязнения.** Поскольку накопление ТМ в печени зависело от периода исследований, использовали данные только одного из них (период III), но для максимального числа ключевых участков (n = 11), наиболее полно охватывающих весь градиент загрязнения (от 1 до 34 км). При приближении к СУМЗу в печени обоих видов землероек происходило монотонное увеличение концентраций всех ТМ (кроме Zn у *S. caecutiens*). При этом концентрации Pb были выше у *S. caecutiens*, а Cu и Cd, напротив, интенсивнее накапливались у *S. araneus* – на отдельных участках межвидовые различия достигали 8 раз (рис. 3).

**Изменение концентраций ТМ в содержимом желудка землероек в градиенте загрязнения.** Анализировали данные только одного периода (III), полученные на 11 ключевых участках. При приближении к СУМЗу концентрации Cu у обоих видов



**Рис. 1.** Многолетняя динамика концентрации (мкг/г сухой массы) ТМ в печени *Sorex araneus* в разных зонах загрязнения. Результаты линейной регрессии рассчитаны на основе среднегодовых значений (медиан): здесь и на рис. 2 точки – индивидуальные значения; кружки – среднее для года значение;  $R_{adj}^2$  – коэффициент детерминации;  $b$  – коэффициент регрессии;  $p$  – достигнутый уровень значимости; линии – тренды линейной регрессии.

монотонно увеличивались, а темпы изменений были выше, чем в печени: для *S. araneus* – в 2.6 раза, для *S. caecutiens* – в 3.4 раза (см. рис. 3). Концентрации Cd в пище *S. caecutiens* при приближении к заводу монотонно возрастали, тогда как у *S. araneus* менялись нелинейно с максимумом на умеренно загрязненных участках (6–10 км от завода) при сходных фоновых и импактных значениях (см. рис. 3). Сравнение двух моделей показало, что нелинейная модель лучше описывала изменения в уровнях накопления Cd в пище *S. araneus*: коэффициент детерминации был выше ( $R^2 = 0.24$  против  $R^2 = 0.03$  для линейной модели), а АИК – ниже (50.28 против 67.99 соответственно). Для других элементов направленные изменения отсутствовали. Уровни накопления Cu, Zn и Cd в

содержимом желудков *S. araneus*, как правило, были выше, чем у *S. caecutiens* (см. рис. 3).

**Связь концентраций ТМ в корме и печени.** Содержание ТМ в корме и печени животных коррелировало для всех элементов, кроме Zn (рис. 4): для обобщенной выборки по всем участкам ( $n = 79$ ) парные коэффициенты корреляции оказались значимы ( $r = 0.31–0.49$ ,  $p < 0.01$ ). Использование выборок для отдельных видов показало, что у *S. araneus* значима связь для Cu, Cd и Pb ( $r = 0.37–0.57$ ,  $n = 35$ ,  $p < 0.05$ ), у *S. caecutiens* – только для Cu и Cd ( $r = 0.29–0.37$ ,  $n = 44$ ,  $p < 0.05$ ).

Одновременное влияние рассмотренных выше факторов на накопление ТМ в корме и организме землероек дополнительно анализировали посредством общих линейных моделей со смешан-

**Таблица 4.** Концентрация тяжелых металлов в печени *Sorex caecutiens* в градиенте загрязнения среды в периоды высоких (I), сниженных (II) и почти прекратившихся выбросов (III), мкг/г сухой массы

| Зона      | Период | n  | Cu                         |   | Zn                           |   | Cd                        |   | Pb                         |   |
|-----------|--------|----|----------------------------|---|------------------------------|---|---------------------------|---|----------------------------|---|
| Фоновая   | I      | 10 | 17.1 [18.7]<br>(13.1–25.2) | b | 76.3 [25.1]<br>(49.9–111.2)  | b | 16.4 [50.5]<br>(4.3–27.8) | a | 4.4 [72.3]<br>(1.3–12.6)   | a |
|           | II     | 96 | 17.9 [21.9]<br>(11.2–36.9) | b | 98.3 [22.0]<br>(62.4–159.2)  | a | 6.6 [86.8]<br>(0.8–33.2)  | b | 3.3 [102.2]<br>(0.2–31.0)  | a |
|           | III    | 20 | 21.6 [22.1]<br>(12.6–29.8) | a | 99.7 [34.6]<br>(53.8–202.3)  | a | 3.9 [56.0]<br>(1.3–10.6)  | c | 0.9 [125.1]<br>(0.05–8.85) | b |
| Буферная  | I      | 34 | 18.3 [27.0]<br>(10.4–36.9) | b | 89.4 [17.4]<br>(52.9–139.8)  | a | 13.5 [58.4]<br>(5.0–39.1) | a | 3.3 [114.6]<br>(0.9–29.4)  | b |
|           | II     | 96 | 18.3 [21.9]<br>(12.2–45.1) | b | 95.8 [24.2]<br>(24.2–177.0)  | a | 11.3 [81.8]<br>(0.1–80.0) | a | 5.9 [77.7]<br>(0.1–32.4)   | a |
|           | III    | 19 | 22.9 [23.3]<br>(12.3–32.6) | a | 92.8 [27.2]<br>(70.3–159.4)  | a | 8.9 [65.8]<br>(2.3–26.8)  | b | 2.6 [140.5]<br>(0.05–37.4) | b |
| Импактная | I      | 37 | 18.7 [27.1]<br>(7.8–36.1)  | b | 88.5 [20.4]<br>(32.9–137.0)  | a | 12.0 [64.6]<br>(3.1–36.9) | a | 6.5 [47.9]<br>(1.1–20.0)   | a |
|           | II     | 54 | 19.7 [21.3]<br>(12.7–40.2) | b | 102.3 [30.3]<br>(65.2–199.2) | a | 11.6 [68.9]<br>(1.3–45.3) | a | 10.3 [70.9]<br>(1.2–50.1)  | a |
|           | III    | 64 | 27.6 [19.3]<br>(16.8–37.6) | a | 93.5 [41.3]<br>(63.6–222.9)  | a | 10.4 [63.4]<br>(1.3–36.2) | b | 4.4 [118.6]<br>(0.3–46.0)  | a |

ными эффектами. Для оценки использовали данные по двум видам – *S. araneus* и *S. caecutiens*. В качестве фиксированных эффектов рассматривали зону и период исследования, случайных – вид с вложенными факторами “элемент” и “тип образца” (печень/содержимое желудка) (AIC = 3029,  $R^2 = 0.666$ ). Использование вместо категориальных предикторов (период, зона) более детальных количественных (год, ключевой участок) не улучшило качество модели (AIC = 3059,  $R^2 = 0.663$ ). В градиенте загрязнения увеличение концентраций ТМ более выражено от фоновых ключевых участков к буферным, в окрестностях завода темпы прироста снижались (табл. 5). Многолетняя динамика концентраций ТМ характеризовалась постепенным (но слабым) снижением в организме землероек. Анализ случайных эффектов показывает, что рацион обоих видов землероек содержал больше ТМ, чем печень, при этом различия в уровнях накопления между типами образцов в пределах вида более выражены у *S. araneus*. Кроме того, концентрации ТМ в печени *S. araneus*, как правило, превышали соответствующие значения у *S. caecutiens*.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Видовая специфика накопления ТМ.** Основные сведения о накоплении ТМ в организме мелких насекомых в условиях антропогенного загрязнения относятся к типичным европейским видам – *S. araneus* и *S. minutus* [16, 20, 21, 47]. Ин-

формация по другим (азиатским) видам – *Sorex caecutiens* и *Sorex isodon* – фрагментарна. Поскольку горизонты обитания и спектры кормовых объектов *S. minutus* и *S. caecutiens* близки [42, 44], представляется возможным использовать для сравнения данные, полученные другими исследователями для *S. minutus*.

Как правило, межвидовые различия в содержании ТМ в организме землероек рода *Sorex* незначительны. Например, концентрации Cu, Zn, Cd, Pb и Cr в печени *S. araneus* и *S. minutus* из окрестностей медно-никелевого завода (Харьявалта, Финляндия) значимо не различались, хотя в почках *S. araneus* накапливалось больше Zn [16]. В зоне действия свинцово-цинкового завода (Англия) межвидовые различия в накоплении ТМ в печени отсутствовали, тогда как почки *S. araneus* содержали больше Cd [47]. В антропогенных биотопах с высоким региональным уровнем загрязнения (Северная Богемия, Чехия) концентрации Cd в печени *S. araneus* двукратно превышали уровни у *S. minutus*, тогда как Pb в 7 раз интенсивнее накапливался в печени *S. minutus* [20]. Другие авторы регистрировали повышенные уровни Cd, Pb и Zn в печени *S. araneus* по сравнению с *S. minutus* [21]. Межвидовые различия в накоплении ТМ цитируемые авторы обычно связывали с разными пищевыми стратегиями: рацион *S. araneus* состоит из активно передвигающихся по поверхности почвы насекомых, а также дождевых червей, пищеварительный тракт которых содержит частицы загрязненной почвы, тогда как

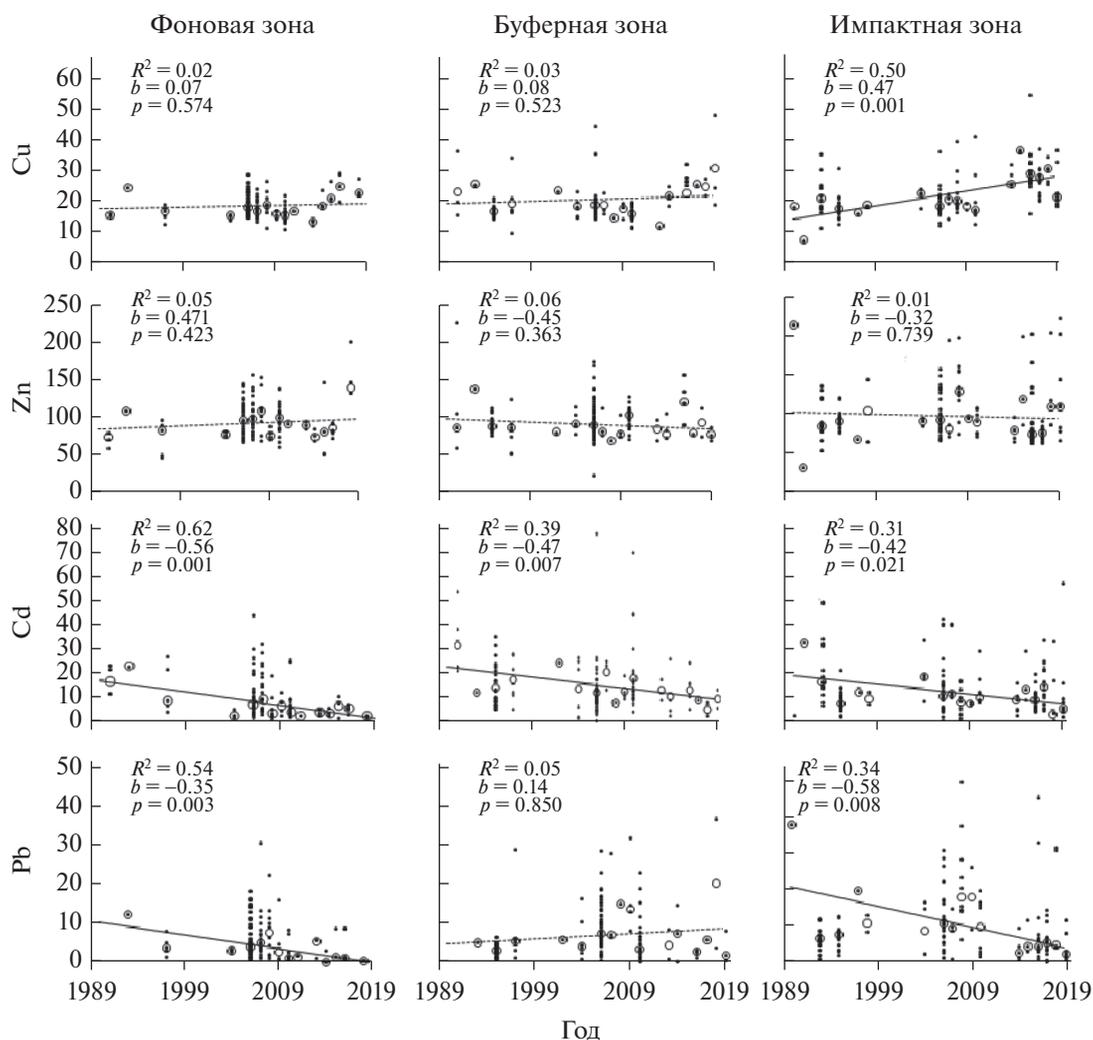


Рис. 2. Многолетняя динамика концентрации (мкг/г сухой массы) ТМ в печени *Sorex caecutiens* в разных зонах загрязнения. Условные обозначения см. на рис. 1.

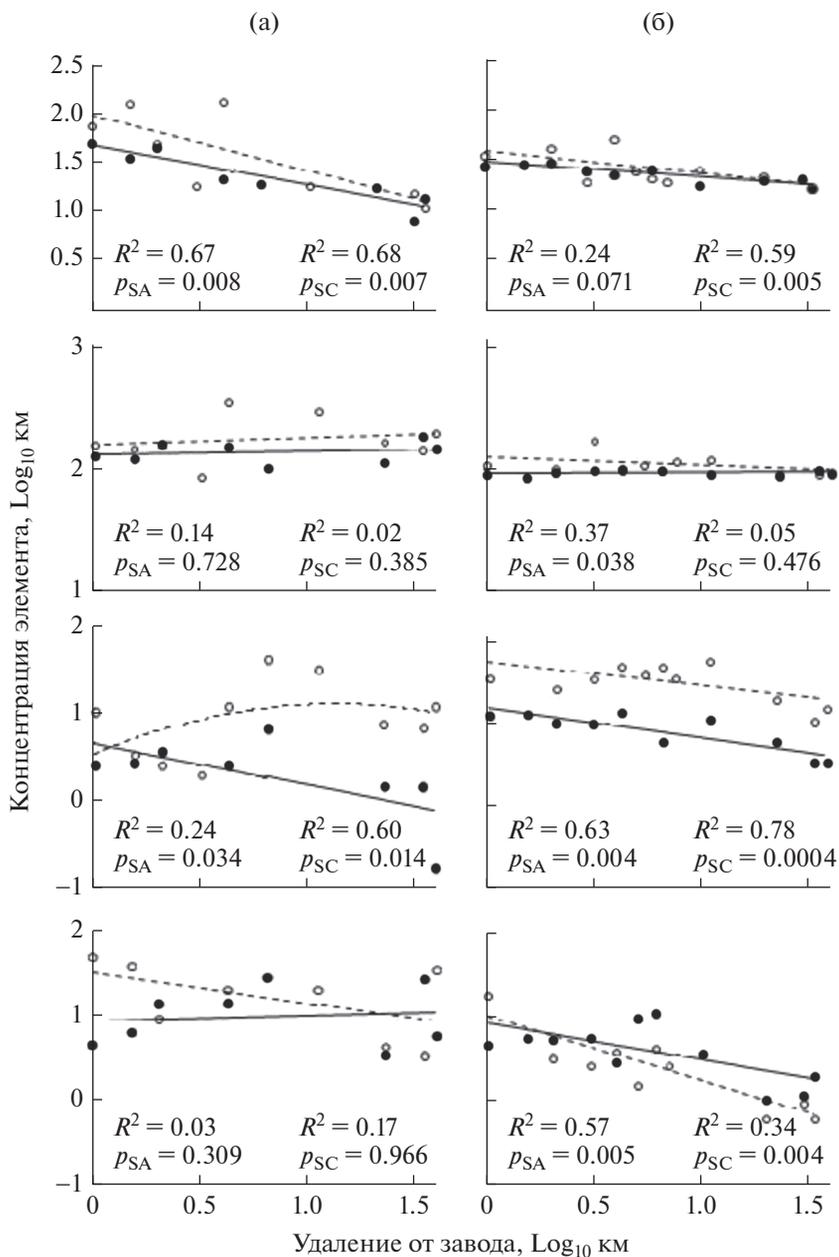
*S. minutus* питается обитающими в подстилке беспозвоночными, но не червями.

Результаты нашего исследования свидетельствуют о наличии специфики в накоплении ТМ в организме разных видов. На протяжении всего градиента загрязнения Cu, Zn и Cd интенсивнее накапливались в печени *S. araneus*, тогда как Pb — *S. caecutiens* (см. рис. 3). Для двух других видов — *S. isodon* и *S. minutus* — данные ограничены небольшими выборками, но и они позволяют получить представление об уровнях накопления этих элементов (см. табл. 1). Как и ожидалось, близкие концентрации ТМ в рационе и печени отмечены для тех пар видов, которые были максимально сходны по кормовым спектрам и горизонтам кормодобывания (*S. isodon* — *S. araneus* и *S. minutus* — *S. caecutiens*).

Как и указанные выше авторы, мы полагаем, что межвидовые различия обусловлены главным

образом особенностями питания сравниваемых видов. В фоновой зоне почвенные беспозвоночные разнообразны и обильны [6], межвидовые различия кормовых спектров землероек невелики и определяются в основном ярусом кормодобывания и размерами жертв. Поэтому концентрации Cu, Zn и Pb в корме *S. araneus* и *S. caecutiens* были сходными, а содержание Cd повышенным в рационе *S. araneus*, включающем значительное количество дождевых червей.

В зоне умеренного загрязнения состав корма, характерный для каждого вида, мало отличался от фоновых участков, при этом уровни загрязнения почв [27], а следовательно, и почвенных беспозвоночных здесь выше. Это объясняет резкое (в 2–6 раз) увеличение концентраций большинства ТМ в корме землероек по сравнению с фоновыми значениями (см. табл. 1). Полученные результаты хорошо согласуются с прямыми оценками накоп-

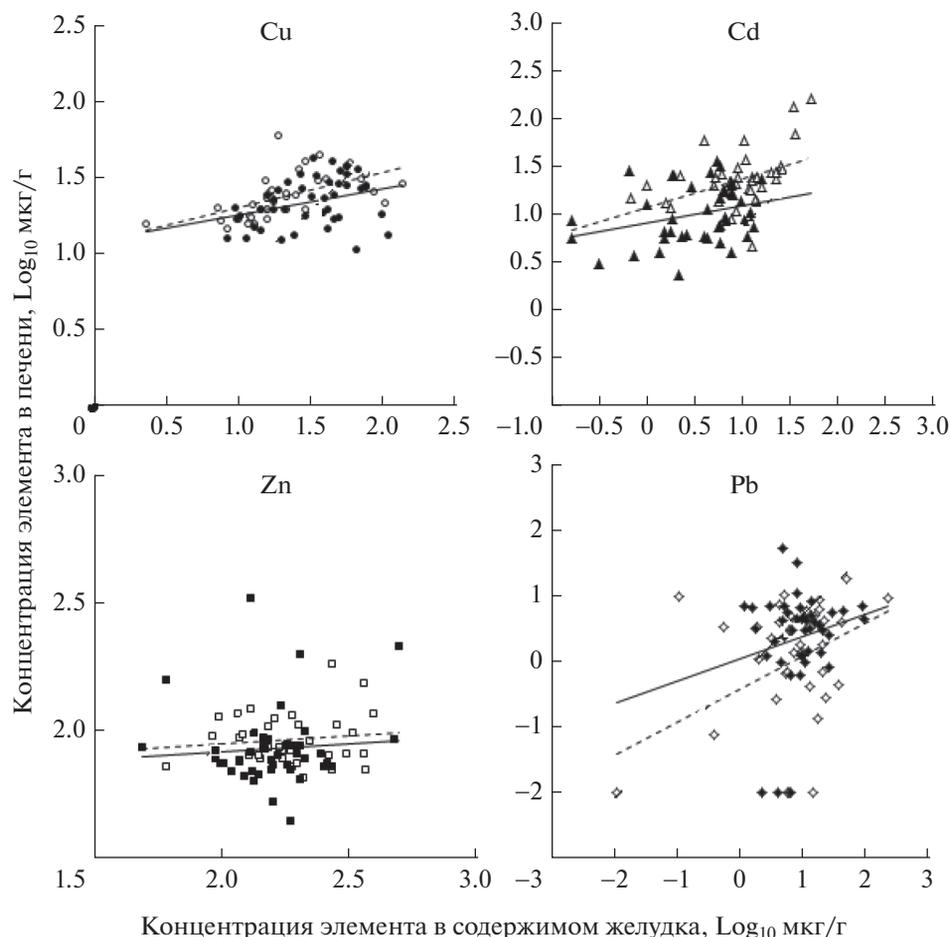


**Рис. 3.** Изменение концентраций ТМ (мкг/г сухой массы,  $\text{Log}_{10}$ ) в содержимом желудка (а) и печени (б) *S. araneus* (SA) и *S. caecutiens* (SC) при удалении от завода (км,  $\text{Log}_{10}$ ). Результаты линейной регрессии рассчитаны на основе средних значений для ключевого участка (медиан). Маркеры – средние значения для участков, линии – тренды линейной регрессии,  $R^2_{adj}$  – коэффициент детерминации;  $b$  – коэффициент регрессии,  $p$  – достигнутый уровень значимости. Светлые маркеры, пунктирные линии – для *S. araneus*; темные маркеры, сплошные линии – для *S. caecutiens*.

ления ТМ в теле дождевых червей и содержимом желудка крота из буферной зоны (7 км от СУМ3а), которые показывают превышение фоновых концентраций Cd и Pb в 4–7 раз [48].

На импактных участках спектр кормовых объектов землероек обеднен в результате кардинальных перестроек в составе почвенных беспозвоночных: одни группы (Lumbricidae, Enchytraeidae, Diplopoda, Mollusca) исчезли, численность

других (Chilopoda, Carabidae, Staphylinidae, Arachnidae, личинки Diptera) резко уменьшилась, доля третьих (личинки Elateridae), напротив, значительно возросла [5, 6]. Основу рациона обоих видов землероек в импактной зоне составляли жесткокрылые (Elateridae, Staphylinidae, Carabidae), характеризующиеся пониженным накоплением ТМ [48]. В результате частичной смены кормов происходит своеобразное “очистение” рациона землероек импактной зоны, которое выражается в сниже-



**Рис. 4.** Зависимость накопления ТМ в печени (мкг/г, Log<sub>10</sub>) землероек рода *Sorex* от их концентраций в содержимом желудка (мкг/г, Log<sub>10</sub>). Маркеры – индивидуальные значения, линии – тренды линейной регрессии. Светлые маркеры, пунктирные линии – для *S. araneus*, темные маркеры, сплошные линии – для *S. caecutiens*.

нии концентраций токсических элементов (Cd и Pb) в 1.5–8 раз в сравнении с буферными значениями. При этом уровни накопления эссенциальных элементов поддерживаются на одном уровне (Zn) либо увеличиваются (Cu) (см. табл. 1). Подобный эффект пониженного (по сравнению с фоновой зоной) накопления токсичных элементов в корме землероек, населяющих участки в непосредственной близости от СУМЗа, был отмечен ранее для *S. caecutiens* [19]. Таким образом, видовая специфика накопления ТМ в корме землероек, совместно обитающих на территориях с разным уровнем загрязнения, вероятно, связана с различиями в составе рационов.

О тесной связи элементного состава печени и кормовых объектов свидетельствуют результаты экспериментов по скармливанию беспозвоночных разным видам землероек [24, 25, 50]. Например, при употреблении в пищу дождевых червей с повышенным содержанием Pb (в 2 раза), Zn (в 3 раза) и Cd (в 4 раза) концентрации Pb и Cd в пе-

чени землероек увеличились в 1.6 и 2.4 раза соответственно [51].

Полученные нами результаты показывают, что, несмотря на высокие концентрации Cu, Zn и Pb в корме животных с загрязненных территорий, токсическая нагрузка этих элементов на организм незначительна вследствие эффективного выведения их избыточных количеств через желудочно-кишечный тракт (см. рис. 4). Для Cd такой барьер не столь эффективен, поэтому его повышенное поступление с кормом приводит к значительному увеличению концентрации элемента в печени землероек (особенно у *S. araneus* и *S. isodon*). Ранее подобные особенности аккумуляции ТМ в печени были отмечены для мелких млекопитающих другого трофического уровня – растительноядных рыжих полевок, обитающих на тех же территориях в зоне действия СУМЗа [15].

Таким образом, исходная гипотеза о неодинаковом накоплении ТМ в организме совместно обитающих видов землероек подтвердилась.

**Таблица 5.** Результаты анализа различий концентраций ТМ в печени и содержимом желудка *S. araneus* и *S. caecutiens* по данным анализа общих линейных моделей со смешанными эффектами

| Источник изменчивости                   | Estimate | Std. error <sup>1</sup> /Std.dev. <sup>2</sup> | t-value |
|---|----------|--|---------|
| Фиксированные эффекты                   |          |  |         |
| Зона фоновая                            | 0.197    | 0.014 <sup>1</sup>                             | 13.928  |
| Зона импактная                          | 0.215    | 0.017 <sup>1</sup>                             | 12.361  |
| Период                                  | −0.016   | 0.009 <sup>1</sup>                             | −1.831  |
| Случайные эффекты                       |          |  |         |
| Элемент                                 | 0.341    | 0.584 <sup>2</sup>                             |         |
| LgCu                                    | 0.074    |  |         |
| LgZn                                    | 0.735    |  |         |
| LgCd                                    | −0.129   |  |         |
| LgPb                                    | −0.680   |  |         |
| Тип образца с учетом вида               | 0.003    | 0.059 <sup>2</sup>                             |         |
| Содержимое желудка <i>S. araneus</i>    | 0.064    |  |         |
| Содержимое желудка <i>S. caecutiens</i> | 0.118    |  |         |
| Печень <i>S. araneus</i>                | −0.033   |  |         |
| Печень <i>S. caecutiens</i>             | −0.042   |  |         |
| Видовая специфика                       | 0.005    | 0.068  |         |
| <i>S. araneus</i>                       | 0.040    |  |         |
| <i>S. caecutiens</i>                    | −0.040   |  |         |
| Residual                                |          | 0.133 <sup>2</sup>                             | 0.364   |

Ключевую роль в аккумуляции ТМ в печени землероек играл рацион животных.

**Изменение концентраций ТМ в градиенте загрязнения.** Чаще всего содержание ТМ в организме землероек родов *Sorex* и *Crocidura*, населяющих окрестности металлургических и горнодобывающих предприятий, увеличивается при приближении к источнику загрязнения [20, 22, 48], однако описаны и противоположные случаи. Так, E. Paakkoski et al. [16] отметили более высокие концентрации Pb в печени и почках *S. araneus* с фоновых территорий по сравнению с участками вблизи предприятия черной металлургии (Koverhar, Финляндия), хотя верхние горизонты почв в окрестностях завода были сильно загрязнены ТМ (особенно Pb и Zn). Авторы объяснили такое несоответствие возможным влиянием кислотности почв на биодоступность отдельных элементов: защелачивание участков в окрестностях завода (pH 7.6) по сравнению с фоновыми территориями (pH 4.6) было связано с поступлением значительных количеств кальцийсодержащей пыли.

Результаты нашего исследования показывают, что минимальные концентрации всех ТМ в печени и корме четырех видов землероек отмечали в фоновой зоне, максимальные — на импактных участках (Cu, Zn, Pb) или в зоне умеренного загрязнения (Cd). При приближении к заводу (от

34 до 1 км) содержание ТМ менялось сходным образом у *S. araneus* и *S. caecutiens*: концентрации Cu, Cd, Pb (у обоих видов) и Zn (у *S. araneus*) монотонно увеличивались. При этом уровни накопления ТМ у *S. araneus* были, как правило, выше, чем у *S. caecutiens*.

Таким образом, концентрации ТМ в корме и печени четырех видов землероек из окрестностей завода были значимо выше, чем на незагрязненных территориях, что хорошо согласуется с выводами других авторов.

**Многолетняя динамика содержания металлов в печени.** Долговременные исследования динамики элементного состава организма наземных позвоночных в условиях снижения промышленных выбросов до сих пор немногочисленны [2]. Основные работы выполнены на мелких воробьиных в окрестностях предприятий цветной металлургии в Финляндии [12] и Швеции [10, 11]. Показано, что даже в пределах одного вида (*Ficedula hypoleuca*) реакция на существенное (от 60 до 95%) сокращение выбросов неоднозначна и зависит от конкретных условий: в одних случаях содержание ТМ в организме птенцов быстро снижалось [12], в других — снижение почти отсутствовало [11]. Такие различия авторы связали с особенностями питания (разным спектром кормовых объектов).

Подобная информация по мелким млекопитающим фрагментарна [52, 53]. Единственное подробное исследование многолетней динамики содержания ТМ в рационе и организме рыжей полевки (*Myodes glareolus*) выполнено в районе СУМЗа [15]. Оказалось, что существенное сокращение поступления в среду Cu, Zn и Pb не повлияло на их содержание в печени, что связано с наличием в организме эффективных барьеров на уровне желудочно-кишечного тракта. Поскольку Cd преодолевает этот барьер, его повышенное поступление с кормом привело к эквивалентному увеличению концентрации элемента в печени импактных животных даже после сокращения выбросов [15]. Кроме того, за 25 лет наблюдений в корме рыжей полевки фоновой зоны значительно (в 3 раза) снизилось содержание Pb, в результате этого концентрации элемента в печени двукратно уменьшилась [15].

Результаты нашей работы свидетельствуют о том, что многократное сокращение выбросов не привело к направленным во времени изменениям концентраций ТМ в печени *S. araneus*, тогда как у *S. caecutiens* четкие тренды регистрировали для Cu, Cd и Pb. За 30 лет наблюдений в печени значительно снизились концентрации токсичных элементов: Cd – в импактной (в 1.2 раза), буферной (в 1.5 раза) и фоновой (в 4 раза) зонах, Pb – в импактной (в 1.5 раза) и фоновой (в 5 раз) зонах. За тот же период содержание Cu в печени *S. caecutiens* с импактных участков выросло в 1.5 раза. Наблюдаемые изменения уровней ТМ в корме и организме мелких насекомоядных кардинально отличаются от результатов аналогичных исследований, выполненных на рыжей полевке, представляющей другой трофический уровень. Многократное сокращение выбросов СУМЗа в течение 25–30 лет наблюдений стало причиной разнонаправленных изменений концентраций Cd в печени животных, обитающих на загрязненных территориях: у фитофагов они увеличивались, тогда как у зоофагов снижались. Содержание Pb постепенно уменьшалось в печени животных обоих трофических уровней, но у зоофагов изменения были более выраженными.

Таким образом, гипотеза об уменьшении концентраций ТМ в организме землероек рода *Sorex* в результате многократного сокращения выбросов подтвердилась лишь частично: четкие временные тренды выявлены лишь для *S. caecutiens*, в печени которых концентрации Cd и Pb за 30 лет наблюдений снизились.

На основании представленных выше данных можно ожидать, что темпы восстановления природных популяций мелких млекопитающих разных трофических уровней, населяющих территории в окрестностях СУМЗа, будут неодинаковы. Позитивные сдвиги в населении мелких насеко-

моядных будут более выраженными, что в ближайшем будущем приведет к опережающему по сравнению с мышевидными грызунами увеличению численности землероек в непосредственной близости от завода. В первую очередь этому будут способствовать изменения в сообществах почвенных и наземных беспозвоночных в импактной и буферной зонах. Эти предположения подтверждаются результатами прямых наблюдений за населением мелких млекопитающих: в течение последних 20 лет суммарное обилие бурозубок в импактной зоне увеличилось в 3 раза, тогда как численность лесных полевок почти не изменилась.

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Автор выражает признательность Ю.Л. Суморокову, Е.Ю. Сумороковой, С.Ю. Суморокову, А.А. Герасимову и Т.Ю. Сурковой за помощь в полевом сборе и первичной обработке материала, Э.Х. Ахуновой и А.В. Щепеткину – за выполнение аналитических работ, А.Н. Созонтову – за помощь в статистической обработке данных, Е.Л. Воробейчику и анонимному рецензенту – за конструктивные замечания к тексту рукописи.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов и подтверждает соблюдение применимых этических норм в работе с животными.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mammals and birds as bioindicators of trace element contaminations in terrestrial environments: an ecotoxicological assessment of the Northern Hemisphere // Ed. Kalisińska E. Springer Nature Switzerland AG, 2019. 229 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-00121-6>
2. Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения: 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41. <https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
3. Gall J.E., Boyd R.S., Rajakaruna N. Transfer of heavy metals through terrestrial food webs: a review // Environ. Monit. Asses. 2015. V. 187. № 4. P. 1–21. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4436-3>
4. Бельский Е.А., Ляхов А.Г. Динамика населения птиц-дуплогнезников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода) // Экология. 2021. № 4. С. 278–288. <https://doi.org/10.31857/S0367059721040041>
5. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Золотарев М.П. и др. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Russ. Entomol. J. 2012. V. 21. № 2. P. 203–218.
6. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов

- медеплавильного завода // Экология. 2019. № 2. С. 133–148.  
<https://doi.org/10.1134/S0367059719020112>
7. Михайлова И.Н. Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2020. № 1. С. 43–50.  
<https://doi.org/10.31857/S0367059720010072>
8. Мухачева С.В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. I. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66–76.  
<https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
9. Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? // Докл. РАН. 2014. Т. 458. № 6. С. 721–725.  
<https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
10. Berglund A.M.M., Ingvarsson P.K., Danielsson H. et al. Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // Environ. Pollut. 2010. V. 158. № 5. P. 1368–1375.  
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.01.005>
11. Berglund Å.M., Nyholm N. Slow improvements of metal exposure, health- and breeding conditions of pied flycatchers after decreased industrial heavy metal emissions // Sci. Tot. Environ. 2011. V. 409. № 20. P. 4326–4334.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.07.004>
12. Berglund Å.M.M., Rainio M.J., Eeva T. Decreased metal accumulation in passerines as a result of reduced emissions // Environ. Toxicol. Chem. 2012. V. 31. № 6. P. 1317–1323.  
<https://doi.org/10.1002/etc.1814>
13. Sheffield S.R., Sawicka-Kapusta K., Cohen J.B. et al. Rodentia and Lagomorpha // Ecotoxicology of Wild Mammals / Shore R.F., Rattner B.A. Eds. Wiley: Chichester et al., 2001. P. 215–314. 22.
14. Talmage S.S., Walton B.T. Small mammals as monitors of environmental Contaminants // Rev. Environ. Contam. Toxicol. 1991. V. 119. P. 47–145.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3078-6\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3078-6_2)
15. Мухачева С.В. Многолетняя динамика концентрации тяжелых металлов в корме и организме рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в период снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2017. № 6. С. 461–471.  
<https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
16. Pankakoski E., Koivisto I., Hyvärinen H. et al. Shrews as indicators of heavy metal pollution // Advances in the biology of Shrews. Carnegie Museum of Natural History Special Publication. 1994. P. 137–149.
17. Ma W.C., Denneman W., Faber J. Hazardous exposure of ground-living small mammals to Cd and Pb in contaminated terrestrial ecosystems // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1991. V. 20. P. 266–270.  
<https://doi.org/10.1007/BF01055914>
18. Ma W.C., Talmage S. Insectivora / Shore R.F., Rattner B.A. Eds. Ecotoxicology of Wild Mammals. Ecological and Environmental Toxicology Series. John Wiley and Sons Ltd., New York, 2001. P. 123–158.
19. Bezel V.S., Koutchenogii K.P., Mukhacheva S.V. et al. Using of synchrotron radiation for study of multielemental composition of the small mammal diet and tissues // Nucl. Instr. and Meth. A. 2007. V. 575. № 1–2. P. 218–220.  
<https://doi.org/10.1016/j.nima.2007.01.072>
20. Tomaskova L., Bejček V., Sedlaček F. et al. Population biology of shrews (*Sorex araneus* and *Sorex minutus*) from a polluted area in central Europe // Advances in the Biology of Shrews II. New York, 2005. P. 189–198.
21. Dmowski K., Kozakiewicz M., Kozakiewicz A. Ecological effects of heavy metal pollution (Pb, Cd, Zn) on small mammal populations and communities // Bull. Polish Acad. of Sci. Biological Sciences. 1995. V. 43. P. 1–10.
22. Sánchez-Chardi A., Nadal J. Bioaccumulation of metals and effects of landfill pollution in small mammals. Part I. The greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* // Chemosphere. 2007. V. 68. № 4. P. 703–711.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.01.042>
23. Sánchez-Chardi A., Marques C.C., Gabriel S.I. et al. Haematology, genotoxicity, enzymatic activity and histopathology as biomarkers of metal pollution in the shrew *Crocidura russula* // Environ. Pollut. 2008. V. 156. P. 1332–1339.  
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.02.026>
24. Pankakoski E., Koivisto I., Hyvärinen H. et al. Experimental accumulation of lead from soil through earthworms to common shrews // Chemosphere. 1994b. V. 29. № 8. P. 1639–1649.  
[https://doi.org/10.1016/0045-6535\(94\)90311-5](https://doi.org/10.1016/0045-6535(94)90311-5)
25. Reinecke S.A., Reinecke D.E., Musilbono A.C. et al. The transfer of lead (Pb) from earthworms to shrews (*Myosorex varius*) // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2000. V. 39. P. 392–397.  
<https://doi.org/10.1007/s002440010120>
26. Swiergosz-Kowalewska R., Gramatyka M., Reczynski W. Metals distribution and interactions in tissues of shrews (*Sorex* spp.) from copper- and zinc-contaminated areas in Poland // J. Environ. Qual. 2005. V. 34. P. 1519–1529.  
<https://doi.org/10.2134/jeq2004.0167>
27. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024.  
<https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
28. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1994. 280 с.
29. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В. и др. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.
30. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
31. Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб.: ЗИН РАН, 2014. 321 с.
32. Юдин Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. 176 с.

33. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Wilson D.E., Reeder D.M. Eds. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2005. 2142 p.
34. Мухачева С.В. Население мелких насекомоядных млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Биология насекомоядных млекопитающих: Мат-лы Всерос. науч. конф. Новосибирск: Изд-во “ЦЭРИС”, 2007. С. 81–84.
35. Туликова Н.В. Питание и характер активности землероек средней полосы СССР // Зоол. журн. 1949. Т. 28. Вып. 6. С. 561–572.
36. Ходашева К.С., Елисеева В.И. Землеройки в экосистемах Центральной лесостепи Русской равнины. М.: Наука, 1992. 112 с.
37. Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980. С. 31–58.
38. Gębczyński M. Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus* Linnaeus 1758 // Acta Theriologica. 1965. V. 10. № 22. P. 303–331.
39. Wołk E. Body weight and daily food intake in captive shrews // Acta Theriologica. 1969. V. 14. № 4. P. 35–47.
40. Hanski I. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrew (*Sorex* and *Neomys*) // Annales Zoologici Fennici. 1984. V. 21. № 2. P. 157–165.  
<https://www.jstor.org/stable/23734858>
41. Докучаев Н.Е. Питание землероек-бурозубок и оценка их роли в горно-таежных системах Северо-Восточной Сибири // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука, 1981. С. 3–22.
42. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 271 с.
43. Ивантер Э.В., Коросов А.В., Макаров А.М. К изучению трофических связей мелких насекомоядных млекопитающих // Зоол. журн. 2015. Т. 94. Вып. 6. С. 711–721.  
<https://doi.org/10.7868/S0044513415060100>
44. Churchfield S. Natural history of shrews. Ithaca, New York: Cornell University Press, 1990. 178 p.
45. Carver R. Practical data analysis with JMP. Cary, NC: SAS Institute, 2014. 232 p.
46. Core Team, R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022.  
<https://www.R-project.org>
47. Bates D., Maechler M., Bolker B. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 // J.Stat. Software. 2015. V 67. № 1. P. 1–48.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
48. Read H.J., Martin M.H. The effect of heavy metals on populations of small mammals from woodlands in Avon (England); with particular emphasis on metal concentrations in *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. // Chemosphere. 1993. V. 27. №. 11. P. 2197–2211.  
[https://doi.org/10.1016/0045-6535\(93\)90132-O](https://doi.org/10.1016/0045-6535(93)90132-O)
49. Нестеркова Д.В., Воробейчик Е.Л., Резниченко И.С. Тяжелые металлы в пищевой цепи “почва–дождевые черви–европейский крот” в условиях загрязнения среды выбросами мелеплавильного завода // Сиб. экол. журн. 2014. № 5. С. 777–788.
50. Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Изд-во “Гошицкий”, 2006. 280 с.
51. Brueske C.C., Barrett G.W. Dietary heavy metal uptake by the least shrew, *Cryptotis parva* // Bull. Environ. Contam. Toxicol., 1991. V. 47. P. 845–849  
<https://doi.org/10.1007/BF01689514>
52. Nyholm N., Rühling Å. Effects of decreased atmospheric heavy metal deposition in South Sweden on terrestrial birds and small mammals in natural populations // Water, Air and Soil Pollution: Focus, 2001. V. 1. № 3–4. P. 439–448.  
<https://doi.org/10.1023/A:1017582305685>
53. Tête N., Durfort M., Rieffel D. et al. Histopathology related to cadmium and lead bioaccumulation in chronically exposed wood mice, *Apodemus sylvaticus*, around a former smelter // Sci. Total Environ. 2014. V. 481. № 1. P. 167–177.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.029>

УДК 574.58597.5575.8

## СОВРЕМЕННАЯ ИХТИОФАУНА ОЗЕРА ЭЙЗЕНАМ (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ) И ПУТИ СПАСЕНИЯ ЭНДЕМИЧНОГО ПОДВИДА КУМЖИ *SALMO TRUTTA EZENAMI*

© 2022 г. Г. Н. Маркевич<sup>а</sup>, Н. И. Шилин<sup>б</sup>, Р. М. Бархалов<sup>с, д</sup>, А. А. Махров<sup>е, ф, \*</sup><sup>а</sup>Кроноцкий государственный заповедник, Россия 684000 Камчатский край, г. Елизово, ул. Рябикова, 48<sup>б</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды,  
Россия 117628 Москва, 36 км МКАД, двлд. 1, стр. 4<sup>с</sup>Государственный природный заповедник “Дагестанский”,  
Россия 367010 Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. Гагарина, 120<sup>д</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН,  
Россия 367026 Республика Дагестан, г. Махачкала, просп. И. Шамиля, 13<sup>е</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33<sup>ф</sup>Санкт-Петербургский государственный университет,  
Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 13б

\*e-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2022 г.

После доработки 24.02.2022 г.

Принята к публикации 24.02.2022 г.

На основе литературных данных и собственных материалов описано развитие экосистемы оз. Эйзенам (Кезеной-Ам) за последние 100 лет. Показано, что экосистема претерпела катастрофическую трансформацию в результате вспышки численности голавля в конце XX—начале XXI вв. и интродукции окуня в 2012–2014 гг. Дополнительно важным фактором деградации экосистемы стала многократно возросшая интенсивность сетного лова. В озере, вероятно, полностью исчез эндемичный подвид кумжи. Для сохранения и восстановления эйзенамской кумжи необходимо принять срочные меры, включающие ее искусственное разведение и мелиоративные мероприятия по снижению численности голавля и окуня.

**Ключевые слова:** *Salmo trutta ezenami*, интродукция, сохранение эндемиков, симпатрические формы, горы, Россия

DOI: 10.31857/S0367059722050079

Многолетний мировой опыт антропогенного освоения водных экосистем свидетельствует о том, что наиболее уязвимыми от вмешательства человека являются изолированные озера с рыбами-эндемиками, возникшими в результате симпатрического формообразования (образования видов/форм под действием экологических факторов внутри единой экосистемы). Например, рыболовство нанесло значительный ущерб “пучку” форм крупных усачей (*Labeobarbus intermedius* Rüppell, 1835) в оз. Тана [1]. В результате массовых интродукций почти полностью уничтожено разнообразие гольцов-крисовомеров (*Salvelinus namaycush* Walbaum, 1792) Великих Американских озер [2]. Вселение нильского окуня (*Lates niloticus* Linnaeus, 1758) в оз. Виктория привело к уничтожению нескольких сот видов эндемичных цихлид (рода *Haplochromis*) [3].

Кумжа (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) относится к семейству лососевых (Salmonidae), населяет водоемы Европы, Передней и Средней Азии, северной Африки. Для данного вида известен ряд примеров образования симпатрических форм-эндемиков в изолированных водоемах [4]. В частности, в оз. Лох-Мелвин (Ирландия) обитают три, а в оз. Лох-Лайдон (Шотландия) четыре формы, отличающиеся по внешней морфологии, питанию, времени и срокам нереста [5, 6]. По две формы известны из двух озер Апеннинского полуострова, двух систем малых связанных озер Скандинавии [7, 8].

Симпатрические формы описаны и у близких к кумже эндемичных видов, в частности у *S. letnica* (Karaman, 1924) из оз. Охрид [9]. Один из наиболее известных и хорошо изученных вариантов внутриозерной дивергенции – форели (*S. ischchan* Kessler, 1877) в оз. Севан (Закавказье). Здесь были

описаны четыре озерных (гегаркуни, боджак, летний и зимний бахтаки) и одна ручьевая (алабалах) формы [10]. Все перечисленные водоемы находятся в зоне активной деятельности человека, что обуславливает значительный прессинг на эндемичные формы. На данный момент севанские форели практически полностью уничтожены [11].

Хотя популяции кумжи (форели) в горных реках Кавказа отличаются высоким морфологическим и экологическим разнообразием (см. обзор [12]), это разнообразие остается недостаточным. Отдельные литературные сведения о бессточном оз. Эйзенам (Кезеной-Ам) указывают на то, что в водоеме встречаются две формы эндемичного подвида кумжи *Salmo trutta ezenami* Berg, 1948, различающиеся по размерам, окраске и характеру питания.

Кумжа оз. Эйзенам занесена в Красную книгу Российской Федерации со статусом КР (CR) (находящаяся под критической угрозой исчезновения) [13], Красные книги Чеченской Республики [14] и Республики Дагестан [15]. Несмотря на высокую актуальность сохранения данной формы, регулярные исследования экосистемы озера не проводятся. В литературе почти отсутствуют сведения о природных условиях в бассейне и состоянии рыбного сообщества. Между тем экосистема оз. Эйзенам интересна и важна не только сама по себе, но и как хорошая модель для изучения процессов антропогенной трансформации холодноводных (горных и арктических) экосистем.

В 2017–2021 гг. проведено определение современного состава ихтиофауны и распределения рыб по акватории оз. Эйзенам, его притокам и реке ниже завальной плотины. Цель данной работы – изучить состояние популяций кумжи в бассейне озера и ниже завальной плотины; на основе собственных и литературных данных сделать прогноз развития экосистемы и определить пути сохранения и восстановления эйзенамской кумжи (форели).

## ОПИСАНИЕ РАЙОНА РАБОТ

Озеро Эйзенам (Кезеной-Ам) – крупнейшее озеро северного макросклона Кавказского хребта, расположено на западных склонах Андийского хребта, образовалось в результате сейсмогенного обвала в хребте Кашир-лам, запрудившего долину двух небольших водотоков (реки Хорсум и Кауха) в месте их слияния. Точный возраст образования озера не известен. М.Н. Смирнова [16] допускает возникновение оз. Эйзенам во время мощного Дидо-Андийского землетрясения в 1742 г. И.А. Идрисов [17], с учетом количества накопившихся осадков, оценивает его в одну тысячу лет.

Озеро Эйзенам вытянуто с севера на юг на 2 км, с запада на восток – на 2.7 км, наибольшая ширина 750 м, находится на высоте 1854 над ур. м.

(карта масштаба 1 : 100000). Морфология чаши озера характерна для водоемов подпрудного типа, зона максимальных глубин смещена к завальной плотине. На батиметрической карте хорошо прослеживаются затопленные русла притоков [18, 19]. Максимальная глубина озера 74 м [20]; литораль практически не выражена, береговой свал крутой, что определяет чрезвычайно высокие средние глубины, составляющие 39.1 м [18]. Площадь водоема составляет 1.675 км<sup>2</sup> [21], объем воды в озере – 0.073 км<sup>3</sup> (наши данные).

Высокогорное расположение определяет особенность гидрологического режима – озеро относится к димиктическому типу: толщина эпимниона к августу достигает 15 м, весеннее перемешивание происходит в апреле–мае, осеннее – в октябре–ноябре [22]. В зимний период (с января по апрель) озеро замерзает, толщина льда превышает 60 см. Питание в основном снеговое. В заливы озера впадают два небольших притока – р. Хорсум (в старых источниках – Эхки) и р. Кауха длиной 7 и 5 км соответственно. Скорость течения в их приустьевой части составляет 0.2–0.3 м/с. Поверхностного стока у озера нет, разгрузка осуществляется через тело завальной плотины. В 3 км от озера на поверхность выходит несколько ключей, которые, сливаясь, дают начало небольшой речке Миор-Су, впадающей в р. Ахкете, которая является притоком р. Ансалта (бассейн р. Сулак) [19].

Для оз. Эйзенам характерны значительные колебания уровня воды – до 8 м [17]. Озеро отличается высоким содержанием кислорода [18] и низким – фосфора [21]. Прозрачность воды, по данным 1929 г., в среднем равна 6.5 м [18], по современным данным – в некоторых местах более 10 м [19]. Берега озера большей частью крайне обрывисты, в некоторых местах в 5–10 м от уреза воды глубина составляет более 30 м. Планктон в озере беден качественно и количественно [20]. Таким образом, оз. Эйзенам, судя по имеющимся данным, – типичный олиготрофный водоем.

Антропогенное воздействие на абиотическую среду оз. Эйзенам, к счастью, ограничено. Постоянных поселений в бассейне озера нет. Туристический комплекс, расположенный на его берегу, оснащен современными системами очистки воды. Обрабатываемых земель в бассейне озера нет, только летние пастбища [23]. Однако, по сведениям местных жителей, в последние годы значительно снизилась водность притоков озера, прежде всего из-за малоснежных зим. Снижение снежности зим на Кавказе в последние годы подтверждается объективными данными [24].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первый этап работ на озере был проведен 12–17 мая 2017 г. Облов рыбы осуществлялся жабер-

ными сетями с переменным шагом ячеи — от 7 до 40 мм. Использовали пелагические (высота стенки 5 м) и донные (стенка 1.5 м) сети длиной 50 м. Сети устанавливали на 24 ч в диапазоне глубин 15–30 и 40–60 м в разных частях водоема. Дополнительно литоральную зону (5–20 м) обловили сетями с ячей 40 мм. Рыболовное усилие было существенным (суммарно  $36.0 \times 10^3 \text{ ч} \cdot \text{м}^2$ ). В мае 2017 г. также обловлено сачком-ловушкой ниже течение р. Кауха и обследована р. Ахкете.

В августе 2019 г. отловы не дали положительных результатов. Визуальные наблюдения показали массовые скопления молоди (сеголеток и годовиков) голавля на мелководьях в приплотинной части озера. Также более сотни взрослых особей голавля ежедневно выходили на мелководья к лодочной станции.

В 2020 г. с 4 по 11 января отлов проводили жаберными сетями в количестве 2 шт. длиной по 30 м с размером ячеи 50 и 70 мм, которые ставили на озере через проруби в двух местах на глубинах 10–20 и 15–30 м. За этот период нам не удалось поймать ни форели, ни других видов рыб, встречающихся в озере. Температура в поверхностных слоях воды в лунках была 2°C.

С 17 по 22 августа 2020 г. обследование озера проводили с использованием эхолота. Температура на поверхности воды доходила до 22°C. Стаи рыб фиксировали на глубинах 15–30 м, на глубине 60–65 м было зафиксировано несколько объектов (из градации размеров в эхолоте “крупные”), но были ли это рыбы неизвестно. Визуально обследована нижняя часть р. Харсум, которая была сильно обмелевшей, собраны опросные данные у местных пастухов.

В 2021 г. с 27 октября по 2 ноября проводили отловы в озере с двумя порядками жаберных сетей с размером ячеи 50 и 60 мм при участии сотрудников Росприроднадзора. Для обследования средней части р. Хорсум и нижней половины р. Каухи использовали сети и сачки. Для взятия генетических проб проводился лов удочками форели в р. Ахкете.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### *Морфология и экология кумжи оз. Эйзенам*

Первые научные данные о кумже оз. Эйзенам относятся к концу XIX в. В работе Ф.Ф. Каврайского [25] приведена информация о 4 экз. кумжи этой популяции. Относительно подробное описание кумжи (морфология, характер питания и особенности роста) выполнено сотрудниками Севанской гидробиологической станции [26]. Были показаны значительные отличия эйзенамской кумжи как от ручьевой кумжи, так и от озерных форм озер Севан и Гек-Гель. Эйзенамская кумжа харак-

теризовалась чрезвычайно низким числом пилорических придатков и жаберных лучей.

Впоследствии Л.С. Бергом [27] по результатам этих сборов, на основе особенностей окраски и морфологического диагноза, кумжа из оз. Эйзенам была выделена в отдельный подвид. Исследования А.В. Салманова [28] показали, что кумжа оз. Эйзенам отличается от других популяций кумжи бассейна Каспийского моря и некоторыми пластическими признаками, в частности более крупными глазами. В то же время этим автором обнаружены различия в некоторых морфологических признаках между выборками, собранными в оз. Эйзенам в разные годы. Это может объясняться выявленными позже Г.М. Магомедовым [22] аллометрическими изменениями пропорций тела у кумжи из оз. Эйзенам (крупные рыбы по сравнению с молодью имеют относительно более длинную голову и короткие плавники). Однако нельзя исключить, что в разные годы в руки исследователей попадали выборки с разной долей особей, принадлежащих к морфологически различающимся формам.

В связи с этим важно отметить, что местные жители различают в оз. Эйзенам “светлую” и “темную” формы кумжи (личное сообщение М.В. Даиева). Более 100 лет назад эти формы описаны в монографии знатока горной Чечни, землеустроителя, картографа и краеведа Н.С. Иваненкова (о нем см.: [29]). “В озере водится два вида рыбы: у одного вида белая чешуя с мелкими красными крапинками (собственно форель), у другого темная кожа с сероватыми большими крапинками (лось-форель). Рассказывают, что попадаются экземпляры второго вида до двух аршин длины и до 2 пудов веса” [30, с. 28]. В заметке В. Сургутского [31] приведен рисунок крупной (71 см) кумжи черной окраски из оз. Эйзенам, а в статье Р.М. Бархалова [19] фото кумжи черной окраски массой 9 кг, пойманной в оз. Эйзенам в 2007 г.

Сведения о крупной форме кумжи в оз. Эйзенам подтверждаются недавними фотографиями и научными исследованиями. Кумжа этого озера отличается относительно невысокими темпами роста, половой зрелости самцы достигали в возрасте 2+, самки 3+, максимальный зафиксированный возраст 12+. Однако небольшое количество (менее 1.5%) рыб достигали длины 860–1130 мм и массы 10.1–17.0 кг [22]. Значения большинства меристических признаков в выборках крупных и мелких рыб сходны, но позвонков у мелких рыб в среднем 59.0, а у крупных рыб — 57.0 [32]. Поскольку число позвонков у кумжи зависит от температуры, при которой развивалась икра [33], различие в числе позвонков может свидетельствовать о разных температурных условиях эмбриогенеза крупных и мелких рыб и соответ-

ственно об их принадлежности к разным субпопуляциям, различающимся местом или временем нереста.

К сожалению, сведения о местах и времени нереста кумжи оз. Эйзенам противоречивы. Ю.С. Саидов [34] указывает, что кумжа нерестится в самом озере (в притоках подходящие для нереста места отсутствуют), причем “в течение всего летнего и осеннего сезона мы регулярно вылавливали рыб, гонады которых находились в V и VI стадиях развития”. По данным М.Г. Каимова и Р.Х. Гайрабекова [35], нерест кумжи в оз. Эйзенам происходит с конца ноября до февраля, причем кумжа нерестилась ранее и в притоках озер Кауха и Хорсум.

У кумжи оз. Эйзенам отмечены четкие изменения характера питания по мере роста: мелкие неполовозрелые рыбы в основном потребляют гаммарусов, крупные — легочных и двустворчатых моллюсков, в осенний и зимний периоды отмечены случаи каннибализма и питания икрой [22].

К сожалению, отсутствуют данные о генетическом разнообразии кумжи оз. Эйзенам. Коллекционный материал, имеющийся в Зоологическом институте РАН, не подходит для генетического анализа: рыбы из этой коллекции были фиксированы формалином, и извлечь из них ДНК не удалось (личн. сообщ. Б.А. Левина, ИБВВ РАН). Сравнение популяции кумжи оз. Эйзенам и других озер Кавказа проводилось только иммуно-сериологическим методом; наиболее сходной с популяцией оз. Эйзенам оказалась популяция оз. Дженех [36].

Таким образом, интересная пара форм (крупная и мелкая) кумжи оз. Эйзенам в значительной степени осталась неисследованной; в частности, не ясно, в каких местах и в какой сезон они нерестились. Однако нет сомнения, что по крайней мере часть особей нерестилась в самом озере. Возможность нереста лососей рода *Salmo* в озерах сильно недооценивается в современной литературе; например, в недавней работе [37] указано, что в озерах нерестятся только три вида этого рода — севанская форель, *S. letnica* и эндемичный вид из оз. Гарда в Италии — *S. carpio* Linnaeus, 1758.

#### *Изменение численности рыб оз. Эйзенам в результате воздействия человека*

А.Е. Россикова, путешествовавшая по горной Чечне в 1890-х годах, зоолог Н.Я. Динник, посетивший оз. Эйзенам в 1904 г., и упоминаемый выше Н.В. Иваненков, побывавший на этом водоеме в 1906 г., отмечали высокую численность кумжи в озере [30, 38, 39]. В 1960–1970-е гг. за несколько часов удочкой можно было наловить 30–40 рыб [35]. В 1963 г. в озере было выловлено

600 разновозрастных кумж, которые были вселены в оз. Мочох (Дагестан) [40].

В 1970-х гг. на озере был построен туристический комплекс и вылов кумжи усилился [19]. В 1990-е гг., по сведениям местных жителей, кумжа сильно пострадала от боевых действий и бесконтрольного вылова. В 2015 г. в ходе специальной экспедиции на оз. Эйзенам не удалось добыть ни одного экземпляра кумжи [41]. Однако из достоверных источников удалось установить, что в 2015 г. в озере местными жителями была поймана особь форели массой 13 кг.

В ходе наших работ кумжа в озере также не была поймана. Не удалось ее обнаружить и в притоках озера. Опросные данные пастухов, ежегодно выпасающих коров в долине реки, показали, что ранее форель заходила в р. Хорсум на нерест, некоторые особи достигали массы до 1 кг. Последний заход они наблюдали в 2012 гг. Из-за сильного обмеления в настоящее время оба притока (Хорсум и Кауха) мало подходят для кумжи.

Многие исследователи в конце XIX, начале и середине XX вв., побывавшие на оз. Эйзенам, упоминают, что кумжа — единственная рыба в озере [34, 38, 39]. Однако в работе К.Р. Фортунатовой [26] отмечено наличие в желудках кумжи икринок карповых рыб, что указывает на наличие другого вида рыб в экосистеме еще до начала активного антропогенного освоения района. В заметке В. Сургутского [31] упоминается “крупная плотва” (со знаком вопроса), обитающая в озере и служившая наживкой при ловле крупной кумжи.

Какой вид карповых обитал в оз. Эйзенам, точно неизвестно. Е.И. Драпкин с соавт. [42] предполагали, что это мог быть голавль. Однако мы полагаем, что икра карповых в желудках кумжи принадлежит пескарю, который обычно обитает в стекающих в озеро ручьях, и поэтому практически не попадает при лове в озере. Кроме того, голавль нерестится весной, а пескарь — не только весной, но и в начале лета, когда вода прогревается до 15°C [43]. Сотрудники К.Р. Фортунатовой собирали материал на оз. Эйзенам с 11 по 21 июля, причем на мелководном участке, где, видимо, нерестились представители карповых: 13 июля температура у поверхности была 18°C, а на глубине около 5.5 м снижалась до 15°C [20], т.е. температура мелководного участка озера в тот период подходила для нереста пескаря.

Голавль отмечен в озере в августе 1973 г. [42]. В 1978 г. произошел резкий подъем численности этого вида [44]. В 2017 г. в озере нами были пойманы 4 особи голавля. Пойманные нами в 2021 г. экземпляры имели длину 30–35 см. Молодь голавля была отловлена в 2017 и 2021 г. также в нижнем течении р. Каухи и побережье озера. В данный период голавли встречаются в прибрежной

зоне озера до глубины 20 (возможно и 30) м, в профундали не отмечены.

Терский пескарь обнаружен осенью 1978 г. сначала в ручье, впадающем с севера в оз. Эйзенам, а потом и в самом озере [44, 45]. Нами он отмечен в мае 2017 г. в нижнем течении р. Кауха, в ямах под подмываемыми берегами (но в 2020–2021 гг. в этом месте этот вид отсутствовал). Особи данного вида имели длину до 12–15 см, крупные рыбы находились на IV стадии зрелости. По наиболее распространенной в России классификации [43], обитающий в озере пескарь относится к виду *Gobio gobio lepidolaemus* Kessler, 1872. Анализ последовательности митохондриального гена COI, кодирующего субъединицу I цитохромоксидазного комплекса, подтверждает видовое определение, сделанное по морфологическим признакам (Б.А. Левин, ИБВВ РАН, личное сообщение).

В 2015 г. в озере отмечен четвертый вид рыб – речной окунь [41]. В 2017 г. нами отловлена 31 половозрелая особь этого вида – они имели длину 15–17 см и находились на IV–V стадии зрелости. Вдоль берегов встречались многочисленные стайки молоди окуня длиной 5–7 см. Окунь встречался по всей акватории озера, отмечен в сетных уловах на глубинах до 30–40 м, в профундали озера отсутствовал. Отдельные экземпляры молоди окуня были выловлены также в нижнем течении р. Кауха в 2017 г. (но не в 2020–2021 гг.). В конце октября – начале ноября 2021 г. в сети было поймано 5 экз. окуня, которых мы разделили на 2 группы: 4 (2 самки и 2 самца) и 1 (самка) экз. Первая группа имела максимальную длину (АВ) от 16.2 до 20.2 см и массу тела от 50 до 90 г, единственный представитель второй группы – длину 39.4 см и массу 1170 г. У всех особей гонады были в IV стадии зрелости, т.е. рыбы были готовы к нересту следующей весной. Отложения жира на внутренностях у всех особей в первой группе были минимальными, во второй – максимальными, что говорит о разных пищевых объектах. Полученные данные позволяют предположить, что популяция окуня в озере, вероятно, разделяется на мелкую и крупную формы аналогично обитавшей в нем форели.

В 2019 г. в браконьерской сети, установленной вблизи устья р. Кауха, нами обнаружена одна особь серебряного карася. О появлении этого вида в оз. Эйзенам сообщается также в работе А.М. Бахтиева и М.Г. Каимова [14], однако, пока не известно, сможет ли закрепиться в озере этот вид.

Таким образом, в оз. Эйзенам за 50 лет произошла почти полная смена состава ихтиофауны. Тенденция замещения лососевидных рыб карповыми и окуневыми хорошо известна, но обычно ее основной причиной считают эвтрофикацию [46]. В нашем случае главной причиной изменения

видового состава ихтиофауны послужил вылов кумжи.

#### *Состояние популяции ручьевой формы кумжи ниже завальной плотины*

В р. Ахкете в 2017 г. было выловлено 11 особей ручьевой формы кумжи, в 2021 г. – 2 особи. Средняя длина половозрелых особей составила  $159 \pm 6.7$  (135–196) мм, масса  $46 \pm 6.0$  (26.6–74.8) г. Различия самцов и самок по размерам оказались недостоверны. Соотношение полов было сдвинуто в сторону самок. Половой зрелости ручьевые особи достигали при длине 120–125 мм, гонады у особей длиной больше 135 мм находились в III и переходной III–IV стадиях зрелости. В питании доминировали гаммарусы (70%), также встречались личинки поденок, ручейников, хирономид (по 10%) и единично – их имаго. Ручьевая форма кумжи встречалась на ямах под намываемыми берегами, за крупными камнями, начиная от истоков реки. По опросным сведениям, ручьевая форма кумжи активно вылавливается местным населением. Другие виды рыб в реке не отмечены.

#### *Исчезновение симпатрических “пучков форм” и пути восстановления кумжи оз. Эйзенам*

Многие озерные экосистемы ранее уже претерпевали антропогенные трансформации, связанные с бесконтрольными интродукциями, выловом рыбы, гидростроительством и зарегулированием стока. По современным представлениям, биологические инвазии наряду с уничтожением мест обитания считаются одной из основных угроз аборигенному биоразнообразию [47]. Наиболее показательным примером можно признать трансформацию экосистемы оз. Севан. В течение XX в. туда были вселены сиг (*Coregonus lavaretus* Linnaeus, 1758), серебряный карась (*Carassius auratus* Linnaeus, 1758), курийский усач (*Barbus cyri* De Filippi, 1865), восточная быстрянка (*Alburnoides eichwaldii* De Filippi, 1863). Интродукции привели к катастрофическому снижению численности эндемичных рыб. Зарегулирование и резкое снижение уровня озера способствовали эвтрофикации экосистемы и полному уничтожению литоральных нерестилищ севанских форелей [10]. В конечном итоге бесконтрольный браконьерский лов привел к почти полному уничтожению симпатрических форм севанских форелей. На данный момент сохранилась только ручьевая форма алабалах, разведение гегаркуни на рыбоводном заводе неэффективно [11].

В начале XX в. В великих американских озерах обитало от 7 до 10 экологических групп кристивомеров *Salvelinus namaycush* [2]. Они заселяли всю систему озер, образовывали многочисленные

стада, активно эксплуатировавшиеся промыслом. В течение XX века в эту систему озер были вселены тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*, попала морская минога *Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758 и мн. др. виды рыб [48, 49]. В течение ряда лет озера загрязнились промышленными стоками, велся бесконтрольный отлов рыбы. В результате кривовомеры были полностью уничтожены во всех озерах, кроме оз. Верхнее, в котором из 7–10 форм осталось только 4 [50]. Для восстановления нативных популяций проводятся специальные дорогостоящие мероприятия [51].

В оз. Ланао (Филиппины) было описано 18 симпатрических видов барбусов рода *Puntius*. Локальное разнообразие было изолировано системой порогов в вытекающей из озера реке. В течение 20 лет водоем находился под пристальным вниманием исследователей. “Пучок” форм барбусов из оз. Ланао считался модельным для изучения процессов микорозволюции у рыб [52, 53]. В течение второй половины XX в. фауна озера попала под жесткий прессинг бесконтрольного лова. После катастрофического снижения численности для повышения рыбохозяйственной значимости в озеро была интродуцирована радужная форель (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792). На данный момент из 18 видов эндемичных барбусов сохранилось только два наиболее генерализованных [54].

К сожалению, в печальный список исчезнувших симпатрических форм надо включить и формы кумжи из оз. Эйзенам. Однако, как упоминалось выше, в 1963 г. 600 особей кумжи из Эйзенам перевезены и выпущены в оз. Мочох (Дагестан), которое образовалось в этом же году на небольшой речке, которую перекрыл мощный оползень; до схода оползня рыбы в реке не было [40]. В самом озере, по сведениям местных жителей, кумжи сейчас нет, но она обитает в вытекающем из озера ручье Мочохтляр. Попыток расселения эйзенамской форели в другие водоемы неизвестно. Поэтому, пока есть возможность, важно использовать “мочохских” форелей для искусственного разведения на рыбозаводах и последующего выпуска выращенных рыб в “материнское” оз. Эйзенам.

Необходимы срочные меры по восстановлению популяции эндемичной эйзенамской кумжи, включающие:

1. Искусственное разведение, в том числе создание маточного стада эйзенамской кумжи на основе мочохской популяции и выпуск в озеро подрощенной молоди (подращивание необходимо для предотвращения элиминации молоди кумжи окуном и голавлем).

2. Серия мероприятий, направленных на снижение численности окуня и голавля, включая мелiorативный лов в местах нереста, а также внесе-

ние в прибрежье озера подходящего для нереста окуня субстрата с удалением его после нереста.

3. Полная ликвидация браконьерского промысла и закрытие любительского лова после начала выпуска молоди кумжи в озеро, исключение возможности вселения новых видов рыб-интродуцентов.

4. Повышение охранного статуса озера с памятника природы регионального значения до ООПТ федерального значения. Проведение экопросветительских мероприятий среди местного населения для повышения экологической грамотности и формирования мировоззрения о бережном отношении к природным объектам и уникальному биологическому разнообразию.

Данная работа подготовлена при финансовой поддержке РНФ (грант 19-14-00066). Авторы благодарны директору Дагестанского заповедника К.М. Куниеву и зам. директора по научной работе Г.С. Джамирзоеву за поддержку на всех этапах организации работ. Без их всестороннего содействия экспедиция на оз. Эйзенам в 2017 г. была бы невозможна. Неоценимую помощь нам оказал Д.В. Воробьев, помогавший на всех этапах проведения полевых работ. В 2019–2021 гг. огромную помощь в организации и проведении полевых работ оказали ассоциация “Русский лосось”, сотрудники Минприроды Чеченской Республики М.В. Даиев, М.М. Алсултанов, директор туристического комплекса Кезеной-Ам в 2017–2020 гг. Ю. Успанов, жители Республики Дагестан М.Г. Гаджимагомедов, Х. Хасаймирзаев. Также мы благодарны всему инспекторскому составу участка “Сарыкумский бархан” Дагестанского государственного заповедника за всестороннюю помощь в до- и послеэкспедиционный период.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

При выполнении работы соблюдались применимые этические нормы. Отлов рыб проводился в соответствии с разрешением № 145, выданным Росприроднадзором.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мина М.В., Держинский К.Ф., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. Фенетическое разнообразие крупных усачей *Barbus intermedius* complex sensu banister из прибрежной зоны Бахардарского залива (озеро Тана, Эфиопия) // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53. Вып. 6. С. 627–627.
2. Goodier J.L. Native lake trout (*Salvelinus namaycush*) stocks in the Canadian waters of Lake Superior prior to 1955 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. P. 1724–1737.
3. Ogotu-Ohwayo R. The decline of the native fishes of lakes Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*,

- and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* // Environmental Biology of Fishes. 1990. V. 27. P. 81–96.
4. *Ferguson A., Prodöhl P.A.* Identifying and conserving sympatric diversity in trout of the genus *Salmo*, with particular reference to Lough Melvin, Ireland // Ecology of Freshwater Fish. 2022. V. 31. P. 177–207.
  5. *Ferguson A.* Lough Melvin – a unique fish community // Royal Dublin Society. 1986. V. 1. P. 1–17.
  6. *Piggott C.V., Verspoor E., Greer R.* et al. Phenotypic and resource use partitioning amongst sympatric, lacustrine brown trout, *Salmo trutta* // Biol. J. Linn. Soc. 2018. V. 124. P. 200–212.
  7. *D’Ancona U., Merlo S.* La speciazione nelle trote italiane in particolare quelle del lago di Garda // Attide N’Istituto Veneto di Scienze, Lettere Arti. 1958–1959. V. 117. P. 19–26.
  8. *Gratton P., Allegrucci G., Sbordoni V., Gandolfi A.* The evolutionary jigsaw puzzle of the surviving trout (*Salmo trutta* L. complex) diversity in the Italian region: a multilocus Bayesian approach // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2014. V. 79. P. 292–304.
  9. *Soric V.* Salmonids in the Ohrid-Drim-Skadar system // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 1990. V. 54. P. 305–319.
  10. *Савваитова К.А., Дорофеева Е.А., Маркарян В.Г., Смолей А.И.* Форели озера Севан. Л.: Зоол. ин-т РАН СССР, 1989. 180 с.
  11. Экология озера Севан в период повышения его уровня. Гл. ред. кол.: Павлов Д.С. и др. М.: Наука ДНЦ, 2010. 375 с.
  12. *Махров А.А., Болотов И.Н.* Экологические причины высокой морфологической пластичности представителей таксона, обитающих в центре его происхождения (на примере благородных лососей *Salmo*) // Изв. РАН. Серия биол. 2019. № 1. С. 43–51. [*Makhrov A.A., Bolotov I.N.* Ecological causes of high morphological plasticity of members of a taxon inhabiting the center of its origin (Exemplified by the Noble Salmons, genus *Salmo*) // Biology Bulletin. 2019. V. 46. P. 38–46.]
  13. *Шилин Н.И.* Эйзенамская форель *Salmo trutta ezenami* Berg, 1948 // Красная книга Российской Федерации. 2-е изд. Животные. М.: ВНИИ Экология, 2021. С. 346–347.
  14. *Бахтиев А.М., Каимов М.Г.* Форель эйзенамская // Красная книга Чеченской Республики. Ростов-на-Дону, 2020. С. 318–319.
  15. *Бархалов Р.М., Магомедов Г.М.* Кумжа – эйзенамская форель // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2020. С. 500–502.
  16. *Смирнова М.Н.* Палеосейсмические явления в районе оз. Кезеной-Ам // Природа. 1996. № 6. С. 86–89.
  17. *Идрисов И.А.* Запрудные (оползневые) озера восточного Кавказа // Изв. Дагестанского гос. пед. ун-та. Естественные и точные науки. 2014. № 2. С. 96–101.
  18. *Дмитриев Н.А.* Озеро Эйзенам // Гидробиол. журн. 1930. Т. 9. № 4–6. С. 113–120.
  19. *Barkhalov R.M., Rabazanov N.I., Orlov A.M., Orlova S.Yu.* The Endangered Kezenoi-Am Trout, *Salmo ezenami* // Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. Elsevier. 2021. P. 1–9.
  20. *Киреева М.С.* Материалы по гидрологии и планктону озера Эйзенам // Труды Севанской озерной станции. 1933. Т. 3. Вып. 2. С. 36–70.
  21. *Рыжиков В.В.* Озеро Кезеной-Ам // Изв. Чечено-Ингушского республиканского краеведческого музея. 1961. Вып. 10. С. 3–14.
  22. *Магомедов Г.М.* Систематика, экология и культивирование лососевых рыб Дагестана и сопредельных территорий. Махачкала: Изд. дом “Наука плюс”, 2007. 310 с.
  23. *Джамирзоев Г.С., Букреев С.А., Атаев З.В., Идрисов И.А.* Современное состояние, проблемы и перспективы развития сети региональных ООПТ в Республике Дагестан // Труды государственного природного заповедника “Дагестанский”. 2011. Вып. 4. С. 6–41.
  24. *Погорелов А.В., Бойко Е.С., Нетребин П.Б.* Снежный покров Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Изв. Дагестанского гос. пед. ун-та. Естественные и точные науки. 2019. Т. 13. № 1. С. 86–97.
  25. *Каврайский Ф.Ф.* Лососевые Кавказа и Закавказья. Вып. 2. Тифлис: Типография канцелярии Главного начальствующего гражданскою частью на Кавказе, 1897. 79 с.
  26. *Фортунатова К.Р.* Форели озера Эйзенам // Труды Севанской озерной станции. 1933. Т. 3. Вып. 2. С. 71–92.
  27. *Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Ч. 1. 4-е изд., испр. и доп. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.
  28. *Салманов А.В.* Морфометрические особенности форелей рек и озер бассейна Каспийского моря (*Salmo*, Salmonidae, Pisces) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 213. С. 55–74.
  29. *Головлёв А.А.* Кубанский казак Н.С. Иваненков и его работа “Горные чеченцы...” // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2016. Т. 25. № 2. С. 240–255.
  30. *Иваненков Н.С.* Горные чеченцы (Терский сборник. Вып. 7). Владикавказ: Электронпечатня Терского обл. правления, 1910. 223 с.
  31. *Сургутский В.* Гигантская форель // Природа и охота. 1903. Ноябрь. С. 1–3.
  32. *Саидов Ю.С., Магомедов Г.М.* Сравнительно-морфологические основы систематики форелей и каспийского лосося. М.: Наука, 1989. 108 с.
  33. *Tåning Å.V.* Stage of determination of vertebræ in teleostean fishes // Nature. 1946. V. 157. P. 594–595.
  34. *Саидов Ю.С.* Дагестанская форель // Природа. 1963. № 4. С. 97–100.
  35. *Каимов М.Г., Гайрабеков Р.Х.* Экология ручьевого (*Salmo trutta ciscaucasicus morpha fario. Dorofeeva, 1967*) и эйзенамской (*Salmo trutta ezenami. Berg, 1948*) форелей в водоемах Чеченской Республики. Грозный: Изд-во Чеченского гос. ун-та, 2015. 132 с.
  36. *Шарунов К.О.* Иммуно-серологическая характеристика лососевых рыб Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту: АН Эстонской ССР. Совет по биологическим наукам, 1971. 18 с.
  37. *Levin B., Simonov E., Gabrielyan B.K.* et al. Caucasian treasure: Genomics sheds light on the evolution of half-extinct Sevan trout, *Salmo ischchan*, species flock //

- Molecular Phylogenetics and Evolution. 2022. V. 167. Art. 107346.
38. *Росскова А.Е.* Путешествие по центральной части горной Чечни. Тифлис: Типография Грузинского изд. тов-ва, 1895. 92 с.
  39. *Динник Н.Я.* По Чечне и Дагестану // Записки Кавказского отдела императорского Русского географического общества. 1905. Кн. XXV. С. 1–78.
  40. *Хайбулаев К.Х.* О роли пиявок в жизненном цикле кровепаразитов рыб // Паразитология. 1970. Т. 4. Вып. 1. С. 13–17.
  41. *Каимов М.Г.* Изменения видового состава ихтиофауны высокогорного озера Кезеной-Ам (Эйзенам) // Вестник Чеченского гос. ун-та. 2015. Вып. 17. С. 132–134.
  42. *Драпкин Е.И., Вартанов А.А., Щербаков Г.М.* Дополнение к ихтиофауне озера Кезеной-Ам // Изв. Северо-Кавказского научного центра высшей школы. 1977. № 4. С. 46–48.
  43. *Решетников Ю.С.* Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
  44. *Щербаков И.* К чему приводит биологическая неграмотность // Рыбоводство и рыболовство. 1980. № 8. С. 15–16.
  45. *Драпкин Е.И., Щербаков Г.М., Захарова М.И.* О нахождении пескаря *Gobio gobio* в бассейне высокогорного озера Кезеной-Ам // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 2. С. 326–329.
  46. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
  47. *Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А.* Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
  48. *Ricciardi A., MacIsaac H.J.* Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto–Caspian species // Trends in Ecology & Evolution. 2000. V. 15. P. 62–65.
  49. *Ricciardi A.* Patterns of invasion in the Laurentian Great Lakes in relation to changes in vector activity // Diversity and Distributions. 2006. V. 12. P. 425–433.
  50. *Muir A.M., Hansen M.J., Bronte C.R., Krueger C.C.* If Arctic charr *Salvelinus alpinus* is ‘the most diverse vertebrate’, what is the Lake charr *Salvelinus namaycush*? // Fish and Fisheries. 2016. V. 17. P. 1194–1207.
  51. *Muir A.M., Krueger C.C., Hansen M.J.* Re-establishing lake trout in the Laurentian Great Lakes: past, present, and future // Great Lakes fisheries policy and management: a binational perspective. East Lansing: Michigan State Univ. Press, 2012. P. 533–588.
  52. *Herre A.W.* The fishes of Lake Lanao: a problem in evolution // American Naturalist. 1933. V. 68. P. 154–162.
  53. *Myers G.S.* The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories // Evolution. 1960. V. 14. P. 323–333.
  54. *Ismail G.B., Sampson D.B., Noakes L.G.* The status of Lake Lanao endemic cyprinids (*Puntius* species) and their conservation // Environmental Biology of Fishes. 2014. V. 97. P. 425–434.

## СТРУКТУРА ВОДНЫХ СООБЩЕСТВ ГОРНЫХ ОЗЕР БАССЕЙНА РЕКИ ТОРГОВОЙ (ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

© 2022 г. В. И. Пономарев<sup>а</sup> \*, О. А. Лоскутова<sup>а</sup>, О. Н. Кононова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,  
Россия 167982 Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

\*e-mail: [ponomarev@ib.komisc.ru](mailto:ponomarev@ib.komisc.ru)

Поступила в редакцию 21.10.2021 г.

После доработки 12.04.2022 г.

Принята к публикации 27.04.2022 г.

Работа посвящена изучению фаунистического состава и количественных характеристик водных сообществ горных озер бассейна р. Торговой (Приполярный Урал) с особым вниманием к распространению сибирских видов рыб и беспозвоночных. Исследованы водные сообщества семи горных озер, три из которых могут рассматриваться как ледниковые рефугиумы, населенные жилой формой сибирского хариуса. В составе химуса двух видов хариусов выявлены четыре вида амфибиотических насекомых, основной ареал которых находится в Сибири. Зообентос включал 16 крупных таксонов, из которых по численности доминировали нематоды, низшие раки и хирономиды, по биомассе преобладали личинки двукрылых и веснянок. В зоопланктоне выявлено 28 таксонов, характерных для фауны Европейского Северо-Востока России. Отмеченные закономерности распространения местной водной фауны связаны преимущественно с ледниковой историей Урала. Предполагается, что имеющие сибирское происхождение реофильные бентосные беспозвоночные заселили русло р. Торговой уже в послеледниковое время.

**Ключевые слова:** Уральский хребет, озера, водная фауна, географическая изоляция, рыбы, *Thymallus thymallus*, *Thymallus arcticus*, зообентос, зоопланктон

**DOI:** 10.31857/S0367059722050109

Приполярный Урал, включающий два основных водораздельных хребта — Исследовательский и Народо-Итгинский, образует горную полосу шириной до 150 км и высотой почти до 1900 м, которая при продвижении к северу становится более обширной и приподнятой, с доминированием западных склонов экспозиций и крутизной до 35°. Эта полоса служит барьером для взаимопроникновения сибирской и европейской фаун, особенно водной.

Фауна рыб и водных беспозвоночных горных озер западных склонов Приполярного Урала, как и весь животный мир этого региона, испытывающая влияние сибирской фауны, в последние годы стала предметом специальных исследований [1–5]. Впервые установлено, что в состав ихтиофауны горных озер бассейна р. Печоры входит сибирский хариус *Thymallus arcticus* [2]. Этот вид, как правило, играет роль супердоминанта или субдоминанта в рыбной части водных сообществ озер уральского Припечорья, в частности озер Паток (бассейн р. Шугор), Падежаты и Форельное (бассейн р. Кожим). В то же время доля сибирских видов водных беспозвоночных в водоемах Приполярного Урала не превышает 5% [1, 3].

Нами предпринята попытка приблизиться к пониманию роли горного хребта как географического барьера на пути распространения сибирских видов в озерах западных склонов Приполярного Урала. Работа выполнена на примере водных сообществ озер бассейна р. Торговой, служащей удобной моделью в связи с особенностями ее географического положения непосредственно у водораздела сибирских и уральских рек (рис. 1).

С запада водосбор реки ограничен единым горным хребтом с максимальными высотами 1052 и 1291 м над ур. м. и крутой экспозицией склонов. Напротив, к востоку от водосбора р. Торговой рельеф более сглаженный и преимущественно холмистый, что создает иллюзию локализации бассейна на восточных склонах Урала, несмотря на ее принадлежность к водосбору р. Печоры. Здесь истоки левых притоков р. Торговой находятся в непосредственной близости к истокам речных систем сибирских водотоков Щекурья и Ятрия, что предположительно позволяет водным беспозвоночным свободно проникать на соседние водосборы.

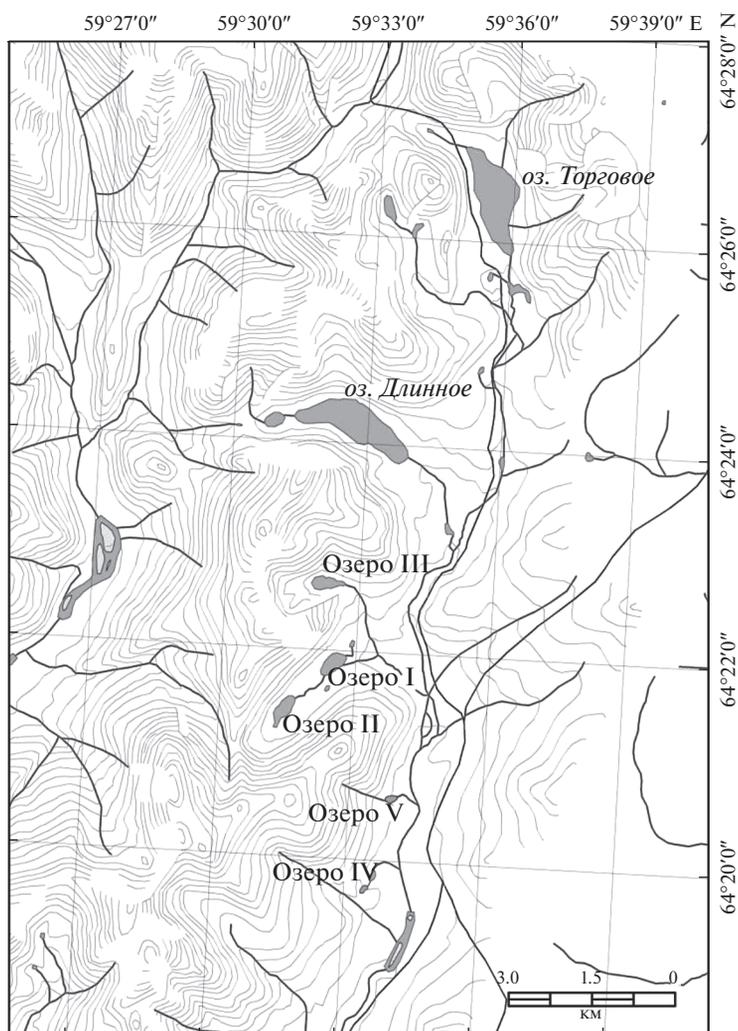


Рис. 1. Картограмма обследованных озер.

Горные системы могут служить барьерами для расселения рыб и водных беспозвоночных, в том числе и за счет экстремальных условий обитания, складывающихся в условиях высокогорья [6]. В горных водоемах присутствует специфическая фауна, не характерная для сопредельных территорий, своеобразие которой увеличивается с высотой [7]. Цель настоящей работы – изучить фаунистический состав и количественные характеристики водных сообществ горных озер бассейна р. Торговой с особым вниманием к распространению сибирских видов рыб и беспозвоночных.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Торговая длиной 48 км берет начало в одноименном озере, на восточных склонах Исследовательского хребта и впадает в р. Шугор (бассейн р. Печоры) на ее 183-м км от устья [8]. На водосборе реки располагается 18 озер общей

площадью 278 га. Общая информация об обследованных озерах приведена в табл. 1. Озерная вода, как правило, слабощелочная (в частности, в оз. Торговое при температуре 15°C рН составляет 6.79). Электропроводность низкая, порядка 0.005 мС/см. В связи с тем, что только два озера бассейна имеют географические названия, остальные водоемы обозначили условными номерами (см. рис. 1).

Озера Торговое и Длинное – одни из самых крупных на Урале. Все исследованные озера имеют постоянную связь с р. Торговая посредством протока. Берега водоемов открытые, большей частью лишены растительности, изрезаны и сложены крупным валунным материалом. Дно, как правило, каменистое, местами заиленное.

Ихтиофауну и рыбное население оз. Торговое исследовали в августе 2007 г. и июле 2019 г., оз. Длинное – в августе 2008 г., безымянных озер – в августе 2009 г. и июле 2010 г. Для отлова рыб в

**Таблица 1.** Общая характеристика озер бассейна р. Торговой

| Название озера | Широта, с.ш. | Долгота, в.д. | Высота над ур. м., м | Площадь, га | Максимальная глубина, м |
|----------------|--------------|---------------|----------------------|-------------|-------------------------|
| Торговое       | 64°26'30"    | 59° 35'40"    | 721.7                | 104         | 38                      |
| Длинное        | 64°24'15"    | 59° 32'30"    | 604.9                | 93          | 17                      |
| I              | 64°21'50"    | 59° 32'30"    | 522.8                | 12          | 17                      |
| II             | 64°21'30"    | 59° 31'30"    | 531.9                | 13          | —                       |
| III            | 64°22'40"    | 59° 32'20"    | 625.6                | 11.4        | 15                      |
| IV             | 64°20'05"    | 59° 34'00"    | 458                  | 0.75        | 11                      |
| V              | 64°20'30"    | 59° 33'50"    | 482                  | 1           | 3.3                     |

озерах использовали (на всех глубинных горизонтах) ставные лесковые жаберные сети с ячейей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, высотой 1.8 м и длиной 30 м, в р. Торговой — спиннинги. Относительную плотность рыб характеризовали при помощи показателя ее индексной оценки из расчета среднего количества отловленных за единицу времени и на единицу рыболовного усилия экземпляров (экз/усл. ч). Возраст рыб определяли по чешуе.

Одновременно выполнен отбор гидробиологических проб. Всего собрано 28 проб зообентоса (18 — в оз. Торговое, 10 — в безымянных озерах) и 12 проб зоопланктона (9 — в оз. Торговое и 3 — в оз. I). При отборе проб бентоса с мягких грунтов использовали облегченный дночерпатель Петерсена с площадью захвата 40 см<sup>2</sup>, с валунных и валунно-галечных — гидробиологический скребок с длиной лезвия 30 см и мешком из мельничного газа с ячейей 158 мкм. Измеряли площадь проекции камней на дно. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина и обрабатывали в лаборатории по стандартным методикам [9]. Определяли до возможного таксономического уровня жуков, веснянок, поденок и ручейников из проб зообентоса и желудочно-кишечных трактов отловленных 68 экз. европейского и сибирского хариусов.

Пробы зоопланктона отбирали посредством фильтрации 50 л воды через сеть Апштейна (газ № 70) в прибрежье и открытой части озер (в поверхностном горизонте воды глубиной до 2 м). Камеральную обработку проб осуществляли в лабораторных условиях [10]. Индивидуальный вес организмов рассчитывали по формулам [11]. Сходство планктонных фаун озер определяли с помощью коэффициента Сьёренсена ( $I_s$ ) [12]. Встречаемость вида оценивали как соотношение числа проб, где вид присутствовал, к общему числу проб. Виды, встречаемость которых составляла менее 30%, относили к редким, 80–100% — к широко распространенным.

Доминантные комплексы выделяли с использованием индекса доминирования Паляя-Ковнацки ( $D_i$ ). Видовое разнообразие оценивали по

индексам Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе ( $H_B$ ) [12].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав рыбной части сообщества оз. I отличался от имеющих географические названия озер отсутствием налима и появлением плотвы. При этом в обоих крупных озерах супердоминант сибирский хариус составил около половины общих уловов, тогда как в оз. I его доля не достигла 1%. Во всех безымянных водоемах доминировал голяк, причем в двух из них он оказался единственным обитающим здесь видом.

Величины относительной плотности рыб в озерах бассейна р. Торговой приведены на рис. 2. Максимальные значения этого показателя в озерах Торговое и Длинное, выявленные для сибирского хариуса, существенно превышают таковые для остальных обнаруженных здесь видов рыб. Также в озерах, населенных сибирским и европейским хариусами, отмечена высокая суммарная плотность этих видов, занимающих достаточно близкие экологические ниши в озерах I (0.79 экз. рыб/усл. ч), Длинное (1.09 экз. рыб/усл. ч) и, особенно, в оз. Торговое (2.01 экз. рыб/усл. ч). Эти величины заметно превосходят аналогичные показатели, как правило, чрезвычайно обильного голяка. Тем не менее голяк оз. I и III демонстрирует наиболее высокие значения относительной плотности, а в оз. IV практически не уступает хариусам.

В табл. 2 приведены биологические показатели сибирского хариуса из озер Торговое и Длинное. Средняя длина хариуса из уловов в оз. Длинное в 2008 г. составила  $269 \pm 3$  мм (пределы варьирования 241–431 мм), масса —  $201 \pm 12$  г (137–860 г), средний возраст — 5.2 года, тогда как в оз. Торговое в 2007 г. соответственно  $212 \pm 3$  мм (187–251 мм),  $109 \pm 6$  г (73–217 г) и 3.2 года. В 2019 г. для оз. Торговое отмечены более высокие значения этих показателей, по-прежнему существенно уступавших таковым у сибирского хариуса из оз. Длин-

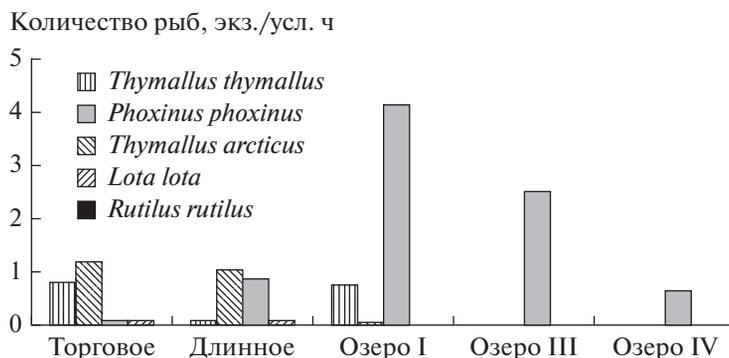


Рис. 2. Величина относительной плотности рыб в озерах бассейна р. Торговая.

ное –  $241 \pm 3$  мм (140–274 мм),  $157 \pm 5$  г (34–238 г) и 4.9 года.

В оз. Торговое в 2019 г. отмечено восемь возрастных групп европейского хариуса (от 2+ до 14+ лет), его средняя длина составила  $333 \pm 14$  мм (пределы значений 159–479 мм), масса –  $481 \pm 56$  г (41–1165 г), средний возраст – 7.3 года.

Зообентос оз. Торговое включал 16 крупных таксонов гидробионтов. Численность зообентоса в 2007 г. составляла  $6.1 \pm 1.5$  тыс. экз/м<sup>2</sup>, а в 2019 г. этот показатель был почти в 3 раза выше ( $17.5 \pm 5.8$  тыс. экз/м<sup>2</sup>). Биомасса в эти годы мало различалась: 2007 г. –  $2.3 \pm 0.7$  г/м<sup>2</sup>, 2019 г. –  $2.2 \pm 1.3$  г/м<sup>2</sup>.

По численности зообентоса в 2019 г. в конце июля преобладали нематоды, ветвистоусые раки и личинки хирономид (рис. 3). Большой вклад в биомассу вносили двукрылые – личинки хирономид и типулид (*Arctotipula*), а также крупные личинки веснянок *Arcynopteryx compacta* (McLachlan).

Состав зообентоса озер I и IV мало отличался от зообентоса оз. Торговое: здесь не обнаружены

тардиграды, личинки веснянок и комаров-долгоножек (Tipulidae), но присутствовали личинки мокрецов и поденок *Acentrella lapponica* Bengtsson, *Baetis* sp.

Фауну амфибиотических насекомых оз. Торговое и одноименной реки существенно дополнили данные по составу пищевого комка европейского и сибирского хариусов, представленного 25 таксонами (табл. 3). Особенно разнообразным был состав насекомых в желудочно-кишечном тракте европейского хариуса, отловленного в реке (23 таксона). В питании хариусов из озера состав этих беспозвоночных беднее: европейский хариус – 10, сибирский – 11 таксонов. В целом в составе пищевого комка обоих видов хариуса преобладали нимфы насекомых, среди которых в оз. Торговое выявлен один сибирский вид – ручейник *Anisogamodes flavipunctatus*.

В зоопланктоне озер установлено 25 видов, в том числе 5 веслоногих раков (Copepoda), 9 ветвистоусых раков (Cladocera) и 11 коловраток (Rotifera). Три таксона были определены до рода

Таблица 2. Биологические показатели сибирского хариуса

| Возрастной состав, лет | Оз. Длинное (2008 г.) |                            |                         | Оз. Торговое (2019 г.) |                            |                        |
|------------------------|-----------------------|----------------------------|-------------------------|------------------------|----------------------------|------------------------|
|                        | число рыб, экз.       | длина (FL), мм             | масса, г                | число рыб, экз.        | длина (FL), мм             | масса, г               |
| 3+                     | –                     | –                          | –                       | 2                      | $147.5 \pm 7.5$<br>140–155 | $39 \pm 5$<br>34–43    |
| 4+                     | 7                     | $252.9 \pm 3.7$<br>245–271 | $161 \pm 5$<br>137–180  | 5                      | $216.8 \pm 4.8$<br>202–228 | $121 \pm 12$<br>93–162 |
| 5+                     | 42                    | $264.0 \pm 1.4$<br>241–282 | $189 \pm 7$<br>148–433  | 52                     | $246.9 \pm 1.5$<br>226–274 | $166 \pm 4$<br>121–238 |
| 6+                     | 9                     | $279.8 \pm 4.4$<br>251–292 | $205 \pm 12$<br>151–263 | 1                      | 230                        | 136                    |
| 7+                     | 1                     | 305                        | 287                     | –                      | –                          | –                      |
| 10+                    | 1                     | 431                        | 860                     | –                      | –                          | –                      |

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

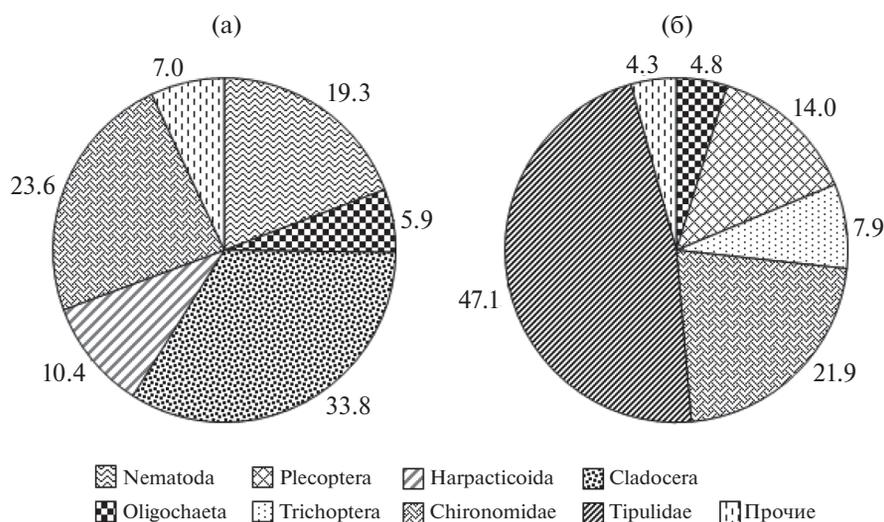


Рис. 3. Структура численности (а) и биомассы (б) зообентоса оз. Торговое (%) по данным 2019 г.

(редкие и ювенильные формы). В оз. Торговое планктонные сообщества представлены 15 таксонами, в оз. I – 20. Преобладали коловратки (по 7 видов и форм) и ветвистоусые раки (5 и 8 соответственно). За исключением *Biapertura affinis* (Leydig), которая была редка в обоих водоемах, а также *Eucyclops* (*E.*) *serrulatus* (Fischer), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Lathonura rectirostris* Lilljeborg и *Trichocerca* (*D.*) *porcellus* (Gosse), единичные находки которых отмечены в оз. I, и *Encentrum* sp. в оз. Торговое, остальные виды были широко распространены по акватории озер.

Состав фаун водоемов характеризовался как умеренно сходный ( $I_S$  составил 0.4). В оз. Торговое планктонные сообщества отличались большим разнообразием (индекс  $H_B$  варьировал от 1.6 до 2.6, в среднем 2.2), чем в оз. I (0.8–2.2, в среднем 1.9). Численность организмов было выше в оз. I (рис. 4). В обоих водоемах по численности преобладали коловратки, по биомассе – низшие раки.

В оз. Торговое ведущий комплекс зоопланктона представлен эвпланктонными формами: доминировали неполовозрелые формы веслоногих раков и коловратка *Conochilus unicornis* Rousselet. Субдоминанты – *Arctodiaptomus* (*Rh.*) *bacilifer* (Koelbel), *Keratella cochlearis* (Gosse), *Polyarthra major* Burckhardt, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Cyclops scutifer* Sars, *Kellicottia longispina* (Kellicott), *Holopedium gibberum* Zaddach и *Bosmina* (*E.*) cf. *longispina* Leydig. В оз. I в состав доминантного комплекса входили *Kellicottia longispina* и ювенильные формы веслоногих раков, среди субдоминантов – *Alonopsis elongatus* (Sars), *B.* (*E.*) cf. *longispina* и *Trichocerca* (s. str.) *longiseta* (Schrank).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее нами было установлено [2], что в шести из семи изученных озер бассейна р. Торговой, за исключением оз. V, присутствует рыбное население. За период исследований обнаружено пять видов – сибирский и европейский хариусы, плотва, обыкновенный голяк и налим. Информация о рыбном населении примыкающих с востока бассейнах сибирских рек Шекурья и Ятрия и, в частности, озер на их водосборе в литературе отсутствует. Однако сведения об ихтиофауне соседней р. Манья (также из бассейна р. Северная Сосьва) включают 21 вид рыб и 1 вид круглоротых [13]. Из 5 видов рыб из озер бассейна р. Торговой (за исключением европейского хариуса) 4 являются обычными для р. Манья.

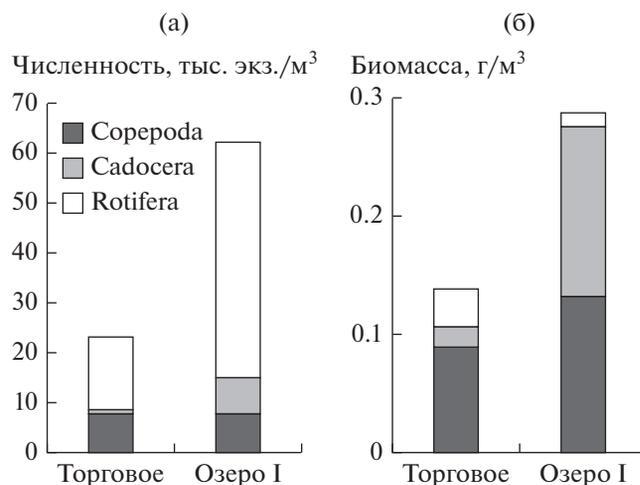


Рис. 4. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона в исследованных озерах.

**Таблица 3.** Доля некоторых групп насекомых (%) в питании европейского и сибирского хариусов в р. Торговой и оз. Торговое

| Таксоны  | Европейский хариус |       | Сибирский хариус |
|--|--------------------|-------|------------------|
|  | река               | озеро | озеро            |
| <b>Coleoptera</b>                                  |                    |       |                  |
| <i>Oreodytes alpinus</i> (Paykull), im.            | <0.1               | —     | —                |
| <i>Agabus</i> sp., im.                             | 0.8                | —     | —                |
| Dytiscidae gen. sp., im.                           | 0.2                | —     | —                |
| <b>Trichoptera</b>                                 |                    |       |                  |
| <i>Apatania crymophila</i> McLachlan, lv.          | 2.8                | 44.7  | 15.0             |
| <i>Asynarchus lapponicus</i> (Zetterstedt), lv.    | 26.4               | 27.8  | 4.0              |
| <i>Anabolia laevis</i> Zetterstedt, lv.            | 0.5                | 1.3   | 0.2              |
| <i>Halesus tessellatus</i> (Rambur), lv.           | 1.4                | —     | —                |
| <i>Chaetopteryx</i> sp., lv.                       | —                  | 2.6   | 0.4              |
| <i>Anisogamodes flavipunctatus</i> (Martynov), lv. | —                  | 0.1   | 0.2              |
| Limnephilidae gen. sp., lv.                        | 10.2               | 20.9  | 7.4              |
| <i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, lv.         | 14.6               | 1.9   | 1.3              |
| <i>Micrasema</i> sp., lv.                          | 1.0                | 0.3   | —                |
| <b>Plecoptera</b>                                  |                    |       |                  |
| <i>Arcynopteryx compacta</i> (McLachlan) lv., im.  | 6.4                | 0.1   | 3.5              |
| <i>Diura bicaudata</i> (Linnaeus), lv.             | 0.1                | —     | 0.2              |
| <i>Isoperla</i> sp., lv.                           | <0.1               | —     | —                |
| <i>Nemoura avicularis</i> Morton, lv.              | 2.4                | —     | —                |
| <i>Nemurella pictetii</i> Klapalek, im.            | 5.8                | —     | —                |
| <i>Nemoura arctica</i> Esben-Petersen, im.         | 0.4                | —     | —                |
| <i>Nemoura</i> sp., lv.                            | 21.1               | —     | 67.2             |
| <i>Capnia pygmaea</i> (Zetterstedt), lv., im.      | 0.3                | —     | —                |
| <i>Capnopsis schilleri</i> (Rostock), im.          | 0.9                | —     | —                |
| <b>Ephemeroptera</b>                               |                    |       |                  |
| <i>Ephemerella aurivillii</i> Bengtsson, lv.       | 0.5                | —     | —                |
| <i>Ephemerella mucronata</i> (Bengtsson), lv.      | 0.8                | —     | 0.6              |
| <i>Heptagenia sulphurea</i> (Müller), lv.          | 3.0                | 0.3   | —                |
| <i>Ameletus inopinatus</i> Eaton, lv.              | 0.4                | —     | —                |

Примечание: lv. — личинки, im. — имаго насекомых.

Безусловно, характер фауны рыб рассматриваемых озер в постледниковую эпоху определяется принадлежностью бассейна р. Торговой к бассейну р. Шугор, притока р. Печоры. Однако присутствие в ее составе сибирского вида можно объяснить наличием доступа из подпружных приледниковых озер Западной Сибири в ходе последнего оледенения [14]. Последующие исследования закономерностей дифференциации популяций рыб позволят уточнить представления о микроэволюционных процессах у сибирского хариуса и дру-

гих лососеобразных относительно изолированных ледниковых и подпружных озер района водораздела бассейнов сибирских и европейских рек Приполярного и Полярного Урала.

В отличие от врезанных в горный хребет озер Торговое и Длинное безымянные водоемы расположены непосредственно в долине р. Торговой, что не могло не сказаться на их ледниковой истории. При этом проявляются немногие, но существенные различия озер I и II, с одной стороны, и

III – с другой: это касается высоты расположения озер над уровнем моря и характера соединяющих с р. Торговой проток, обеспечивающих доступ для миграций рыб между водотоком и озерами I и II, но препятствующих такой возможности по отношению к оз. III.

Сибирский хариус, доминирующий в ледниковых (плотинных) по происхождению озерах Торговое и Длинное [15] как по доле в уловах, так и по величине относительной плотности, не достигает размерно-весовых параметров, характерных для вида в ареале [16], что может свидетельствовать о замедленности здесь их роста, особенно в оз. Торговое. Также характерны значительные колебания численности тех или иных возрастных групп. При этом отсутствие старшевозрастных групп сибирского хариуса в отличие от европейского и выраженная тугорослость первого могут быть отнесены только к естественным причинам и не имеют отношения к перелову или другим формам последствий антропогенного воздействия.

Факт нахождения плотвы в высокогорных водоемах Приполярного Урала указывает на возможные изменения биологического режима незагрязненных хозяйственной деятельностью озер (бассейн р. Торговой целиком располагается на территории национального парка “Югыд ва”) в результате изменений климата [17, 18].

Таким образом, в озерах бассейна р. Торговой обнаружен один сибирский вид рыб, который, однако, играет важную роль в рыбной части водных сообществ населенных им водоемов. Этот вид хариуса образует в местных озерах жилую форму и никогда не выходит в русло р. Торговой. По-видимому, сибирский хариус проник в эти озера в среднем валдае из одного из подпружных приледниковых озер [14] и использовал их в качестве рефугиумов. Наличие в бассейне р. Печоры предполагаемых ледниковых реликтов – сибирского хариуса, арктического гольца и пеляди – является специфической чертой ихтиофауны этой крупнейшей североевропейской реки [19]. Ареал сибирского хариуса на западных склонах Приполярного и Полярного Урала характеризуется значительной протяженностью и разорванностью, что указывает на множественность путей его проникновения в водоемы бассейна р. Печоры [2].

Можно предположить, что последнее оледенение обошло два врезанных в горы озера – Торговое и Длинное, в результате чего здесь в обилии сохранился сибирский хариус. Остаются открытыми вопросы формирования механизмов поддержания устойчивости популяций хариусов, в первую очередь поиск причин, по которым европейский хариус совершает миграции в озера Торговое и Длинное, а сибирский хариус не покидает эти два водоема, а также озеро I и не используют кормовые и иные ресурсы р. Торговой.

В фауне беспозвоночных озер преобладают виды с широкими ареалами. Так, фауну олигохет Северо-Восточной Европы составляют виды с обширными ареалами, выходящие за пределы Голарктики. В заселении территории малощетинковыми червями немаловажную роль сыграли сибирские реки, по которым на север Европы проникли в небольшом количестве восточные элементы фауны [20]. Фауна амфибиотических насекомых севера по зоогеографическому составу также складывается в основном из широко распространенных европейских и транспалеарктических видов.

Существует территория, не принадлежащая четко ни к одному из двух смежных регионов и несущая признаки переходной зоны, так называемая “линия Уоллеса”, в которой происходит взаимодействие фаун и смешение их элементов [21]. Так, некоторые виды насекомых, обнаруженные в питании (см. табл. 3), заходят из Сибири на Полярный Урал и Европейский Северо-Восток России, например веснянка *C. pygmaea*, имеющая локальное распространение в Европе [22], ручейник *Anisogamodes flavipunctatus* и поденка *Ephemerella mucronata*. Выявленный в питании европейского хариуса ручейник *Apatania crymophila* имеет сибирско-североевропейское распространение. Продвижение же сибирских видов поденок в западном направлении в историческом аспекте некоторыми авторами подвергается сомнению [23].

Современный зоогеографический состав ряда отрядов амфибиотических насекомых Уральского региона представляет картину расселения с юго-запада форм европейского происхождения, а с северо-востока – элементов сибирской фауны [24]. Однако представляется целесообразным согласиться с точкой зрения, согласно которой в отношении некоторых видов логичнее говорить не о проникновении “сибирских” видов с востока, а о сохранении ими своих позиций при изменении климата в периоды похолоданий, когда эти виды широко распространились по всей Палеарктике [25].

Несмотря на то, что в фауне ряда групп беспозвоночных восточно-европейских тундр (коллембол, пауков) выявлена высокая доля “сибирских” видов [25], в районе наших исследований, расположенном в горах, отмечен небольшой вклад “сибирских” видов в фауну амфибиотических насекомых. Данный факт, возможно, объясняется физическими преградами к расселению насекомых в водоемы Приполярного Урала, где в результате орогенеза появились высокие горные массивы.

Планктонные сообщества исследованных озер отличались сравнительно невысоким видовым разнообразием, что в целом характерно для высокогорных глубоководных водоемов, в которых за-

частую развивается малокомпонентный холодно-водный комплекс зоопланктона [26, 27].

В отличие от ихтиофауны и фауны бентосных беспозвоночных представителей сибирской фауны среди организмов зоопланктона не обнаружено – все они являются обычными представителями планктонной фауны Европейского Северо-Востока России [28].

Ранее [29] было высказано мнение, что “Урал – не граница между Европой и Сибирью, а область генезиса их фауны, связывающая, а не разделяющая область”. Однако, хотя Урал в большей степени соединяет, чем разъединяет фауны Европы и Западной Сибири, он все же сохраняет значение зоогеографического рубежа, причем это значение сильнее выявляется на юге Урала, чем на севере, и неравноценно для различных групп животных [30, с. 264]. Очевидно, Урал как рубеж имеет наибольшее значение для рыб.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на расположение бассейна р. Торговой непосредственно у большого водораздела Уральского хребта и ландшафтные особенности ее водосбора, абсолютное большинство видов рыб и беспозвоночных, населяющих местные горные озера, имеют европейское происхождение или широкое голарктическое распространение. В этих водоемах обнаружены единичные виды гидробионтов, рассматриваемые как сибирские вселенцы. Сибирский хариус образует в озерах жилую форму и не мигрирует в реку и протоки, соединяющие ее с озерами. Очевидно, выявленные закономерности связаны с ледниковой историей Урала. Предполагается, что в отличие от рыб обитание в озерах на протяжении длительного времени и в условиях многомесячного ледового покрова существенно ограничивало жизнеспособность большинства беспозвоночных. В то же время в русле р. Торговой разнообразнее и многочисленнее имеющие сибирское происхождение реофильные бентосные беспозвоночные, которые, по-видимому, проникли сюда уже в послеледниковое время.

Работа выполнена в рамках государственного задания “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения Европейского Северо-Востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” (рег. № 122040600025-2).

Авторы благодарят сотрудника отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН Ю.С. Рафикову за определение личинок ручейников и жуков.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лоскутова О.А., Зеленцов Н.И., Щербина Г.Х. Амфибиотические насекомые горных озер и малых водотоков Урала // Биология внутренних вод. 2010. № 1. С. 13–22.
2. Пономарев В.И. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми научного центра УрО РАН. 2017. Вып. 2 (30). С. 16–29.
3. Лоскутова О.А., Пономарев В.И. Фауна водоемов бассейна реки Малый Паток (Приполярный Урал). Сообщ. 2. Беспозвоночные // Биология внутренних вод. 2019. № 4. Вып. 2. С. 8–15. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040272>
4. Пономарев В.И. Фауна водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). Сообщ. 1. Рыбы // Биология внутренних вод. 2019. № 4. Вып. 1. С. 14–24. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040302>
5. Пономарев В.И., Лоскутова О.А. Влияние высотного градиента на структуру водных сообществ бассейна реки Вангыр (Приполярный Урал) // Экология. 2020. № 1. С. 62–71. <https://doi.org/10.31857/S0367059720010096>
6. Alpine Waters / Ed. Bundi U. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2010. V. 6. 278 p.
7. Jaramillo-Villa U., Maldonado-Ocampo J.A., Escobar F. Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia // J. of Fish Biology. 2010. V. 76. Issue 10. P. 2401–2417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02629.x>
8. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 3. Северный край / Под ред. Жила И.М. и Алюшинской Н.М.. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 664 с.
9. Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 157 с.
10. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Мордухай-Болтовской Ф.Д.. М.: Наука, 1975. 240 с.
11. Кононова О.Н., Фефилова Е.Б. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России / Ред. Татаринцев А.Г. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. 152 с.
12. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2 кн. / Отв. ред. Криксунов Е.А. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.
13. Мельниченко И.П., Богданов В.Д. Ихтиофауна реки Маньи (бассейн Северной Сосьвы, Нижняя Обь) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 2. С. 69–76.
14. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quaternary Science Reviews. 2004. V. 23. № 11–13. P. 1313–1332.
15. Долгушин Л.Д., Кеммерих А.О. Горные озера Приполярного и Полярного Урала // Изв. АН СССР. Серия географическая. 1959. № 5. С. 76–84.

16. Атлас пресноводных рек России: в 2 т. // Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.; Т. 2. 253 с.
17. *Hayden B., Myllykangas J.-P., Rolls R.J., Kahilainen K.K.* Climate and productivity shape fish and invertebrate community structure in subarctic lakes // *Freshwater Biology*. 2017. V. 62. № 6. P. 990–1003. <https://doi.org/10.1111/fwb.12919>
18. *Lepori F., Roberts J.J., Schmidt T.S.* A paradox of warming in a deep peri-Alpine lake (Lake Lugano, Switzerland and Italy) // *Hydrobiologia*. 2018. V. 824. № 1. P. 215–228. [https://doi.org/10.1007/s10750-018-3649-1\(0123456789\(\).,-volV\(0123456789\(\).,-volV\)](https://doi.org/10.1007/s10750-018-3649-1(0123456789().,-volV(0123456789().,-volV))
19. *Соловкина Л.Н.* Особенности ихтиофауны бассейна р.Усы в связи с его четвертичной историей // Труды Коми филиала АН СССР. 1960. № 9. С. 37–47.
20. *Попченко В.И.* Генезис фауны малощетинковых червей севера Европы // Изв. Самарского научного центра РАН. 1999. № 1. С. 128–133.
21. *Дзунино М., Дзуллини А.* Биogeография (эволюционные апекты) / Под ред. Мяло Е.Г., Леонтьевой О.А. М.: МГУ, 2010. 317 с.
22. *Жильцова Л.А.* Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognatha. СПб.: Наука, 2003. 538 с. (Фауна России и сопредельных стран. Нов. сер., № 145. Веснянки).
23. *Садырин В.М., Лешко Ю.В.* Поденки (Ephemeroptera). СПб.: Наука, 2007. 276 с. (Фауна Европейского Северо-Востока России. Т. VI).
24. *Паньков Н.Н.* Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 190 с.
25. *Макарова О.Л., Ануфриев В.Н., Бабенко А.Б.* и др. Фауна восточно-европейских тундр: вклад “сибирских” видов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2019. № 1. С. 59–71.
26. *Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л.* и др. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрГУ, 2004. 167 с.
27. *Дубовская О.П., Котов А.А., Коровчинский Н.М.* и др. Зоопланктон озер отрогов плато Путорана и прилегающих территорий (север Красноярского края) // Сибирский экологич. журн. 2010. Т. 1. № 4. С. 571–608.
28. Флора и фауна водоемов Европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1978. 192 с.
29. *Воронцов Е.М.* Птицы Камского Приуралья (Молотовской области). Горький: Горьковский гос. ун-т, 1949. 113 с.
30. Урал и Приуралье. Природные условия и естественные ресурсы СССР / Отв. ред. Комар И.В., Чикишев А.Г. М.: Наука, 1968. 461 с.

УДК 631.468.52(470.13)

## ОТСУТСТВИЕ СНЕГА В БОРЕАЛЬНОМ ЛЕСУ МОЖЕТ СНИЖАТЬ ТРОФИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЛЕТОМ

© 2022 г. А. А. Фатеева<sup>а</sup>, А. А. Кудрин<sup>а, \*</sup><sup>а</sup>Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Россия 167000 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

\*e-mail: kudrin@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 29.03.2022 г.

После доработки 08.04.2022 г.

Принята к публикации 08.04.2022 г.

Для оценки влияния снежного покрова на трофическую активность почвенных детритофагов в условиях средней тайги был проведен краткосрочный полевой эксперимент. На участках чернично-зеленомошного ельника в зимний период удаляли снег, а в последующий вегетационный период оценивали трофическую активность почвенных животных с использованием bait-lamina test. Контролем служили участки без манипуляций. Отсутствие снежного покрова привело к значительному промерзанию почвы и снизило трофическую активность в лесной подстилке на 11.4%, тогда как в подлежащей минеральной почве активность почти не изменилась.

**Ключевые слова:** трофическая активность, почвенные беспозвоночные, почва, снежный покров, климатические изменения

**DOI:** 10.31857/S0367059722050043

Глобальное изменение климата привело к увеличению температуры земной поверхности и отразилось на режимах выпадения осадков [1]. Так, в северном полушарии наблюдается уменьшение площади и продолжительности залегания снежного покрова [2, 3]. В свою очередь снежный покров играет важную роль в функционировании почв [3–5]. В силу специфических особенностей снега он существенно меняет радиационный и тепловой балансы подстилающей поверхности в холодных регионах, предохраняя почву [5, 6], сообщества почвенных организмов [7] и растения от неблагоприятного воздействия низких температур [8]. Почвы без изолирующего влияния снежного покрова обычно подвержены более глубокому промерзанию [4]. Для прогнозирования последствий изменений климата важно понимать, как уменьшение толщины снежного покрова может повлиять на выполняемые почвенной биотой функции, о чем пока известно очень мало [4].

Почвенная фауна играет существенную роль в реализации многих экосистемных функций: она принимает участие в деструкции опада, круговороте элементов питания, определяет плодородие почв [9]. Понимание того, как прогнозируемые сценарии изменения климата повлияют на различные функции почв, важно для предсказания круговорота питательных веществ и особенностей функционирования экосистем в будущем.

Несмотря на важную роль почвенных беспозвоночных, влияние изменений климата на выполняемые ими функции исследовано недостаточно [10–14]. Ряд данных [12, 13] свидетельствуют о том, что изменение гидротермического режима в летний период может влиять на трофическую активность почвенной фауны. Однако неизвестно, как на это может повлиять изменение условий обитания в зимний период [13].

Цель настоящей работы – оценить, как отсутствие снежного покрова может повлиять на трофическую активность почвенных детритофагов. Для этого был выполнен полевой эксперимент по оценке трофической активности в течение вегетационного периода, следующего за зимними манипуляциями, связанными с удалением снега на участках чернично-зеленомошного ельника. Тестируемая гипотеза – отсутствие снежного покрова и вызванное этим промерзание почвы приведут к снижению трофической активности почвенных беспозвоночных в летний период.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в 2019 г. в ельнике чернично-зеленомошном, расположенном в окрестностях г. Сыктывкара, в подзоне средней тайги северо-западной части России. Среднегодовая температура воздуха составляет здесь 0.5°C, го-

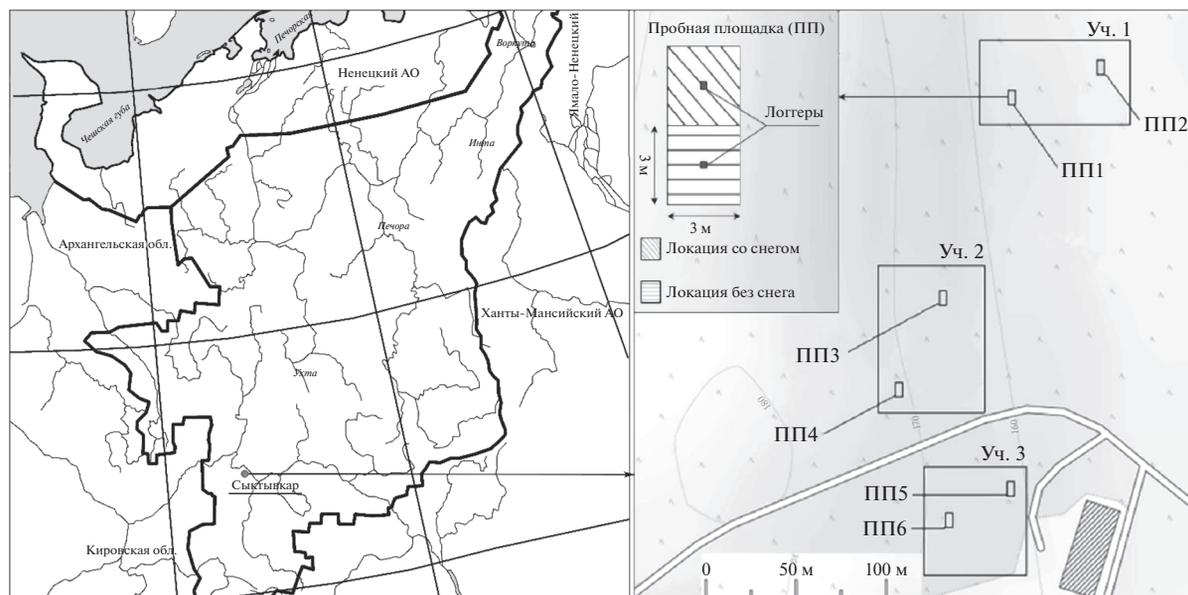


Рис. 1. Карта-схема расположения экспериментальных площадок.

довое количество осадков – около 600 мм (400 мм в теплый период и 200 мм – в холодный). Теплый период (с температурами выше 0°C) в среднем составляет 180 дней, период с устойчивым снежным покровом – 190 дней [15]. В древесном ярусе доминирует ель сибирская (*Picea obovata*), местами встречаются *Betula pubescens* и *Populus tremula*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*, менее обильны *Maianthemum bifolium* и *Pyrola rotundifolia*. В моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Ельник имеет характерный для средней тайги микрорельеф с приствольными корневыми повышениями и обилием валежа. Почвенный покров представлен типичными подзолистыми почвами на суглинистых почвообразующих породах. В профиле почвы выражена маломощная (4–5 см) лесная подстилка (O), дифференцируемая на три подгоризонта с различной степенью разложения органического вещества. Под лесной подстилкой залегает минеральная толща, представленная элювиальным (EL), субэлювиальным (BEL) и текстурным (BT) горизонтами, переходящими в материнскую породу С.

Эксперимент проводили на трех участках, расположенных на расстоянии не менее 100 м друг от друга. На каждом участке заложили по две пробные площадки (ПП) размером 3 × 6 м, расстояние между которыми составляло около 30 м. Каждую ПП разбили на две равные части, соответствующие двум вариантам воздействия (рис. 1). Первый вариант предусматривал отсутствие снежного покрова в зимний период, которое достигалось сооружением навесов (деревянный каркас, по-

крытый полиэтиленовой пленкой) высотой 1 м. Выпавший снег регулярно удаляли с навесов для предотвращения их обрушения. Вторым вариантом был контрольный и не предусматривал каких-либо манипуляций. Навесы смонтировали в начале ноября 2018 г. перед установлением постоянного снежного покрова и демонтировали в конце апреля следующего года. На трех ПП в каждом варианте воздействия на глубине 5 см установили по паре регистраторов температуры (НОВО U12-008, ONSET), запрограммированных на 6 измерений в сутки (см. рис. 1). Мощность снежного покрова к концу зимы в исследованном лесу составила 70–80 см. Температура воздуха охарактеризована по данным метеостанции г. Сыктывкара (<http://www.pogodaiklimat.ru>).

Трофическую активность почвенных животных оценивали при помощи приманочных пластинок (bait-lamina test) на основе данных о количестве съеденной за определенное время приманки. Метод приманочных пластинок малозатратен и практичен, не требует дополнительных специальных навыков или оборудования, поэтому его часто применяют для оценки активности почвенных беспозвоночных как в лабораторных условиях, так и полевых исследованиях [16, 17] для решения различных задач [13, 18–20]. Основными потребителями приманки считаются дождевые черви [17] и энхитреиды, в меньшей степени – коллемболы и почвенные клещи [21, 22], вклад почвенных микроорганизмов незначителен [21].

В работе использовали стандартный вариант bait-lamina test: полоски из твердого пластика длиной 12 см с 16 отверстиями диаметром 1.5 мм,

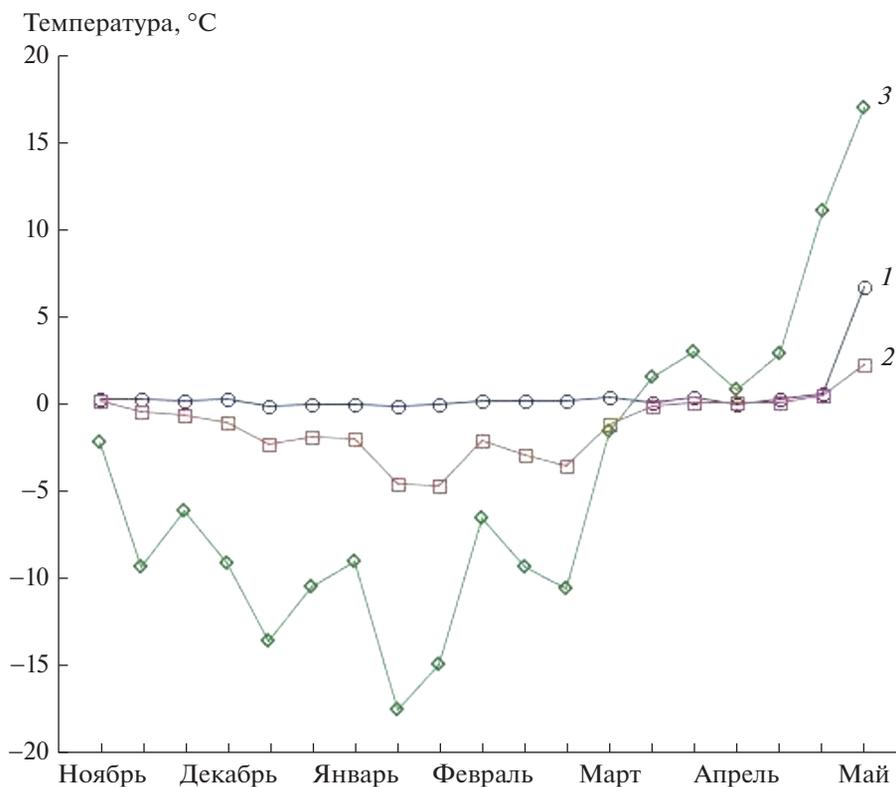


Рис. 2. Среднедекадная температура воздуха и почвы на исследуемых ПП с ноября 2018 г. по май 2019 г.: 1 – со снегом, 2 – без снега, 3 – воздух.

расположенными через каждые 5 мм. Отверстия пластин заполняли приманкой из смеси измельченных до порошкообразного состояния микрокристаллической целлюлозы (65% по массе), пшеничных отрубей (20%) и агар-агара (15%). Пластины помещали вертикально в почву на 14 дней. Первая установка была проведена в начале июня, последняя – в середине октября, всего – 10 периодов. Пластины устанавливали в центре каждого варианта воздействия на расстоянии 5 см друг от друга. Места установки пластин за все периоды закладки были постоянными.

В каждый период экспозиции устанавливали по 72 пластины, по 6 в каждом варианте эксперимента на каждой ПП. В общей сложности было экспонировано 720 пластин (6 пластин × 2 варианта × 6 ПП × 10 периодов). Для оценки трофической активности использовали трехбалльную шкалу: полностью перфорированному отверстию присваивали 1 балл, частично перфорированному – 0.5, нетронутому – 0 [13, 16–18]. Таким образом, число баллов на одну пластинку могло варьировать от 0 до 16, где 0 означает полное отсутствие трофической активности (0%), а 16 – ее максимальное значение (100%). Трехбалльная шкала наименее смещена относительно более точной пятибалльной шкалы, корректно оценивая скорость потребления приманки [19].

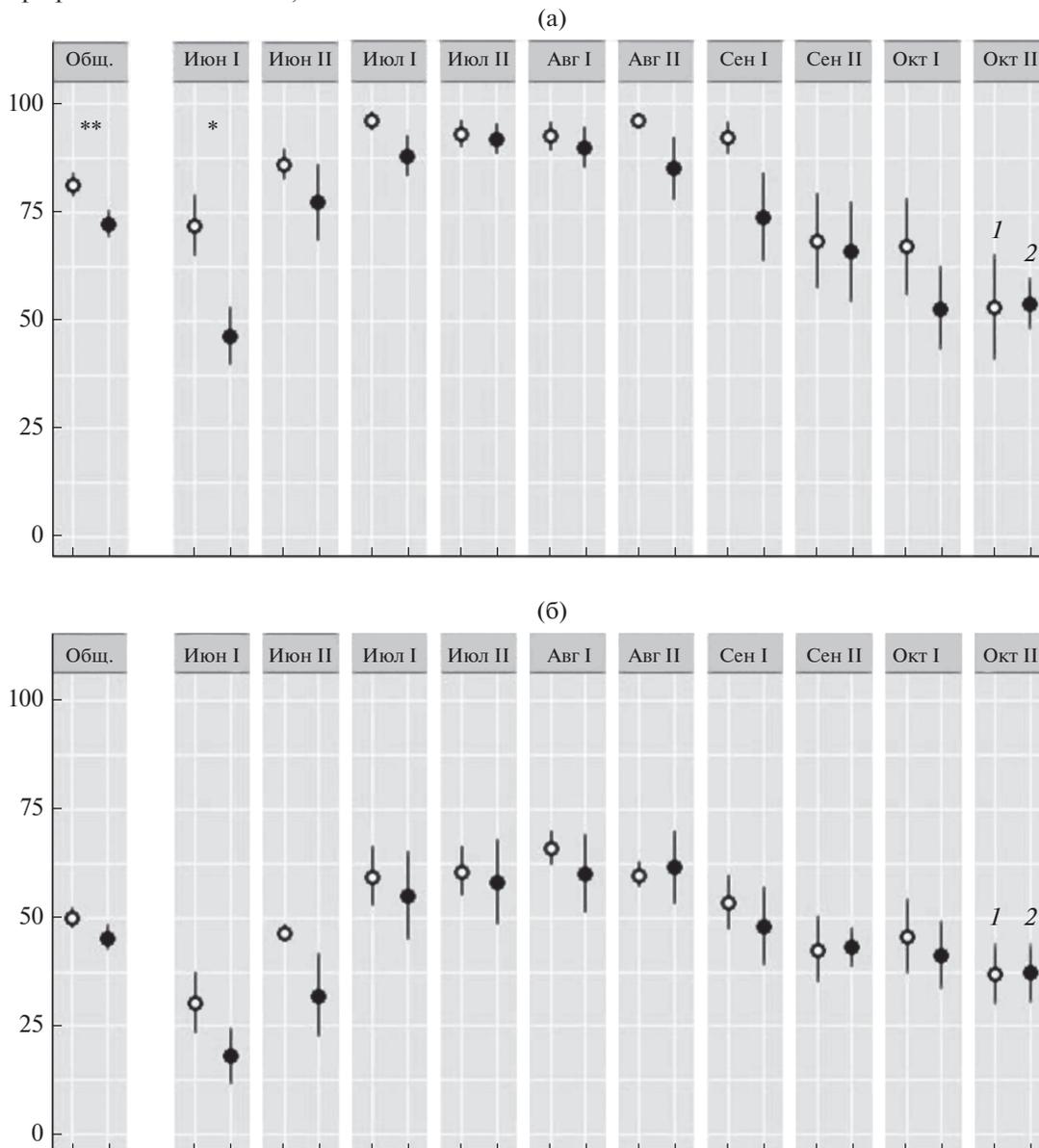
Данные по трофической активности в лесной подстилке (0–4 см) и подлежащей минеральной почве (4–8 см) анализировали отдельно, поскольку трофическая активность почвенных животных обычно убывает вниз по почвенному профилю [23, 24]. Значения по 6 пластинам в пределах варианта эксперимента на каждой ПП в каждый период усредняли, дальнейшие расчеты проводили с использованием усредненных значений, т.е. статистической единицей была ПП. Различия между вариантами эксперимента оценивали по критерию Манна-Уитни с поправкой Бонферрони при  $p < 0.05$ . Расчеты выполнены в программе PAST 4.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Отсутствие снежного покрова привело к значительному изменению температурного режима почвы в зимний период. Почва без снега промерзала значительно сильнее: среднедекадная температура почвы на них опускалась до  $-4.8^{\circ}\text{C}$ , тогда как в вариантах со снегом она не опускалась ниже  $-0.2^{\circ}\text{C}$  (рис. 2).

Отсутствие снежного покрова вызвало снижение трофической активности в лесной подстилке (0–4 см) ( $U = 1281$ ,  $p < 0.01$ ), в среднем по всему вегетационному периоду разница составила 11.4%

Трофическая активность, %



**Рис. 3.** Трофическая активность почвенных животных в слое 0–4 см (а) и 4–8 см (б) на участках со снегом (1) и без снега (2) в среднем за весь период (Общ.) и отдельно по каждому периоду (Mann-Whitney U test; \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ).

(рис. 3а). В слое 4–8 см сокращение составило 9.3% и было статистически незначимым (рис. 3б). Снижение трофической активности наиболее четко проявилось в лесной подстилке в первый период экспонирования пластики (июнь), когда разница между вариантами эксперимента достигла почти 30% ( $U = 3.5, p < 0.05$ ). В течение следующих периодов разница между вариантами со снегом и без него уменьшалась и была статистически незначима (см. рис. 3). Максимальная трофическая активность была зарегистрирована в первой половине августа, минимальная – в начале вегетационного периода (первая половина июня).

Известно [12, 13], что климатические факторы влияют на выполняемые почвенными животными функции. Так, максимальная трофическая активность энхитреид в лабораторном эксперименте наблюдалась при 14°C, тогда как увеличение температуры до 24°C приводило к ее снижению практически в 2 раза [22]. Влажность почвы также является важным фактором регуляции трофической активности, приводя к ее снижению на слабо увлажненных участках [24]. В работе М.Р. Thakur et al. [13] показано, что искусственное увеличение температуры на 3.4°C в сочетании с уменьшением количества осадков в течение вегетационного пери-

ода приводит к снижению трофической активности почвенных детритофагов на 14%.

Результаты проведенного эксперимента свидетельствуют о том, что изменение условий в зимние месяцы также может влиять на выполняемые почвенными животными функции в течение последующего вегетационного сезона. В соответствии с нашей гипотезой отсутствие снега и вызванное этим промерзание почвы привели к сокращению их трофической активности в летний период. Одна из причин данного эффекта может быть связана с отрицательным действием низких температур на почвенных животных. Известно, что интенсивное промерзание почвы может вызывать гибель педобионтов [25, 26], снижение их численности и скорости размножения [27]. Ранее было показано [28], что периоды сильных морозов вызывают смертность среди энхитреид. Согласно K. Dózsa-Farkas [29], энхитреиды погибают в диапазоне температур от  $-4$  до  $-10^{\circ}\text{C}$ . В лабораторных экспериментах численность энхитреид сильно сократилась даже при постоянной умеренной температуре  $-2^{\circ}\text{C}$  [30]. Дождевые черви также могут быть восприимчивы к низким температурам. Полевые наблюдения [31] показывают, что промерзание почвы часто смертельно для люмбрицид, и их низкая холодоустойчивость является одной из причин невысокого разнообразия червей на севере [32]. С другой стороны, ряд видов дождевых червей могут быть устойчивы к низким температурам и переживать значительное промерзание почвы [33]. Комплексы микроартропод также могут успешно переживать зимний период и даже в отсутствие снежного покрова и значительного промерзания почвы не сокращают свою численность [30]. Видимо, зимний период не может рассматриваться для ряда почвенных обитателей как период покоя, на что указывает сохранение трофической активности на ненулевом уровне [34].

Другая причина обнаруженного нами феномена также может быть связана с промерзанием почвы, однако снижение трофической активности, вероятно, проявляется не через терминальное воздействие, а из-за замедления активности животных вследствие более длительного сохранения низких температур почвы после зимнего периода. Промерзание почвы, вызванное отсутствием снежного покрова, приводит к значительному замедлению ее прогрева, особенно в начале вегетационного периода [35]. К сожалению, из-за технических трудностей мы не смогли оценить изменение температурного режима почвы в весенне-летний период проведения эксперимента.

Следует подчеркнуть, что обнаруженное снижение трофической активности касалось только верхнего слоя почвы и было относительно слабым (около 11.4%), кроме того, наиболее четко

оно проявилось только в начале вегетационного периода. Возможно, короткий период воздействия (один зимний сезон) не позволил в полной мере проявиться последствиям отсутствия снежного покрова, и влияние промерзания будет более выражено в долгосрочной перспективе. Так, в работе de Long et al. [4] было показано, что однолетнее промерзание не отразилось на почвенных нематодах, тогда как длительное воздействие (11 зимних сезонов) привело к их существенному угнетению.

Считается общепризнанным, что глобальное потепление климата приведет к увеличению скорости разложения органического вещества [36–38]. Однако эти прогнозы в основном базируются на данных об активности почвенных микроорганизмов [39] и игнорируют реакции почвенных беспозвоночных на изменение климата [13]. Пока понимание характера акклиматизации почвенных беспозвоночных к потеплению очень ограничено [40], поскольку большинство свидетельств об увеличении их активности при более высоких температурах получено в краткосрочных лабораторных исследованиях [41, 42]. В свою очередь долгосрочные полевые эксперименты дают основание полагать, что функциональная роль почвенных животных может снизиться в результате глобального потепления, тем самым корректируя микробиальное увеличение скорости деградации органического вещества [12, 13]. Полученные нами данные указывают на возможность развития такого сценария, в том числе и за счет изменения зимних условий. Однако для полного понимания роли снежного покрова в функциональной деятельности почвенных беспозвоночных необходимы дополнительные исследования.

Авторы выражают благодарность Т.Н. Конаковой за помощь в проведении эксперимента, а также А.А. Колесниковой за ценные рекомендации при обсуждении. Работа выполнена в рамках госбюджетной темы НИР отдела экологии животных “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения Европейского Северо-Востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения”, рег. № 122040600025-2.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Stocker T.F., Qin D., Plattner M. et al. IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge Univ. Press, 2013. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324>
2. Christensen J.H., Carter T.R., Rummukainen M., Amanatidis G. Evaluating the performance and utility of regional climate models: the PRUDENCE project //

- Climatic Change. 2007. V. 81. P. 1–6.  
<https://doi.org/10.1007/s10584-006-9211-6>
3. *Decker K.L.M., Wang D., Waite C., Scherbatskoy T.* Snow removal and ambient air temperature effects on forest soil temperatures in Northern Vermont // Soil Science Society of Amer. J. 2003. V. 67. № 4. P. 1234–1242.  
<https://doi.org/10.2136/sssaj2003.1234>
  4. *De Long J.R., Laudon H., Blume-Werry G., Kardol P.* Nematode community resistant to deep soil frost in boreal forest soils // Pedobiologia. 2016. V. 59. P. 243–251.  
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.10.001>
  5. *Zhang T.J.* Influence of the seasonal snow cover on the ground thermal regime: An overview // Reviews of Geophysics. 2005. V. 43. 23 p.  
<https://doi.org/10.1029/2004RG000157>
  6. *Zhang T.J., Barry R.G., Gilichinsky D.* et al. An amplified signal of climatic change in soil temperatures during the last century at Irkutsk, Russia // Climatic Change. 2001. V. 49. № 1. P. 41–76.  
<https://doi.org/10.1023/A:1010790203146>
  7. *Coulson S.J., Hodkinson I.D., Strathdee A.T.* et al. Thermal environments of Arctic soil organisms during winter // Arctic and Alpine Research. 1995. V. 27. P. 364–370.  
<https://doi.org/10.2307/1552029>
  8. *Johansson M., Callaghan T.V., Julia B.* et al. Rapid responses of permafrost and vegetation to experimentally increased snow cover in sub-arctic Sweden // Environmental Research Letters. 2013. V. 8. № 3. 10 p.  
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/035025>
  9. *Wagg C., Bendera S.F., Widmer F., van der Heijdena M.G.A.* Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality // PNAS. 2014. V. 111. № 14. P. 5266–5270.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1320054111>
  10. *Woodward G., Benstead J.P., Beveridge O.S.* et al. Ecological networks in a changing climate // Adv. Ecol. Res. 2010. V. 42. P. 72–138.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-381363-3.00002-2>
  11. *Binzer A., Guill C., Rall B.C., Brose U.* Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: Impacts on biodiversity and food-web structure // Global Change Biology. 2016. V. 22. P. 220–227.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13086>
  12. *Figueroa L.L., Maran A., Pelini S.L.* Increasing temperatures reduce invertebrate abundance and slow decomposition // PLoS ONE 2001. V. 16. № 11. e0259045.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0259045>
  13. *Thakur M.P., Reich P.B., Hobbie S.E.* et al. Reduced feeding activity of soil detritivores under warmer and drier conditions // Nature Clim. Change. 2018. V. 8. № 1. P. 75–78.  
<https://doi.org/10.1038/s41558-017-0032-6>
  14. *Rustad L.E.* The response of terrestrial ecosystems to global climate change: towards an integrated approach // Science of the Total Environment. 2008. V. 404. P. 222–235.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.04.050>
  15. Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа, ДиК, 1997. 116 с.
  16. *Von Torne E.* Assessing feeding activities of soil-living animals: I. Bait-lamina tests // Pedobiologia. 1990. V. 34. P. 89–101.
  17. *Römbke J., Hofer H., Garcia M.V.B., Martius C.* Feeding activities of soil organisms at four different forest sites in Central Amazonia using the bait lamina method // Journal of Tropical Ecology. 2006. V. 22. P. 313–320.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467406003166>
  18. *Eisenhauer N., Wirsch D., Craven D., Cesarz S.* Organic textile dye improves the visual assessment of the bait-lamina test // Applied Soil Ecology. 2014. V. 82. P. 78–81.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.008>
  19. *Vorobeichik E.L., Bergman I.E.* Bait-lamina test for assessment of polluted soils: Rough vs. Precise scales // Ecol. Indicators. 2021. V. 122. 10 p.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107277>
  20. *Larink O., Sommer R.* Influence of coated seeds on soil organisms tested with bait lamina // Eur. J. Soil Biol. 2002. V. 38. № 3–4. P. 287–290.  
[https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01161-5](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01161-5)
  21. *Helling B., Pfeiff G., Larink O.* A comparison of feeding activity of collembolan and enchytraeid in laboratory studies using the bait-lamina test // Applied Soil Ecology. 1998. V. 7. № 3. P. 207–212.  
[https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(97\)00065-6](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(97)00065-6)
  22. *Gongalsky K.B., Persson T., Pokarzhevskii A.D.* Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test // Applied Soil Ecology. 2008. V. 39. № 1. P. 84–90.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.11.007>
  23. *Gongalsky K.B., Pokarzhevskii A.D., Filimonova Z.V., Savin F.A.* Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north-south gradient in Russia // Applied Soil Ecology. 2004. V. 25. № 2. P. 111–122.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2003.09.001>
  24. *Simpson J.E., Slade E., Riutta T., Taylor M.E.* Factors affecting soil fauna Feeding activity in a fragmented lowland temperate deciduous woodland // PLoS One. 2012. V. 7. № 1. P. e29616.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029616>
  25. *Sinclair B.J., Vernon P., Klok C.J., Chown S.L.* Insects at low temperatures: an ecological perspective // Trends in Ecology & Evolution. 2003. V. 18. № 5. P. 257–262.  
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00014-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00014-4)
  26. *Vannier G.* The thermobiological limits of some freezing intolerant insects: the supercooling and thermostupor points // Acta Oecologica. 1994. V. 15. P. 31–42.
  27. *Нагуманова Н.Г.* Влияние гидротермических условий почвы на комплексы беспозвоночных Бузулукского бора // Вестник ОГУ. 2006. № 4. С. 79–80.
  28. *Huhta V.* Mortality in enchytraeid and lumbricid populations caused by hard frosts // Animal Adaptations to Winter Conditions. Moscow: Acad. Nauk USSR, 1980. P. 141–145.
  29. *Dózsa-Farkas K.* Some preliminary data on the frost tolerance of Enchytraeidae // Obscure Zool. Budapest. 1973. V. 11. P. 95–97.
  30. *Sulkava P., Huhta V.* Effects of hard frost and freeze-thaw cycles on decomposer communities and N mineralization in boreal forest soil // Applied Soil Ecology.

2003. V. 22. P. 225–239.  
[https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(02\)00155-5](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00155-5)
31. *Holmstrup M.* Overwintering adaptations in earthworms // *Pedobiologia*. 2003. V. 47. P. 504–510.  
[https://doi.org/10.1016/S0031-4056\(04\)70229-2](https://doi.org/10.1016/S0031-4056(04)70229-2)
32. *Лейрих А.Н.* Холодоустойчивость почвообитающих беспозвоночных животных на Северо-Востоке Азии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 2012. С. 348.
33. *Berman D.I., Leirikh A.N.* Cold hardiness of mass soil invertebrate animals of northeastern Asia: 1. Cold hardiness and the mechanisms of its maintenance // *Biology Bull.* 2018. V. 45. № 7. P. 669–679.  
<https://doi.org/10.1134/S1062359018070038>
34. *Гонгальский К.Б.* Количественная оценка активности почвенной фауны зимой // Доклады РАН. 2003. Т. 392. № 1. С. 135–137.
35. *Öquist M.G., Laudon H.* Winter soil frost conditions in boreal forests control growing season soil CO<sub>2</sub> concentration and its atmospheric exchange // *Global Change Biology*. 2008. V. 14. № 12. P. 2839–2847.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01669.x>
36. *Pries C.E., Castanha C., Porras R., Torn M.S.* The whole-soil carbon flux in response to warming // *Science*. 2017. V. 355. P. 1420–1423.  
<https://doi.org/10.1126/science.aal1319>
37. *Crowther T., Todd-Brown K.E.O., Rowe C.W., Wieder W.R.* Quantifying global soil carbon losses in response to warming // *Nature*. 2016. V. 540. P. 104–108.  
<https://doi.org/10.1038/nature20150>
38. *Davidson E.A., Janssens I.A.* Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // *Nature*. 2006. V. 440. P. 165–173.  
<https://doi.org/10.1038/nature04514>
39. *Allison S.D., Wallenstein M.D., Bradford M.A.* Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology // *Nature Geoscience*. 2010. V. 3. № 5. P. 336–340.  
<https://doi.org/10.1038/ngeo846>
40. *Lang B., Rall B.C., Brose U.* Warming effects on consumption and intraspecific interference competition depend on predator metabolism // *Journal of Animal Ecology*. 2012. V. 81. № 3. P. 516–523.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01931.x>
41. *A’Bear A.D., Boddy L., Hefin Jones T.* Impacts of elevated temperature on the growth and functioning of decomposer fungi are influenced by grazing collembola // *Global Change Biology*. 2012. V. 18. № 6. P. 1823–1832.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02637.x>
42. *Del Toro I., Ribbons R.R., Ellison A.M.* Ant-mediated ecosystem functions on a warmer planet: effects on soil movement, decomposition and nutrient cycling // *Journal of Animal Ecology*. 2015. V. 84. № 2. P. 1233–1241.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12367>