

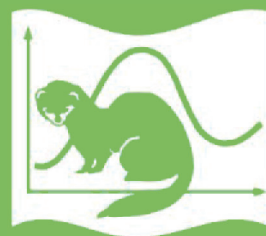
ISSN 0367-0597

Номер 4

Июль - Август 2024



ЭКОЛОГИЯ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2024

Численность всходов из почвенного банка семян сосновых лесов с разной давностью пожаров возле Карабашского медеплавильного комбината <i>Н. Б. Куянцева, Д. А. Молчанова, А. Г. Мумбер, Д. В. Веселкин</i>	243
Результаты многолетних исследований годичного прироста мхов рода <i>Sphagnum</i> L. в среднетаежной Карелии <i>С. И. Грабовик, Л. В. Канцера, С. Р. Знаменский</i>	256
Влияние климатических и антропогенных факторов на продуктивность древостоев в экотоне северной границы леса на полуострове Ямал <i>Н. М. Дэви, В. А. Бессонова, В. В. Кукарских, Р. М. Хантемиров</i>	273
Количественный анализ факторов, влияющих на повреждение старовозрастного южнотаяжного древостоя в результате катастрофического ветровала, на основе дистанционных и объединенных данных <i>Н. В. Иванова, М. П. Шашков, А. В. Лебедев, В. Н. Шанин</i>	284
Связи видового богатства адвентивной и аборигенной фракций флор с характеристиками климата и рельефа в Среднем Поволжье <i>Л. С. Шарая, А. В. Иванова, П. А. Шарый, Р. С. Кузнецова, Н. В. Костина, Г. С. Розенберг</i>	293
Оценка демографических параметров самоподдерживающихся группировок мухоловки-пеструшки <i>Ficedula hypoleuca</i> (Passeriformes: Muscicapidae) с учетом многолетней динамики численности популяции, гнездящейся в Томской области (Западная Сибирь) <i>В. Г. Гриньков, Х. Штернберг</i>	303
Расширение ареала трематоды <i>Parascogenotimus ovatus</i> (Katsurada, 1914) в Западной Сибири <i>А. Е. Жохов, А. В. Кожара</i>	312
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
Состояние зообентосных сообществ озер Банное (Соловецкий архипелаг) и Холмовское (бассейн реки Северная Двина) <i>А. П. Новоселов, С. Н. Артемьев, Е. Г. Пряничникова, Г. А. Дворянkin, Н. Ю. Матвеев, Е. Н. Имант</i>	320

Content

No 4, 2024

The number of seedlings from the soil seed bank of pine forests with differently dated fires near the Karabash copper smelter <i>N. B. Kuyantseva, D. A. Molchanova, A. G. Mumber, and D. V. Veselkin</i>	243
Results of long-term studies of the annual growth of mosses of the genus <i>Sphagnum</i> L. in the central taiga of Karelia <i>S. I. Grabovik, L. V. Kantserova, and S. R. Znamenskiy</i>	256
The influence of climatic and anthropogenic factors on the productivity of forest stands in the ecotone of the northern treeline on the Yamal peninsula <i>N. M. Devi, V. A. Bessonova, V. V. Kukarskih, and R. M. Hantemirov</i>	273
Quantitative analysis of factors influencing damage to old-growth hemiboreal stands as a result of a catastrophic windthrow, based on remote sensing and merged data <i>N. V. Ivanova, M. P. Shashkov, A. V. Lebedev, and V. N. Shanin</i>	284
Relations of the species wealth of adventive and aboriginal fractions of floras with the characteristics of climate and relief in the Middle Volga region <i>L. S. Sharaya, A. V. Ivanova, P. A. Sharyi, R. S. Kuznetsova, N. V. Kostina, and G. S. Rosenberg</i>	293
Estimation of demographics of self-sustaining groups of pied flycatcher <i>Ficedula hypoleuca</i> (Passeriformes: Muscipapidae) taking into account the long-term dynamics of the population breeding in the Tomsk oblast (Western Siberia) <i>V. G. Grinkov and H. Sternberg</i>	303
Expansion of the area of the trematodes <i>Paracoenogonimus ovatus</i> (Katsurada, 1914) in Western Siberia <i>A. E. Zhokhov and A. V. Kozhara</i>	312
SHORT COMMUNICATIONS	
State of zoobenthic communities in lakes Bannoe (Solovetsky archipelago) and Kholmovskoe (Northern Dvina river basin) <i>A. P. Novoselov, S. N. Artemyev, E. G. Pryanichnikova, G. A. Dvoryankin, N. Yu. Matveev, and E. N. Imant</i>	320

УДК 630*164.8:[504.5:546.3]

ЧИСЛЕННОСТЬ ВСХОДОВ ИЗ ПОЧВЕННОГО БАНКА СЕМЯН СОСНОВЫХ ЛЕСОВ С РАЗНОЙ ДАВНОСТЬЮ ПОЖАРОВ ВОЗЛЕ КАРАБАШСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО КОМБИНАТА

© 2024 г. Н. Б. Куянцева^{а, *}, Д. А. Молчанова^{а, b}, А. Г. Мумбер^а, Д. В. Веселкин^b

^а Ильменский государственный заповедник, Южно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии УрО РАН, Россия 456317 Миасс, Ильменский заповедник

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

*e-mail: borisovna_k@mail.ru

Поступила в редакцию 07.12.2023 г.

После доработки 01.04.2024 г.

Принята к публикации 16.04.2024 г.

Проверяли гипотезы, что в лесах, загрязненных тяжелыми металлами и нарушенных недавними пожарами, снижается численность всходов из почвенного банка семян (ПБС). Также предположили, что последствия загрязнения и пожаров для почвенного банка семян аддитивны. Оценили численность всходов из почвенного банка семян сосновых лесов, расположенных возле Карабашского медеплавильного комбината (загрязненных Cu, Zn, Pb, Cd), и из незагрязненных лесов Ильменского государственного заповедника. В обоих районах образцы лесной подстилки и гумусового горизонта отобрали в лесах, недавно подверженных низовым пожарам, и в лесах, не горевших длительное время. Образцы экспонировали с июня по сентябрь, проведя 7 туров учета проростков. Установлены некоторые особенности появления всходов на образцах лесной подстилки и гумусового горизонта, однако закономерности реакции ПБС на загрязнение и пожарные нарушения не зависели от почвенного горизонта. Число всходов на субстратах из загрязненных лесов было в 5–8 раз меньше, чем из фоновых лесов. Снижение численности всходов на загрязненных субстратах сопровождалось увеличением доли двудольных в общем числе всходов. Связь между численностью всходов и давностью пожаров не обнаружена. Аддитивность последствий загрязнения и пожаров также не установлена. Из двух типов нарушений — загрязнение и пожары — ведущее значение для ПБС имеет фактор загрязнения. Полученные результаты свидетельствуют о низкой восстановительной способности травяно-кустарничкового яруса загрязненных лесов.

Ключевые слова: почвенный банк семян, сосновые леса, техногенное загрязнение, тяжелые металлы, низовые лесные пожары, лесная подстилка, диаспорический голод, восстановление экосистем

DOI: 10.31857/S0367059724040017 EDN: BJLW

Почвенные банки семян (ПБС) традиционно изучают в связи с вопросами устойчивости растительных сообществ, их сохранения и восстановления [1–3]. Хотя существует мнение, что для некоторых типов растительности почвенные банки не являются важным компонентом, так как их состав слабо коррелирует с составом сукцессионно поздних растений [1, 4], в целом считается, что почвенные банки семян — это источник жизнеспособных семян видов, не всегда присутствующих в вегетирующем состоянии, необходимый для восстановления после разного рода нарушений [1–3, 5]. Изучению ПБС под влиянием рубок и пожаров посвящено много исследований [4–12]. В последние годы после снижения выбросов промышленных предприятий становится особенно актуальной проблема восстановления лесов [13], и изучение

ПБС может помочь лучше понять закономерности такого восстановления.

Окрестности г. Карабаш на Южном Урале — географически протяженный и контрастный по состоянию экосистем импактный регион, образовавшийся под влиянием выбросов крупного медеплавильного производства, работающего более 100 лет. Основные токсиканты — металлы, поступающие из атмосферы и накапливающиеся в почве и других компонентах экосистем [14, 15]. Зона поражения экосистем простирается на расстояния до 10–15 км от предприятия [14, 15]. Наиболее заметный на уровне растительных сообществ эффект загрязнения — снижение их разнообразия [16, 17]. Другой постоянный фактор, обуславливающий состояние растительности региона, — периодические лесные пожары [18, 19].

В регионе реакция растений на пожары изучена на уровне реакций отдельных особей деревьев и послепожарных смен древостоя [20, 21], но хорошо известно, что пожары – мощный фактор динамики и разнообразия лесов [22–25]. Мы предположили, что состояние лесных сообществ, в том числе ПБС, в импактном регионе возле г. Карабаш определяется не только техногенным воздействием, но и регулярными пожарными нарушениями.

С одной стороны, в загрязненных почвах семена растений могут оставаться жизнеспособными [26–30], а потери ПБС из-за токсического влияния металлов на гетеротрофные микроорганизмы могут быть небольшими [31]. С другой стороны, из-за отсутствия или угнетенного состояния растений, продуцирующих семена, процессы формирования и пополнения ПБС при загрязнении могут быть замедлены. Пожары могут иметь разное значение для ПБС в зависимости от типа растительности, силы и давности пожара [11, 12]: уничтожая подстилку и растения, огонь уничтожает семена в почве и уменьшает продукцию семян растений, преобладавших в допожарном лесу [12]; регулярные пожары способствуют отбору растений, адаптированных к эффективному перенесению пожарных воздействий, и в некоторых биотах пожары не влияют негативно на ПБС [12]. В целом, предсказать реакции ПБС на техногенное загрязнение и пожарное воздействие сложно.

Целью настоящей работы было оценить численность всходов из банка семян лесных почв, загрязненных выбросами Карабашского медеплавильного комбината, при разной давности пожарного нарушения сообществ. Проверяли гипотезы, сформулированные как наиболее вероятные на основе анализа опубликованных данных: 1) численность всходов из ПБС снижается в загрязненных лесах; 2) численность всходов из ПБС снижается в лесах, нарушенных недавними пожарами. Также предполагали, что последствия загрязнения и пожаров аддитивны (3), т.е. что наиболее сильное снижение численности всходов из ПБС наблюдается при совместном влиянии загрязнения и пожаров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований относится к подзоне южнотаежных сосново-березовых лесов восточного макросклона Южного Урала (Челябинская область: окрестности г. Карабаш и Ильменский государственный заповедник УрО РАН, ИГЗ). Типичные высоты возвышенностей – 250–600 м над ур.м. Преобладающие горные породы – магматические

и метаморфические: миаскиты, сиениты, амфиболиты, серпентиниты, пегматиты. Представлены бурые горно-лесные, бурые лесные, оподзоленные глееватые, серые горно-лесные, черноземы горно-лесные, горно-подзолистые маломощные почвы. По классификации Кеппена–Гейгера [32] климат холодный с коротким теплым летом (код – Dfb). Самый холодный месяц – январь (средняя температура –16...–17 °С), самый теплый – июль (+18 °С); продолжительность вегетационного периода – 160–170 дней; количество осадков – около 430 мм в год; высота снежного покрова в конце зимнего периода – до 40 см.

Экосистемы вблизи Карабашского медеплавильного комбината (ЗАО “Карабашмедь”, г. Карабаш, КМК) сильно трансформированы вследствие промышленного загрязнения. КМК – крупный источник выбросов в атмосферу, основные из которых SO₂ и полиметаллическая пыль, содержащая преимущественно Cu, Zn, Pb, Cd. Производство запущено в 1910 г., а максимальные объемы выбросов (до 140–360 тыс. т в год) были достигнуты в 1970–1980 гг. [16]. В период 1990–1998 гг. производство меди было остановлено, и после повторного открытия и модернизации производства объемы выбросов снизились до порядка 10 тыс. т в год [14, 15]. Регион КМК – один из хорошо изученных в отношении реакций биоты техногенных регионов России [16]. Химическое загрязнение экосистем имеет следствием снижение фитомассы и продуктивности лесов [33], микробного разнообразия и биомассы в почвах [34, 35], изменение условий минерального питания растений [36].

Пробные площади (ПП) закладывали в средних частях склонов на серых лесных и дерново-таежных кислых почвах. Подбирали участки насаждений с деревьями сосны среднего возраста – 100–180 лет в ИГЗ и 60–120 лет вблизи КМК, всегда с долей сосны в древостое не менее 60%. Общее число ПП – 16: 8 вблизи КМК и 8 в ИГЗ (рис. 1, табл. 1). Критерием давности пожарного нарушения приняли рубеж в 15 лет. ПП распределили на две группы: горельники, пройденные низовыми устойчивыми средними пожарами 3–14 лет назад, и участки леса, где в последние 50 лет пожары не были задокументированы. Годы пожаров устанавливали по “Книге учета пожаров Ильменского заповедника” и “Книге учета пожаров Карабашского лесничества”.

На территории ИГЗ изученные ПП представлены сосновыми зеленомошно-разнотравными и разнотравно-вейниковыми лесами. Вблизи КМК преобладают производные сосновые леса



Рис. 1. Карта-схема расположения пробных площадей в сосновых лесах Ильменского заповедника и окрестностях г. Карабаш: черные кружки – участки, где пожары задокументированы в последние 3–14 лет; белые кружки – участки, где в последние 50 лет пожары не задокументированы.

с примесью березы (*Betula pendula* Roth или *B. pubescens* Ehrh.), но ассоциации зеленомошной группы деградированы в связи с выпадением яруса эпигейных мхов. Основные лесообразователи на ПП в ИГЗ – *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula*; обычные виды кустарникового яруса – *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klásk., *Cotoneaster*

melanocarpus Fisch. ex A. Blytt, *Sorbus aucuparia* Poir., *Rubus idaeus* Blanco; массовые виды травяно-кустарничкового яруса – *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Rubus saxatilis* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv., *Melica nutans* L., *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton, *Carex montana* L., *Galium boreale* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh; обычные виды мохового покрова – *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Rhytidiadelphus triquertus* (Hedw.) Warnst., *Hylocomnium splendens* (Hedw.) Bruch et al. На начальных этапах постпирогенной сукцессии моховой покров формируется видами рода *Polytrichum* [37].

На ПП вблизи КМК в кустарниковом ярусе с высоким постоянством и обилием встречается только *Chamaecytisus ruthenicus*. Травяно-кустарничковый ярус представлен в основном единичными особями, не формирующими сомкнутого покрова. Чаше всего встречаются *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea*, реже – *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*, *Orthilia secunda* (L.) House, *Sanguisorba officinalis* L., *Tussilago farfara* L., *Pyrola* spp.

Определение уровня загрязнения. Концентрации Cu, Zn, Pb и Cd измеряли в образцах OF горизонта лесной подстилки. На каждой ПП отбор проводили на трех участках, расположенных друг от друга на расстоянии 5–6 м. На каждом участке образцы отбирали методом конверта с площади 1 м². Из материала, собранного с трех участков, формировали один смешанный образец. Использовали разложение смесью концентрированной азотной кислоты и перекиси водорода. Таким способом определяются почти все формы металлов (pseudo total concentrations), присутствующие в депонирующей среде. Концентрации элементов определяли на атомно-эмиссионном спектрометре VARIAN-720-ES (метод ИСП-АЭС – ICP-OES). Измерения выполнены в Южно-Уральском центре коллективного пользования по исследованию минерального сырья Института минералогии УрО РАН (аттестат аккредитации № ААС.А.00330, действительный до 11.03.2026). Рассчитывали индекс загрязнения, который характеризует среднее по четырем элементам превышение (условные единицы – число раз) концентраций Cu, Zn, Pb, Cd на каждой площади по сравнению с наименее загрязненной площадью [38].

Описание растительных сообществ. Геоботанические описания на площади размером 10 × 10 м выполнили в июле и первой половине августа 2022 г. Фиксировали общее проективное покрытие (в %) и число видов травяно-кустарничкового

Таблица 1. Характеристика пробных площадей

№ ПП	Расстояние от источника выбросов, км	Высота над ур. м., м	Состав древостоя*	Возраст деревьев, лет**	Год пожара
Территория Ильменского государственного заповедника					
1	24.9	458	70% <i>Pinus</i> ; 30% <i>Betula</i>	100–120	ранее 1973
2	24.5	485	100% <i>Pinus</i> ; единично <i>Betula</i>	100–120	2014
3	50.0	360	80% <i>Pinus</i> ; 20% <i>Betula</i>	160–180	2010
4	48.4	361	90% <i>Pinus</i> ; 10% <i>Larix</i>	100–120	ранее 1973
5	48.5	385	90% <i>Pinus</i> ; 10% <i>Larix</i>	160–180	ранее 1973
6	40.0	491	100% <i>Pinus</i>	140–160	2008
7	33.3	472	70% <i>Pinus</i> ; 20% <i>Betula</i> ; 10% <i>Populus</i>	120–140	ранее 1973
8	42.9	535	80% <i>Pinus</i> ; 20% <i>Betula</i>	140–160	2020
Территория возле Карабашского медеплавильного комбината					
9	9.5	328	100% <i>Pinus</i> ; единично <i>Betula</i>	100–120	2009
10	6.4	359	100% <i>Pinus</i> ; единично <i>Betula</i>	80–100	2020
11	6.4	320	100% <i>Pinus</i>	80–100	2008
12	7.0	363	80% <i>Pinus</i> ; 20% <i>Betula</i>	80–100	2010
13	5.8	360	70% <i>Pinus</i> ; 30% <i>Betula</i>	60–80	ранее 1973
14	5.6	364	60% <i>Pinus</i> ; 40% <i>Betula</i>	60–80	ранее 1973
15	4.2	366	80% <i>Pinus</i> ; 20% <i>Betula</i>	60–80	ранее 1973
16	3.5	323	80% <i>Pinus</i> ; 20% <i>Betula</i>	100–120	2013

* Указано процентное соотношение числа стволов деревьев разных таксонов; *Pinus* – *Pinus sylvestris* L.; *Betula* – *Betula* spp. (*Betula pendula* Roth; *Betula pubescens* Ehrh.); *Larix* – *Larix sibirica* Ledeb.; *Populus* – *Populus tremula* L.

** Диапазон преобладающих возрастов деревьев на основе данных лесоустройства на момент проведения исследования.

яруса. Одновременно с описанием сообществ в 5 прикопках с точностью 0.5 см регистрировали мощность подстилки. Названия видов сосудистых растений приведены по “The World Flora Online” [39].

Отбор и экспонирование образцов, учет всходов. Численность семян в почвенном банке оценивали методом появления всходов (“seedling emergence technique” по [40]). Пробы из лесной подстилки (A0) и гумусового горизонта (A1) почв собрали 8–10.06.2023. На каждой ПП отбирали по 3 образца, т.е. по 3 повторности материала (субстратов) из A0 и A1. Каждый образец отбирали методом конверта с площади 1 м²; расстояния между участками отбора образцов были 5–6 м. Материал из горизонта A0 отбирали из всей его толщи, допуская перемешивание материала, из A1 – из верхних 10 см горизонта. Каждый образец экспонировали отдельно в одном сосуде – черном прямоугольном пластиковом ящике размерами 42 × 18 × 8 см (длина × ширина × глубина) и объемом 6 дм³. Сосуды заполняли субстратами на 2/3 от их объема. Всего было 96 сосудов (16 ПП × 2 горизонта × 3 сосуда). Сосуды с июня по сентябрь экспонировали на открытом воздухе, прикрыв пропускающим свет

и воду нетканым укрывным материалом с плотностью 17 г/м² для защиты от животных и семян из местного семенного дождя. Сосуды поливали по мере высыхания субстратов. Во время каждого тура учета осуществляли рандомизацию положения сосудов в пространстве.

Всходы учитывали каждые 2 недели. Всего провели 7 туров учетов (обозначены римскими цифрами от I до VII). При определении общей численности всходы *Pinus sylvestris*, как лесообразующего вида, не учитывали. В ходе каждого тура учетов подсчитывали число вновь появившихся или отмерших всходов. Общее число всходов, появившихся в сосуде за определенное время, рассчитывали как сумму всходов, появившихся в сосуде за все предшествующие туры учетов. При таком подсчете всходы, появившиеся и отмершие за период между двумя последовательными учетами, остаются незарегистрированными. Это может приводить к смещению оценок общей численности всходов, но, вероятно, к небольшим, так как периоды между турами учетов были непродолжительными. Всходы, пригодные для таксономической идентификации, регистрировали с указанием таксона и избирательно

гербаризировали. В отношении большинства особей таксономическая идентификация не завершена. В работе анализировались две характеристики состояния ПБС: 1) число всходов в сосуде в среднем за один тур или суммарно за все время учета; 2) доля всходов двудольных в сосуде суммарно за все время учета.

Анализ данных. Перед проведением статистических тестов переменные трансформировали. Использовали десятичный логарифм для индекса загрязнения, натуральный логарифм — для числа всходов в сосуде и арксинус-преобразование — для доли всходов двудольных. Закономерности изменения состояния сообществ и ПБС в зависимости от уровня загрязнения района, давности пожара, почвенного горизонта и тура учета анализировали с использованием двух-, трех- и четырехфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с помощью программы STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007). Статистической единицей была пробная площадь. Также использовали расчет коэффициента корреляции Пирсона (r). В качестве характеристики центральной тенденции использована средняя арифметическая; через символ $\pm$ приведена ошибка средней арифметической; при приведении размахов указаны размахи средних для пробных площадей в пределах района.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Степень загрязнения, мощность подстилки, состояние травяно-кустарничкового яруса. Степень загрязнения различалась между районами ИГЗ и КМК, но не зависела от давности пожаров (табл. 2). Концентрации Си варьировали в подстилках ИГЗ от 14 до 74 мг/кг, а КМК — от 868 до 6143 мг/кг, т.е. по сравнению с фоновыми лесами вблизи КМК содержание Си было почти на два порядка больше (рис. 2а). Значения индекса загрязнения в ИГЗ были от 1 до 4 усл.ед., а вблизи КМК — от 36 до 175 усл.ед.; различия средних для районов ИГЗ (2.3 ± 0.4 усл.ед.) и КМК (91.2 ± 18.4 усл.ед.) составили 40 раз (рис. 2б). Мощность подстилки различалась в зависимости от давности пожаров, но не от уровня загрязнения (рис. 2в). В среднем в недавно горевших лесах мощность подстилки составляла 60% от ее средней мощности, в лесах, долгое время негоревших, — соответственно 4.6 ± 0.6 и 7.6 ± 0.4 см.

Проективное покрытие и богатство травяно-кустарничкового яруса были ниже вблизи источника выбросов и не связаны с давностью пожаров. Покрытие травяно-кустарничкового яруса в районе ИГЗ варьировало от 15 до 75% (рис. 2г), КМК — от

Таблица 2. Результаты двухфакторного ANOVA изменчивости характеристик загрязнения и сообществ сосновых лесов в зависимости от района и давности пожаров (для факторов и их взаимодействий $dF = 1$; для ошибки $dF = 12$)

Характеристики техногенной нагрузки и сообществ	Факторы	F^*	P
Концентрация Си	Район [1]	132.3	<0.001
	Давность пожара [2]	0.5	0.502
	[1] $\times$ [2]	0.1	0.836
Индекс загрязнения	Район [1]	154.6	<0.001
	Давность пожара [2]	0.3	0.584
	[1] $\times$ [2]	0.6	0.473
Мощность подстилки	Район [1]	1.2	0.290
	Давность пожара [2]	14.3	0.003
	[1] $\times$ [2]	0.3	0.628
Проективное покрытие	Район [1]	5.7	0.035
	Давность пожара [2]	1.0	0.332
	[1] $\times$ [2]	1.1	0.306
Доля покрытия двудольных	Район [1]	1.5	0.245
	Давность пожара [2]	1.4	0.266
	[1] $\times$ [2]	0.1	0.835
Число видов	Район [1]	11.5	0.005
	Давность пожара [2]	0.4	0.531
	[1] $\times$ [2]	1.0	0.329

* Здесь и в табл. 3: F — значение критерия Фишера, P — уровень значимости.

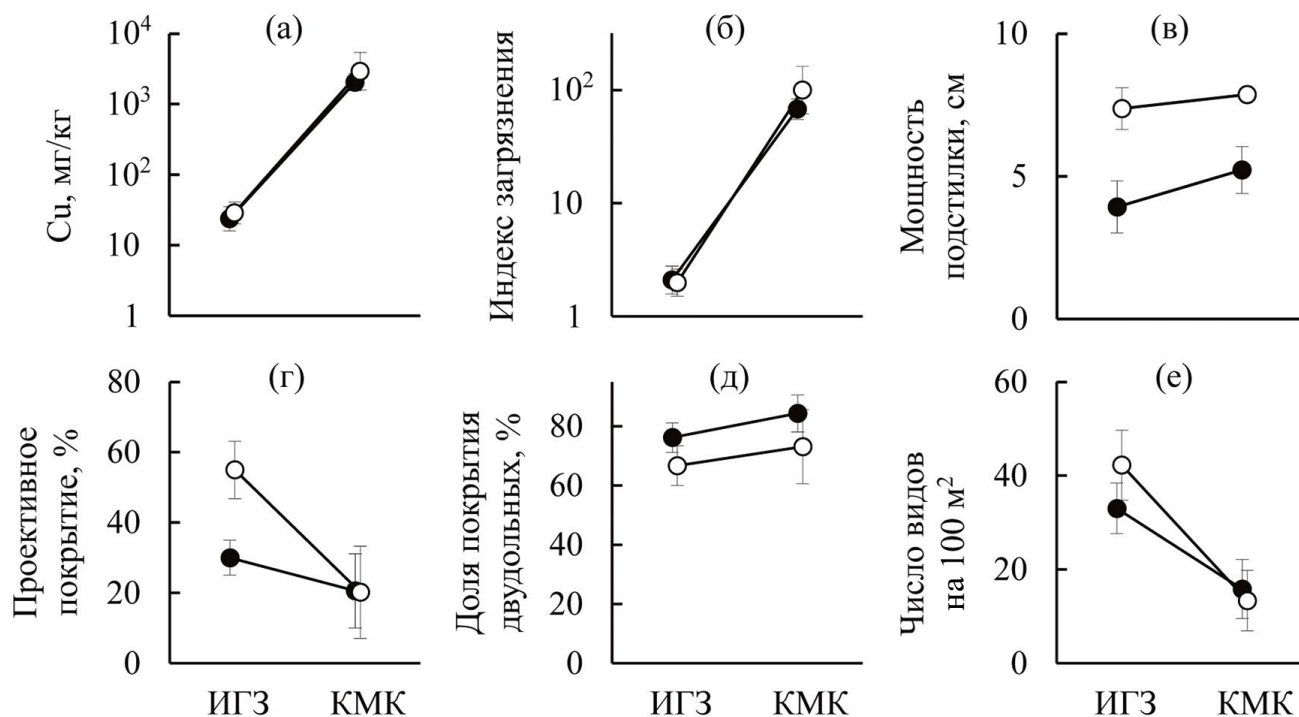


Рис. 2. Характеристики загрязнения и растительных сообществ в Ильменском заповеднике (ИГЗ) и окрестностях Карабашского медеплавильного комбината (КМК) на недавно горевших (черные символы) и негоревших (белые символы) площадях: а – содержание Cu (мг/кг) в подстилке; б – индекс загрязнения (условные единицы); в – мощность подстилки (в одном случае ошибка средней арифметической меньше размера символа); г – проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса; д – доля двудольных в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса; е – видовое богатство травяно-кустарничкового яруса. Планки погрешностей – ошибка средней арифметической.

менее 1 до 55%, среднее снижение покрытия от района ИГЗ к району КМК было 2-кратным. Число видов травяно-кустарничкового яруса (рис. 2е) было соответственно 21–60 / 100 м² (ИГЗ) и 4–39 / 100 м² (КМК). Среднее снижение видового богатства травяно-кустарничкового яруса от района ИГЗ и КМК было 2.5-кратным. Независимо от техногенной нарушенности и давности пожаров от 52 до 100%, в среднем $76 \pm 4\%$, суммарного проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса составляли двудольные растения.

Динамика прорастания семян. В четырехфакторном ANOVA с факторами “тур учетов”, “район”, “почвенный горизонт” и “давность пожара” главные эффекты для трех факторов были значимы: $F_{\text{тур учетов}}(6;168) = 11.2$ ($P < 0.001$); $F_{\text{район}}(1;168) = 96.4$ ($P < 0.001$); $F_{\text{почв. горизонт}}(1;168) = 11.0$ ($P = 0.001$). Эффект давности пожара был незначим – $F_{\text{давность пожара}}(1;168) = 0.8$ ($P = 0.361$). Взаимодействия между факторами были незначимыми, кроме взаимодействия “тур учетов × район” ($F_{(6;168)} = 4.7$; $P < 0.001$).

Различия, связанные с турами учета, заключались в том, что семена из ПБС интенсивнее всего

прорастали между I и II турами, а в дальнейшем от тура к туру численность вновь появляющихся проростков снижалась (рис. 3). Различия, связанные с фактором “район”, заключались в том, что семена из ПБС лучше прорастали на субстратах, собранных в ИГЗ, чем на субстратах, собранных вблизи КМК. Среднее число всходов в сосуде на субстратах, отобранных в ИГЗ, в разные туры было в 4–10 раз больше, чем из почв, отобранных вблизи КМК. Различия, связанные с фактором “почвенный горизонт”, заключались в том, что на материале подстилки появлялось больше проростков, чем на материале из гумусового горизонта: в среднем за один период учета на подстилке было зарегистрировано 4.0 ± 0.7 всходов / сосуд, что на материале из гумусового горизонта – 2.0 ± 0.4 всходов / сосуд.

Значимое взаимодействие между факторами “тур учетов × район” проявлялось в том, что для образцов из ИГЗ была заметна большая разница числа всходов в разные туры. От II тура к последним число вновь появившихся всходов сильно снижалось: большинство новых всходов были зарегистрированы в I и II турах учета (туры I + II – 46.6% всех всходов; туры III + IV – 33.8%;

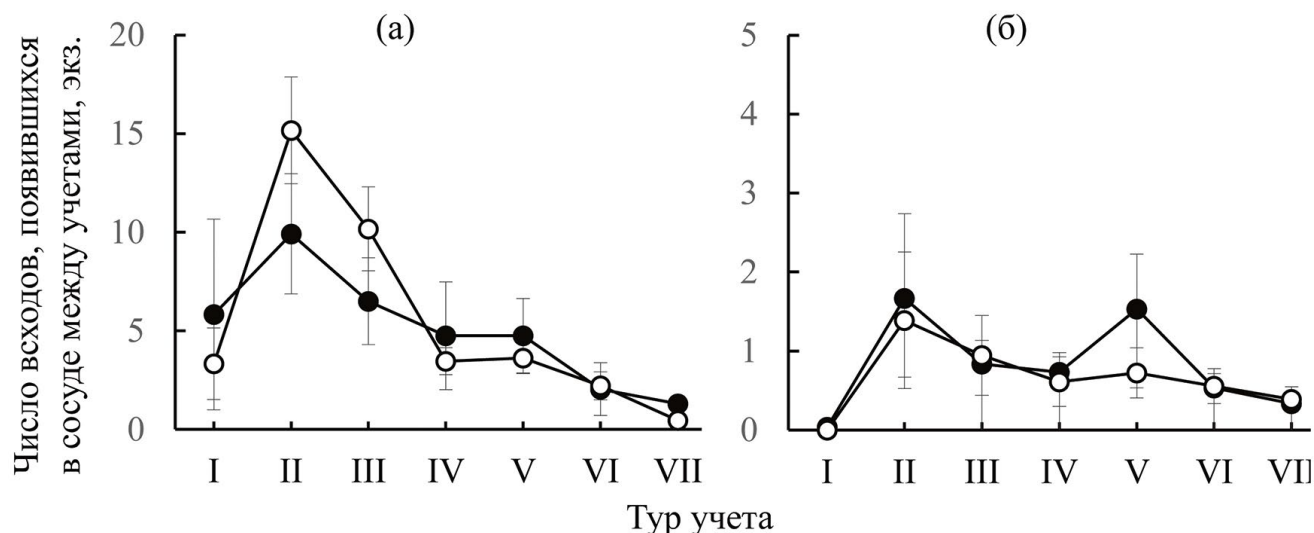


Рис. 3. Динамика появления всходов из почвенного банка семян на субстратах из лесов Ильменского заповедника (а) и из окрестностей Карабашского медеплавильного комбината (б) на недавно горевших (черные символы) и негоревших (белые символы) площадях. Планки погрешностей – ошибка средней арифметической. Следует обратить внимание на различие масштабов осей на рисунках (а) и (б).

туры V + VI + VII – 19.6%). На образцах из района КМК всходы во времени появлялись более равномерно и не наблюдалось их снижения от первых туров к последним со временем (туры I + II – 30.0% всходов; туры III + IV – 29.7%; туры V + VI + VII – 40.3%).

Общая численность всходов из почвенного банка семян. Суммарное за все туры учетов число всходов из ПБС и доля двудольных различались между районами (табл. 3), но не зависели от почвенного горизонта и давности пожара. Во всех случаях общее число всходов из ПБС было ниже в районе КМК,

а доля двудольных – выше (рис. 4). Показательно, что в некоторых сосудах из ИГЗ суммарное число всходов было выше 100, а в некоторых сосудах с субстратами, собранными вблизи КМК, за все время не появилось ни одного всхода. Средние значения суммарной численности составили: на образцах из ИГЗ – 33 ± 8 всходов / сосуд; из района КМК – 6 ± 1 всходов / сосуд. Средние значения долей всходов двудольных составили: на субстратах из ИГЗ – $64.5 \pm 4.3\%$, из района КМК – $84.6 \pm 4.3\%$.

Суммарные за все время наблюдений числа всходов из лесной подстилки и гумусового го-

Таблица 3. Результаты трехфакторного ANOVA числа всходов и доли всходов двудольных из почвенного банка семян сосновых лесов Ильменского заповедника и окрестностей Карабашского медеплавильного комбината (для факторов и их взаимодействий $dF = 1$; для ошибки $dF = 24$)

Характеристика	Факторы	F	P
Число всходов в сосуде	Район [1]	29.5	<0.001
	Давность пожара [2]	0.5	0.497
	Почвенный горизонт [3]	3.5	0.074
	[1] × [2]	1.5	0.230
	[1] × [3]	0.1	0.793
	[2] × [3]	0.1	0.910
	[1] × [2] × [3]	1.8	0.197
Доля всходов двудольных	Район [1]	12.2	0.002
	Давность пожара [2]	1.8	0.197
	Почвенный горизонт [3]	0.2	0.682
	[1] × [2]	1.4	0.256
	[1] × [3]	0.1	0.865
	[2] × [3]	2.4	0.138
	[1] × [2] × [3]	0.6	0.462

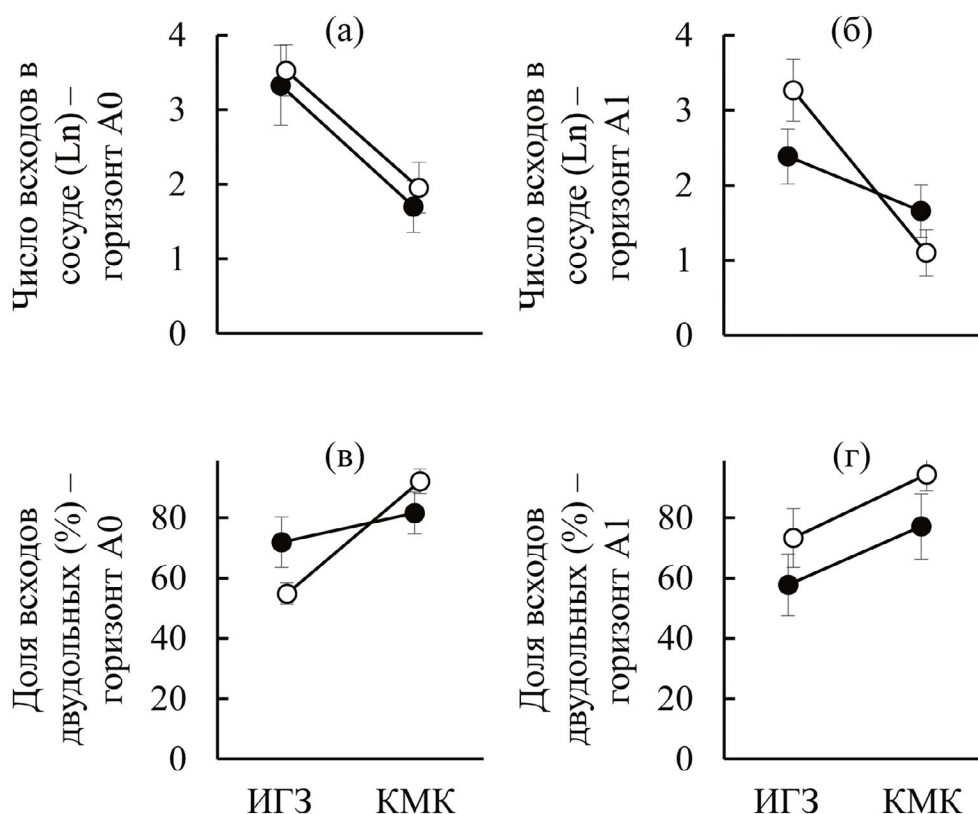


Рис. 4. Число всходов из почвенного банка семян в одном сосуде (а, б) и доля всходов двудольных растений (в, г) при экспонировании образцов лесной подстилки (а, в) и материала гумусового горизонта (б, г) почв сосновых лесов Ильменского заповедника (ИГЗ) и окрестностей Карабашского медеплавильного комбината (КМК) на недавно горевших (черные символы) и негоревших (белые символы) площадях. Планки погрешностей – ошибка средней арифметической.

ризонта хорошо коррелировали друг с другом: $r = 0.76$ ($P = 0.001$, $n = 16$) (рис. 5), в то время как доли всходов двудольных, выросших на подстилке и в гумусовом горизонте, не были связаны друг с другом: $r = 0.15$ ($P = 0.575$, $n = 16$).

Суммарное за все время число всходов из лесной подстилки не коррелировало с ее мощностью: $r = -0.14$ ($P = 0.611$, $n = 16$) (рис. 6), так же как и доля всходов двудольных ($r = 0.01$, $P = 0.970$, $n = 16$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Детерминанты численности ПБС. Из трех рабочих гипотез подтверждена только одна: в загрязненных лесах численность всходов из ПБС была меньше по сравнению с незагрязненными. Вторая и третья гипотезы не подтверждены: связь между численностью всходов из ПБС и давностью пожарных нарушений лесов не обнаружена, а также не установлено аддитивного проявления последствий загрязнения и пожаров для численности всходов из ПБС. В отношении второй исследованной характеристики ПБС – доли всходов двудольных –

также справедлива только первая гипотеза, а связь с давностью пожара отсутствовала. Почвенные банки семян загрязненных лесов имели низкую численность прежде всего за счет сниженного запаса семян однодольных и семян с коротким периодом покоя. О последнем свидетельствует отсутствие выраженного пика появления проростков на протяжении первых туров учета на субстратах, собранных вблизи КМК.

Отсутствие зависимости ПБС от давности пожаров оказалось неожиданным. Известно, что пирогенные эффекты для ПБС зависят от силы пожара и его давности [12]. Сила пожаров, последствия которых мы оценивали, была небольшой – это были устойчивые низовые пожары. При таких пожарах взрослые деревья сосны обычно не погибают, но уничтожаются или повреждаются подстилка и живой напочвенный покров. Нам удалось подтвердить эффекты послепожарного восстановления подстилки, качественно близкие к эффектам, описанным для лесов Кольского полуострова [41]. Диапазон давности пожаров на площадях, которые мы включили в исследование как горевшие, был от 3 до 14 лет. Возможно, что

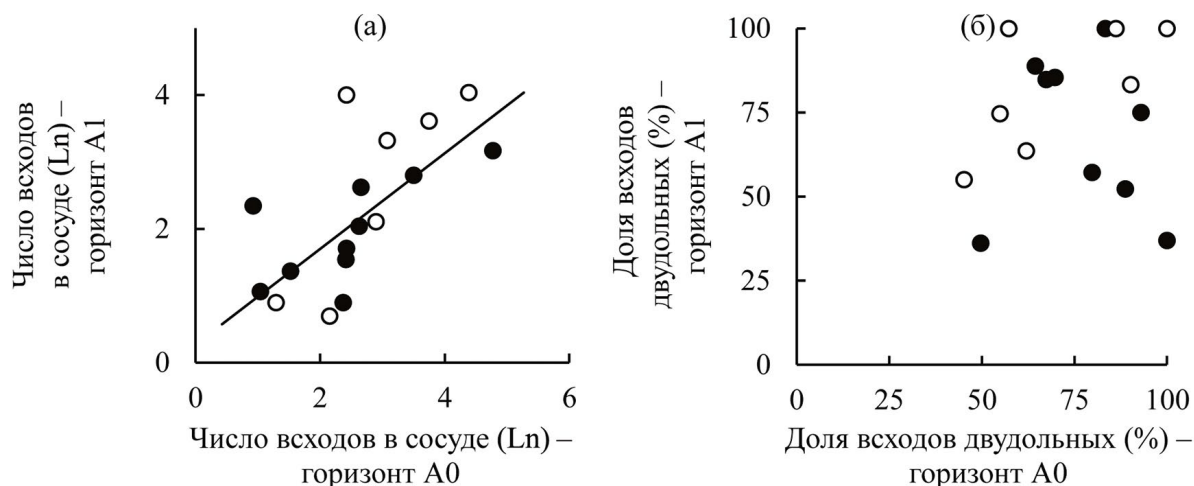


Рис. 5. Связь характеристик совокупностей всходов из почвенного банка семян (а – число всходов из почвенного банка семян в сосуде; б – доля всходов двудольных растений) в подстилке и гумусовом горизонте в лесах, в которых пожары задокументированы в последние 3–14 лет (черные символы) или в последние 50 лет не задокументированы (белые символы).

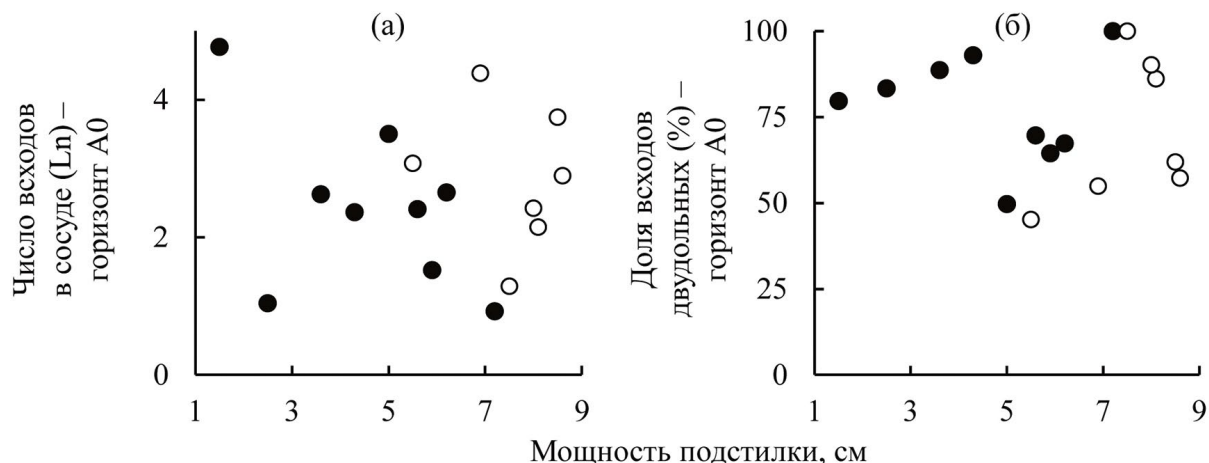


Рис. 6. Число всходов из почвенного банка семян в одном сосуде (а) и доля всходов двудольных растений (б) в подстилке в зависимости от мощности подстилки в лесах, в которых пожары задокументированы в последние 3–14 лет (черные символы) или в последние 50 лет не задокументированы (белые символы).

это слишком широкий диапазон для регистрации послепожарных эффектов на ПБС, так как лучше всего следствия пожаров заметны на коротких послепожарных интервалах [12]. Тем не менее наши данные можно интерпретировать так, что пожарные нарушения не сказываются на состоянии ПБС сосновых лесов региона.

При оценке последствий влияния загрязнения на ПБС нами установлен более сильный эффект, чем в большинстве тематически близких исследований. В предыдущих работах [26–28, 30] показано преимущественно слабое влияние загрязнений на ПБС или даже его отсутствие, причем редко такое влияние было определено как отрицательное [29].

Еще в одном случае заключение об истощении ПБС в условиях загрязнения лесов тяжелыми металлами было сделано на основе анализа скорости восстановления небольших механически нарушенных участков [42]. При оценке последствий сочетанного влияния на ПБС загрязнения и пожаров наше исследование, возможно, не имеет близких аналогов. В недавнем мета-анализе о пирогенных изменениях ПБС [12] не цитируются работы, в которых бы одновременно оценивались эффекты техногенного загрязнения и пожаров. Известные случаи анализа взаимодействия рассматриваемых факторов относятся к анализу разнообразия эпигейных лишайников [43] и успешности возобновления сосны [44].

Почвенный банк семян разных почвенных горизонтов. Обычно численность ПБС убывает с глубиной почвы [28, 31], что объясняется пополнением ПБС преимущественно из семенного дождя. Изначально нельзя было исключить, что локализованные в подстилке и нижележащем гумусовом горизонте ПБС могут по-разному реагировать на загрязнение, поскольку при атмосферном поступлении поллютантов их содержание убывает с глубиной почвы [45]. В нашей работе мы обнаружили, что отклики на загрязнение, полученные для ПБС подстилки и гумусового горизонта, совпадают, хотя при дополнительном учете фактора “тур учета” установлено, что на подстилках всходов было больше, чем на образцах из гумусовых горизонтов.

Тем не менее необходимо подчеркнуть следующий методический момент. Мы экспонировали образцы в относительно больших сосудах с фиксированным объемом помещенного в них субстрата. Поэтому оценки численности относятся не к площади сообществ — всходы / м², как в большинстве аналогичных исследований, а к сосудам — всходы / сосуд, т.е. фактически к фиксированным объемам субстратов из горизонтов А0 и А1. Поскольку корреляция между мощностью подстилки и суммарной численностью всходов в ней, как и с составом всходов, отсутствует, можно полагать, что выявленные закономерности не связаны с методическими особенностями отбора образцов из подстилки. Необходимо отметить, что в нашей работе установлено не совсем ожидаемое изменение мощности подстилки в градиенте загрязнения: увеличения мощности с ростом загрязнения не наблюдалось. Возможно, это следствие того, что мы использовали стратифицированный по признаку давности пожара, а не случайный отбор пробных площадей в районах ИГЗ и КМК.

Возможные механизмы динамики численности почвенных банков семян. Наблюдаемая численность ПБС — результирующая нескольких процессов: величины потока семян от плодоносящих растений (семенного дождя), прорастания семян, отмирания семян и их потребления животными. В случае с послепожарными эффектами уничтожение семян может быть обусловлено прямым действием огня. Поскольку для характеристики ПБС мы использовали метод появления всходов, то дополнительным фактором, влияющим на численность всходов, могли быть видовые особенности продолжительности покоя семян или эффекты, связанные с токсичностью почв. Также нельзя исключить, что численность и структура ПБС мо-

гут зависеть от степени фрагментации изученных лесных сообществ, которая в свою очередь может различаться в разных частях рассмотренного градиента условий. Без специальных исследований невозможно определить, в какой степени эти механизмы ответственны за снижение численности ПБС при увеличении уровня загрязнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из двух типов нарушений — загрязнение тяжелыми металлами и пирогенные воздействия — ведущее значение для состояния почвенных банков семян сосновых лесов изученного региона, включающего окрестности Карабашского медеплавильного завода и Ильменский заповедник, имеет фактор техногенного загрязнения, в то время как влияние пожаров на численность всходов из почвенных банков семян не установлено. Ранее был получен сходный, хотя и не полностью аналогичный результат о ведущем значении загрязнения для травяно-кустарничкового яруса в этом же градиенте условий [17]. В отношении вегетирующих растений травяно-кустарничкового яруса и почвенных банков семян аддитивного взаимодействия между техногенными и пирогенными воздействиями не обнаружено. Пожарные воздействия не усиливают угнетение почвенных банков семян, обусловленное загрязнением. Эта закономерность в целом соотносится с представлением, что огонь в отличие от эмиссий тяжелых металлов — естественный и закономерный фактор формирования светлехвойных лесов. Вероятно, поэтому пожары не вызывают в структуре растительных компонентов лесных экосистем таких же сильных изменений, как воздействия, обусловленные загрязнением.

В практическом отношении исследования банков семян в условиях загрязнения часто направлены на определение ведущего процесса, лимитирующего восстановление растительности [29, 46]. Обычно выбирают из двух вариантов: высокая токсичность, т.е. неблагоприятность свойств субстратов, и недостаток семян, т.е. диаспорический голод. Хотя результаты нашей работы не позволяют определить, какой процесс является ключевым, они указывают на низкую восстановительную способность травяно-кустарничкового яруса загрязненных лесов в окрестностях Карабашского медеплавильного завода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена за счет средств проекта РНФ № 23-24-10055, финансируемого Российским

научным фондом и Правительством Челябинской области.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны д.б.н. Воробейчику Е.Л. и к.б.н. Трубиной М.Р. (Институт экологии растений и животных УрО РАН), чьи конструктивные замечания способствовали существенному улучшению рукописи.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Bossuyt B., Honnay O.* Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities // *J. Veg. Sci.* 2008. V. 19. P. 875–884. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18462>
2. *Shiferaw W., Demissew S., Bekele T.* Ecology of soil seed banks: Implications for conservation and restoration of natural vegetation: A review // *Int. J. Biodivers. Conserv.* 2018. V. 10. № 10. P. 380–393. <https://doi.org/10.5897/IJBC2018.1226>
3. *Anju M.V., Warriar R.R., Kunhikannan C.* Significance of soil seed bank in forest vegetation – a review // *Seeds.* 2022. V. 1. № 3. P. 181–197. <https://doi.org/10.3390/seeds1030016>
4. *Decocq G., Valentin B., Toussaint B.* et al. Soil seed bank composition and diversity in a managed temperate deciduous forest // *Biodivers. Conserv.* 2004. V. 13. P. 2485–2509. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000048454.08438.c6>
5. *Bordon N.G., Nogueira A., Leal Filho N., Higuchi N.* Blowdown disturbance effect on the density, richness and species composition of the seed bank in Central Amazonia // *Forest Ecol. Manag.* 2019. V. 453. Art. 117633. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117633>
6. *Måren I.E., Vandvik V.* Fire and regeneration: the role of seed banks in the dynamics of northern heathlands // *J. Veg. Sci.* 2009. V. 20. № 5. P. 871–888. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01091.x>
7. *Konsam B., Phartyal S.S., Todaria N.P.* Impact of forest fire on soil seed bank composition in Himalayan Chir pine forest // *J. Plant Ecol.* 2020. V. 13. № 2. P. 177–184. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz060>
8. *Комарова Т.А., Терехина Н.В., Орехова Т.П.* Покой жизнеспособных семян в почве и их прорастание после пожаров в широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня // *Бот. журн.* 2021. Т. 106. № 3. С. 255–271.
9. *Комарова Т.А., Терехина Н.В., Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г.* Лесовосстановительный процесс после низового пожара и сплошной рубки в лианово-разнотравно-кедровых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня // *Бот. журн.* 2023. Т. 108. № 2. С. 111–126.
10. *Ghasempour M., Erfanzadeh R., Török P.* Fire effects on soil seed banks under different woody plant species in Mazandaran province, Iran // *Ecol. Eng.* 2022. V. 183. Art. 106762. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106762>
11. *Roshan S.A., Heydari M., Wait A.* et al. Divergent successional trajectories of soil seed bank and post-fire vegetation in a semiarid oak forest: Implications for post-fire ecological restoration // *Ecol. Eng.* 2022. V. 82. Art. 106736. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106736>
12. *Shi Y.-F., Shi S.-H., Jiang Y.-S., Liu J.* A global synthesis of fire effects on soil seed banks // *Global Ecol. Conserv.* 2022. V. 36. Art. e02132. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02132>
13. *Воробейчик Е.Л.* Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // *Экология.* 2022. № 1. С. 3–41. DOI: 10.31857/S0367059722010115 [*Vorobeichik E.L.* Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // *Russ. J. of Ecol.* 2022. V. 53. № 1. P. 1–39. DOI: 10.1134/S1067413622010118]
14. *Коротеева Е.В., Веселкин Д.В., Куянцева Н.Б.* и др. Накопление тяжелых металлов в разных органах березы повислой возле Карабашского медеплавильного комбината // *Агрохимия.* 2015. № 3. С. 88–96.
15. *Коротеева Е.В., Веселкин Д.В., Куянцева Н.Б., Чащина О.Е.* Подход к зонированию нарушенных территорий на основе содержания тяжелых металлов в органах сосны обыкновенной (на примере региона Карабашского медеплавильного комбината) // *Вестник СВНЦ ДВО РАН.* 2015. № 3. С. 86–93.
16. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impacts of point polluters on terrestrial biota. Dordrecht; Heidelberg; London; New-York: Springer, 2009. 466 p.
17. *Чащина О.Е., Куянцева Н.Б., Мумбер А.Г.* и др. Живой напочвенный покров сосновых лесов под влиянием лесных пожаров в районе выбросов Карабашского медеплавильного комбината // *Вестник ОГПУ. Электронный научный журнал [Электронный ресурс].* 2017. № 4 (24). С. 44–53.

18. Chibilev A.A., Veselkin D.V., Kuyantseva N.B. et al. Dynamics of forest fires and climate in Ilmen nature reserve, 1948–2013 // *Dokl. Earth Sci.* 2016. V. 468. № 2. P. 619–622.
<https://doi.org/10.1134/S1028334X16060106>
19. Veselkin D., Kuyantseva N., Pustovalova L., Mumber A. Trends in forest fire occurrence in the Ilmensky nature reserve, Southern Urals, Russia, between 1948 and 2014 // *Forests*. 2022. V. 13. № 4. Art. 528.
<https://doi.org/10.3390/f13040528>
20. Дубинин А.Е., Залесов С.В. Горимость сосновых лесов Ильменского заповедника и послепожарные последствия в них // *Вестник БГАУ*. 2016. Т. 39, № 3. С. 101–107.
21. Дубинин А.Е., Мумбер А.Г., Григорьев В.В. и др. Хронология лесных пожаров в Ильменском заповеднике // *Лесной вестник*. 2007. № 8. С. 7–11.
22. Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // *Экология*. 1981. № 6. С. 23–33.
23. Wright C.S., Agee J.K. Fire and vegetation history in the eastern Cascade Mountains, Washington // *Ecol Appl.* 2004. V. 14. № 2. P. 443–459.
<https://doi.org/10.1890/02-5349>
24. Ковалева Н.М., Иванова Г.А. Восстановление живого напочвенного покрова на начальной стадии пирогенной сукцессии // *Сиб. экол. журн.* 2013. № 2. С. 203–213.
25. Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф., Щепин О.Н., Новожилов Ю.К. Влияние пожаров на состав и структуру сообществ эктомикоризных грибов в сосновых лесах Северо-Запада России: результаты метагеномного анализа // *Микология и фитопатология*. 2018. Т. 52. № 5. С. 328–348.
<https://doi.org/10.1134/S0026364818050057>
26. Komulainen M., Vieno M., Yarmishko V.T. et al. Seedling establishment from seeds and seed banks in forests under long-term pollution stress: a potential for vegetation recovery // *Can. J. Bot.* 1994. V. 72. № 2. P. 143–149.
<https://doi.org/10.1139/b94-019>
27. Huopalaainen M., Tuittila E.-S., Vanha-Majamaa I. et al. Effects of long-term aerial pollution on soil seed banks in drained pine mires in Southern Finland // *Water Air Soil Poll.* 2001. V. 125. P. 69–79.
<https://doi.org/10.1023/A:1005276201740>
28. Huopalaainen M., Tuittila E.-S., Vanha-Majamaa I. et al. The potential of soil seed banks for revegetation of bogs in SW Finland after long-term aerial pollution // *Ann. Bot. Fenn.* 2000. V. 37. P. 1–9.
29. Salemaa M., Uotila T. Seed bank composition and seedling survival in forest soil polluted with heavy metals // *Basic Appl. Ecol.* 2001. V. 2. № 3. P. 251–263.
<https://doi.org/10.1078/1439-1791-00055>
30. Wagner M., Heinrich W., Jetschke G. Seed bank assembly in an unmanaged ruderal grassland recovering from long-term exposure to industrial emissions // *Acta Oecol.* 2006. V. 30. № 3. P. 342–352.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.06.002>
31. Meerts P., Grommesch C. Soil seed banks in a heavy-metal polluted grassland at Prayon (Belgium) // *Plant Ecol.* 2001. V. 155. P. 35–45.
<https://doi.org/10.1023/A:1013234418314>
32. Beck H.E., Zimmermann N.E., McVicar T.R. et al. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution // *Sci. Data*. 2018. V. 5. Art. 180214.
<https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>
33. Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: Исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 366 с.
34. Mikryukov V.S., Dulya O.V. Contamination-induced transformation of bacterial and fungal communities in spruce-fir and birch forest litter // *App. Soil Ecol.* 2017. V. 114. P. 111–122.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.003>
35. Mikryukov V.S., Dulya O.V., Vorobeichik E.L. Diversity and spatial structure of soil fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in forest litter contaminated with copper smelter emissions // *Water Air Soil Poll.* 2015. V. 226. Art. 114.
<https://doi.org/10.1007/s11270-014-2244-y>
36. Veselkin D., Kuyantseva N., Mumber A. et al. $\delta^{15}\text{N}$ in birch and pine leaves in the vicinity of a large copper smelter indicating a change in the conditions of their soil nutrition // *Forests*. 2022. V. 13. № 8. Art. 1299.
<https://doi.org/10.3390/f13081299>
37. Исакова Н.А. Видовое и синузильное разнообразие листостебельных мхов восточного склона Ильменских гор / Отв. ред. Горчаковский П.Л. Миасс–Екатеринбург: ИГЗ УрО РАН, 2009. 128 с.
38. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1994. 280 с.
39. Plants of the World Online. URL: <https://powo.science.kew.org> (дата обращения – 26.11.2023).
40. Thompson K., Grime J.P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats // *J. Ecol.* 1979. V. 67. P. 893–921.
<https://doi.org/10.2307/2259220>
41. Ставрова Н.И., Калимова И.Б., Горшков В.В. и др. Долговременные послепожарные изменения характеристик почв в темновойных лесах Европейского Севера // *Почвоведение*. 2019. № 2. С. 246–256.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X19020138>
42. Trubina M.R. Species richness and resilience of forest communities: combined effects of short-term

- disturbance and long-term pollution // *Plant Ecol.* 2009. V. 201. P. 339–350.
<https://doi.org/10.1007/s11258-008-9558-z>
43. Горшков В.В. Изменение видового разнообразия напочвенных лишайников под действием загрязнения в зависимости от давности пожара // Доклады РАН. 1994. Т. 334. № 5. С. 665–668.
 44. Менищikov С.Л., Барановский В.В., Кузьмина Н.А. Плотность подростa сосны обыкновенной после низовых пожаров в зоне аэротехногенного загрязнения // *Экология*. 2013. № 5. С. 330–333.
 45. Vorobeichik E.L., Korkina I.N. A bizarre layer cake: Why soil animals recolonizing polluted areas shape atypical humus forms // *Science of the Total Environment*. 2023. V. 904. Art. 166810.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166810>
 46. Winterhalder K. Environmental degradation and rehabilitation of the landscape around Sudbury, a major mining and smelting area // *Environ. Rev.* 1996. V. 4. № 3. P. 185–224.
<https://doi.org/10.1139/a96-011>

THE NUMBER OF SEEDLINGS FROM THE SOIL SEED BANK OF PINE FORESTS WITH DIFFERENTLY DATED FIRES NEAR THE KARABASH COPPER SMELTER

N. B. Kuyantseva^{a, *}, D. A. Molchanova^{a, b}, A. G. Mumber^a, and D. V. Veselkin^b

^a *Ilmen State Reserve, South Ural Federal Scientific Center of Mineralogy and Geoecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Miass, 456317 Russia*

^b *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia*

*e-mail: borisovna_k@mail.ru

Abstract — We tested the hypothesis that the number of seedlings from the soil seed bank (SSB) in forests polluted by heavy metals and disturbed by recent fires decreases. It was also assumed that the consequences of pollution and fires for the soil seed bank are additive. We estimated the number of seedlings from the SSB of pine forests located near the Karabash copper smelter (KCS) (contaminated by Cu, Zn, Pb, and Cd) and from uncontaminated forests of the Ilmen State Reserve (ISR). In both areas, samples of the forest litter and humus horizon were taken from forests recently exposed to ground fires and long-term unburned forests. Samples were exhibited from June to September, conducting seven rounds of counting seedlings. Small peculiarities of the emergence of seedlings on the samples of the forest litter and the humus horizon were established. However, the regularities of the reaction of SSB to pollution and fire disturbances did not depend on the soil horizon. The number of seedlings on substrates from contaminated forests was 5–8 times lower than the number of seedlings on substrates from background forests. A decrease in the number of seedlings on polluted substrates was accompanied by an increase in the share of dicots in the total number of seedlings. The relationship between the number of seedlings and the age of fires was not found. The additivity of the consequences of pollution and fires has also not been established. Of the two types of damage, pollution and fires, the pollution factor is of leading importance for SSBs. The results indicate a low recovery capacity of the herb-shrub layer of polluted forests.

Keywords: soil seed bank, pine forests, technogenic pollution, heavy metals, ground forest fires, forest litter, diasporic hunger, ecosystem restoration

РЕЗУЛЬТАТЫ МНОГОЛЕТНИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА МХОВ РОДА *SPHAGNUM* L. В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ КАРЕЛИИ

© 2024 г. С. И. Грабовик^а, Л. В. Канцерова^{а, *}, С. Р. Знаменский^а

^а Институт биологии — обособленное подразделение ФГБУН
Федерального исследовательского центра
“Карельский научный центр Российской академии наук”,
Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

*e-mail: Kancerova.L@mail.ru

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 28.03.2024 г.

Принята к публикации 12.04.2024 г.

Исследования выполняли на территории Киндасовского лесоболотного научного стационара Карельского научного центра РАН, расположенного в подзоне средней тайги (61°48' с.ш., 33°35' в.д.). Эксперименты проводили на естественном мезоэвтрофном болоте аапа типа Неназванное на 7 постоянных болотных участках, расположенных в различных эколого-ценотических условиях. В статье приведены многолетние результаты (от 10 до 38 лет) исследований динамики годичного прироста широко распространенных гигро- и гидрофильных 11 видов сфагновых мхов. На основании колебаний средних данных годичного прироста в годы исследования наибольшие приросты имели *Sphagnum riparium* (140 мм) и *S. obtusum* (93 мм), произрастающие в сильно обводненных топяных участках и не выдерживающие высыхания; средние приросты *S. fallax* (65 мм), *S. subsecundum* (57 мм), *S. majus* (42 мм), *S. balticum* (36 мм), *S. warnstorffii* (28 мм) встречаются в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; самый низкий прирост у *S. divinum* (17 мм), *S. centrale* (15 мм), *S. papillosum* (12 мм), *S. fuscum* (8 мм), произрастающих на грядах, невысоких кочках и коврах в условиях резко переменного режима увлажнения.

Корреляционный анализ по изучению влияния осадков и средней температуры на годичный прирост сфагновых мхов не показал значимой зависимости прироста мхов от температуры за вегетационный период. У *S. fuscum*, *S. obtusum* и *S. warnstorffii* в разные месяцы вегетационного периода наблюдаются отрицательные зависимости от температуры отдельных месяцев. Осадки за вегетационный период являются главным фактором, определяющим зависимость годичного прироста сфагновых мхов. Для видов *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. subsecundum* выявлена значимая зависимость годичного прироста от осадков за вегетационный период, а у *S. divinum*, *S. fuscum* и *S. majus* — значимость слабая.

Ключевые слова: Карелия, *Sphagnum*, годичный прирост, болотные участки

DOI: 10.31857/S0367059724040021 **EDN:** BJIUPG

В среднетаежной Карелии болота занимают 3.63 млн га [1]. Болотные экосистемы играют уникальную роль в регулировании углеродного баланса Земли: они связывают большие объемы углекислого газа в накапливающемся торфе и на тысячелетия выводят его из круговорота [2]. На многих болотах среднетаежной зоны сфагновые мхи выступают важнейшими торфообразователями. Для сфагновых мхов характерен неограниченный верхушечный рост и питание за счет всасывания воды и питательных веществ всей поверхностью. Большинство видов сфагновых мхов являются гигро- и гидрофитами, поэтому процессы их роста и продуктивности очень тесно связаны с климатическими условиями вегета-

онного периода и в первую очередь с режимом увлажнения местообитаний.

Первая обстоятельная сводка работ по величине годичного прироста сфагновых мхов была составлена Н. Кацем с соавт. [3]. Позднее были опубликованы многочисленные исследования и обзоры, посвященные этому вопросу [4–13].

В первые десятилетия XXI в. появились работы, посвященные изучению линейного прироста сфагновых мхов на болотах Северной Европы, Канады, США. Известно, что на величину годичного прироста сфагновых мхов влияют температура воздуха [14–18], сумма осадков [14, 15, 18–21],

частота и сила дождей [20, 22], а также уровень болотных вод (УБВ) [19, 23].

Климат непосредственно влияет на распространение, прирост и продуктивность сфагновых мхов. Анализ литературных данных показал, что прирост мхов варьирует по годам [9, 11, 24, 25] и зависит от погодных условий в одной и той же климатической зоне [14].

Основными факторами, влияющими на прирост сфагновых мхов в глобальном масштабе, являются количество поступающей солнечной радиации [14], температура воздуха [15], а на локальном уровне — условия увлажнения. По литературным данным [14, 26] рост сфагновых мхов начинается при температуре чуть выше 0°C, а повышение температуры в течение вегетационного периода приводит к увеличению линейного прироста мхов и продуктивности [22, 24, 27]. На величину линейного прироста при одинаковых условиях внешней среды влияет видовая принадлежность мхов [13, 24, 27, 28].

При изучении прироста и продуктивности сфагновых мхов на 99 голарктических торфяниках было установлено [29], что прирост мхов реагирует на изменение климата, уровень грунтовых вод и другие параметры. Например, *Sphagnum fuscum* на кочках слабее реагирует на климатические изменения, чем *S. magellanicum*, растущий в более влажных условиях. Осадки и температура усиливают рост *S. magellanicum*. В более теплом климате его прирост увеличивается до тех пор, пока количество осадков не уменьшается, тогда как *S. fuscum* более устойчив к уменьшению количества осадков. Большинство исследований прироста сфагновых мхов под влиянием метеорологических условий выполнено за короткий промежуток времени, а более длительных наблюдений относительно мало [24, 30–32].

Многолетние стационарные исследования функционирования ценопопуляций сфагновых мхов с учетом климатических и фитоценологических условий сотрудники лаборатории болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН ведут более 40 лет в подзоне средней тайги как на естественных, так и на трансформированных болотных массивах [13, 30, 32–36].

Цель данной работы — оценить величину и долгосрочную динамику годичного прироста сфагновых мхов и определить, какие факторы влияют на их прирост. В задачи исследования

входило выявление закономерностей годичного прироста 11 видов сфагновых мхов, произрастающих в различных эколого-ценотических условиях на естественных болотах, в зависимости от погодных условий (осадки и температура воздуха в течение вегетационного периода).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполняли на территории Киндасовского лесоболотного научного стационара КарНЦ РАН, расположенного в подзоне средней тайги (61°48' с.ш., 33°35' в.д.) на естественном болоте Неназванное, которое относится к эвтрофно-мезотрофному типу с периферически олиготрофным ходом развития. Площадь болотного массива 540 га [37]. По данным Г.А. Елиной [38], болото занимает плоскую проточную котловину, сложенную позднеледниковыми озерными глинами. Для растительного покрова болота характерна пестрая серия разнотипных по трофности и гидрологическому режиму сообществ и комплексов (рис. 1).

Метеорологические условия за период исследований отличались от средних многолетних данных. По многолетним наблюдениям длительность вегетационного периода на территории стационара составляет в среднем 152 дня, т.е. колеблется от 145 до 175 дней. По данным В.А. Чеснокова [39], большая часть осадков приходится на теплый период года — с апреля по сентябрь, когда выпадает 70% годовой суммы. Максимальное количество осадков в виде дождей отмечается в августе, а минимальное — в марте. Среднегодовое количество осадков составляет 565 мм.

Вегетационные периоды 1979–2016 гг. характеризовались повышенным, а в отдельные годы экстремально высоким температурным фоном по сравнению со среднемноголетними показателями — 11.9°C, увлажнение также было в основном выше нормы — среднее многолетнее количество осадков 316 мм (рис. 2). В целом из 38 вегетационных сезонов 21 был влажным, из них 4 очень влажными с осадками значительно выше средней многолетней, а 17 сезонов с осадками ниже нормы, из них 4 очень сухими. Таким образом, за период исследований количество лет с осадками выше и ниже средних многолетних данных было практически одинаковым (см. рис. 2) [40].

Исследовали широко распространенные гидро- и гидрофильные виды сфагновых мхов (11 видов): секция *Cuspidata* — *Sphagnum balticum* (Russow)

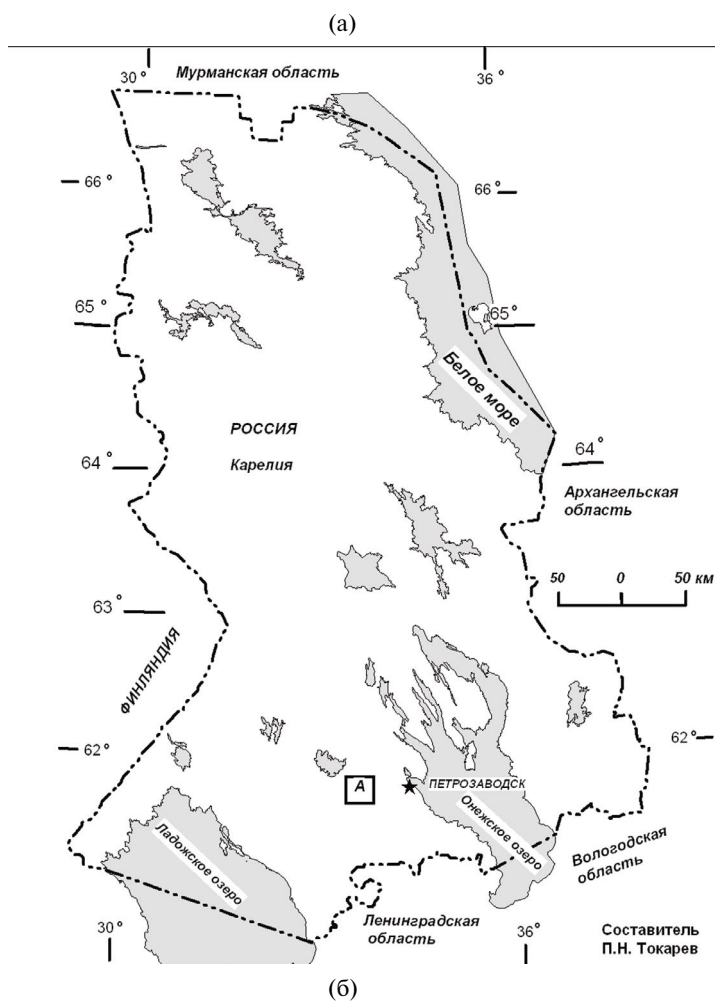


Рис. 1. Географическое положение болотного массива Неназванное в пределах Карелии: а – болотный массив Неназванное [А], б – болотные участки (БУ): 1 – олиготрофный грядово-мочажинный комплекс; 2 – мезоолиготрофный кочковато-мочажинный комплекс; 3 – мезотрофный кочковато-равнинный комплекс; 4 – мезотрофная узкая транзитная травяно-сфаговая топь; 5 – мезотрофный кочковато-топяной комплекс; 6 – эвтрофно-мезотрофный кочковато-топяной комплекс; 7 – мезоэвтрофный кочковато-топяной комплекс.

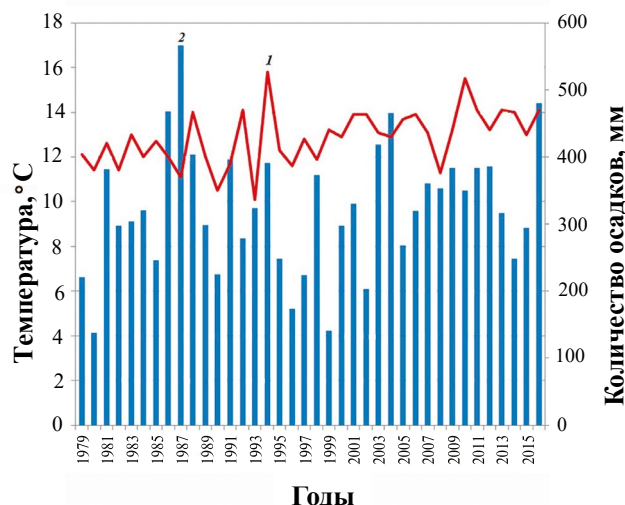


Рис. 2. Изменение средней температуры (1) и уровня осадков (2) за вегетационные периоды 1979–2016 гг. Средние многолетние значения температуры – 11,9°С, осадков – 316 мм за вегетационный период.

С.Е.О. Jensen, *S. fallax* (Н. Klinggr.) Н. Klinggr., *S. majus* (Russow) С.Е.О. Jensen, *S. obtusum* Warnst., *S. riparium* Ångstr.; секция Subsecunda – *S. subsecundum* Nees; секция Palustre – *S. centrale* С.Е.О. Jensen, *S. divinum* Flatberg & Hassel, *S. papillosum* Lindb.; секция Acutifolia – *S. fuscum* (Schimp.) Н. Klinggr., *S. warnstorffii* Russow.

Эксперименты по изучению линейного прироста проводили на постоянных болотных участках с 1979 г. по 2016 г. Все исследуемые нами сфагновые мхи произрастают на 7 увлажненных болотных участках, но в различных по трофности и проточности местообитаниях (табл. 1) [33]. Годишний прирост сфагновых мхов определяли широко распространенным апробированным и модифицированным методом перевязок [13]. В мае на всех болотных участках в выбранных ценопопуляциях исследуемых видов на площади 0,25 м² перевязывали цветными нитками по 50 особей каждого вида на 1 см ниже головки. В мае следующего года мхи срезали и измеряли их годичный прирост. Каждый год мхи перевязывали на одних и тех же болотных участках, но при небольшом смещении перевязок в нетронутые участки моховой дернины.

Болотный участок (БУ) 1. Олиготрофный грядово-мочажинный комплекс. Гряды длиной до 6 м, шириной 3 м и высотой до 40 см, заняты кустарничково-морозово-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus* и *Sphagnum fuscum* в моховом ярусе. Мочажины пушицево-сфагновые – доминируют *Eriophorum vaginatum* и *S. balticum*.

Болотный участок 2. Мезоолиготрофный кочковато-мочажинный комплекс с обильным застойным увлажнением. Невысокие плоские кочки длиной 10 м и шириной 6 м заняты кустарничково-травяно-сфагновыми сообществами. Одни кочки с доминированием *S. papillosum*, а другие – с *S. divinum* в моховом ярусе. Моховой покров сплошной, плотный. Мочажины заняты осоково-вахтово-сфагновыми сообществами с доминированием *S. majus* в моховом ярусе.

Болотный участок 3. Мезотрофный кочковато-равнинный комплекс. Осоково-сфагновые ковры с доминированием *S. fallax* в моховом ярусе.

Болотный участок 4. Мезотрофная узкая транзитная травяно-сфагновая топь, проходит по границе участка с *S. fallax*. Топи заняты вахтово-сфагновыми сообществами. Сфагновый покров рыхлый, с доминированием *S. riparium*.

Болотный участок 5. Мезотрофный кочковато-топяной комплекс. Постоянный режим увлажнения в пределах комплекса поддерживается за счет выхода подземных вод. В пределах участка не наблюдается больших колебаний уровня грунтовых вод (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова). Кочки представлены осоково-сфагновыми сообществами. Прирост *S. fuscum* и *S. papillosum* измеряли в микроценозах плоских кочек.

Болотный участок 6. Эвтрофно-мезотрофный кочковато-топяной комплекс в транзитной топи. На низких кустарничково-травяно-сфагновых кочках доминирует *S. obtusum* в моховом ярусе. В узких топяных понижениях произрастают небольшие дернинки *S. subsecundum*.

Болотный участок 7. Мезоэвтрофный кочковато-топяной комплекс с обильным слабопроточным увлажнением находится на периферии центральной части болота. Кочки высотой 60 см, длиной 6 м и шириной 5 м, заняты кустарничково-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia* и *S. centrale*. В топиях небольшими дернинками произрастает *S. warnstorffii*.

По данным В.Д. Лопатина [41], все сфагновые мхи по отношению к режиму влажности являются гидрофильными. К первой гидрофильно-психрофильной группе относятся *Sphagnum fuscum*, *S. divinum*, *S. centrale*. Эти виды выдерживают значительное и продолжительное пересыхание, неизбежное при произрастании

Таблица 1. Описание болотных участков массива Неназванное

№ БУ	Болотные комплексы	Вид	Микроценоз	Уровень болотных вод, см	Годы изучения	Продолжительность наблюдений, лет
1	Олиготрофный грядово-мочажинный	<i>Sphagnum fuscum</i>	Гряды	от -15 до -35	1979–1992	14
		<i>S. balticum</i>	Мочажина	от -7 до -10	1979–1994	16
2	Мезоолиготрофный кочковато-мочажинный	<i>S. majus</i>	Мочажина	от -1 до -3	1979–2014	36
		<i>S. papillosum</i>	Невысокие кочки	от -3 до -7	1979–2016	38
		<i>S. divinum</i>	Кочки	от -5 до -10	1979–1994	16
3	Мезотрофный кочковато-равнинный	<i>S. fallax</i>	Ковры	от -10 до -15	1993–2016	23
4	Мезотрофная узкая транзитная топь	<i>S. riparium</i>	Топь	от -1 до -2	2006–2016	11
5	Мезотрофный кочковато-топьяной	<i>S. fuscum</i>	Невысокие кочки	от -16 до -22	1979–1988	10
		<i>S. papillosum</i>	Невысокие кочки	от -16 до -22	1979–1988	10
6	Эвтрофно-мезотрофный кочковато-топьяной	<i>S. obtusum</i>	Низкие кочки	от -5 до -13	1993–2016	24
		<i>S. subsecundum</i>	Топь	от -1 до -5	1995–2016	22
7	Мезоэвтрофный кочковато-топьяной	<i>S. centrale</i>	Кочки	от -15 до -35	1997–2012	16
		<i>S. warnstorffii</i>	Топь	от -1 до -5	1997–2011	15

на более или менее значительных повышениях микрорельефа, где устанавливается резко переменный режим влажности. Во вторую гидрофильно-субпсихрофильную группу входят полутопяные виды *S. fallax*, *S. papillosum*, которые выдерживают лишь кратковременное и не очень сильное высушивание (умеренно переменный режим влажности). В третью гипергидрофильную группу входят топяные виды *S. balticum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*, не выдерживающие обсыхания.

По фактору трофности [37] все сфагновые мхи разделяются на три экологические группы: эвтрофные (*S. obtusum*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*), мезотрофные (*S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*, *S. riparium*) и олиготрофные (*S. fuscum*, *S. balticum*, *S. majus*, *S. divinum*).

Статистические анализы, включая тест на нормальность распределения по критерию Шапиро–Уилка, корреляционный и регрессионный анализы были выполнены в пакете Past 4.13 [42].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наша работа базируется на результатах многолетних исследований, направленных на выявление связи интенсивности роста мхов с климатическими условиями вегетационных периодов. Результаты измерения годичного прироста показали большие колебания роста мхов в пределах одного микроценоза в разные годы, а также различия в течение одного вегетационного периода в разных по трофности и увлажнению местообитаниях.

В статье представлены многолетние (от 10 до 38 лет) годовые приросты 11 видов сфагновых мхов, произрастающие на 7 болотных участках (табл. 1, 2). На основании колебания средних данных годичного прироста за разные годы исследования нами условно выделены 3 группы сфагновых мхов (см. табл. 2, рис. 3): 1 – самые высокие приросты (93–140 мм) имели *S. riparium* и *S. obtusum*, произрастающие на транзитных топяных участках (с хорошей проточностью); 2 – средние приросты (28–65 мм) у *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, произрастающие в слабopоточных обводненных топиях, мочажинах и на коврах с умеренно переменным режимом влажности; 3 – самый низкий годичный прирост (7–17 мм) у *S. divinum*, *S. centrale*, *S. papillosum*, *S. fuscum*, произрастающих на грядах и кочках с резко переменным режимом увлажнения.

Виды сфагновых мхов с высоким годичным приростом (1-я группа)

У топяного *Sphagnum riparium*, произрастающего в мезотрофной транзитной травяно-сфагновой топи, за 11 лет наблюдений средний прирост составил 140 мм в год. Максимальный прирост отмечен в 2008 (164 мм), 2011 (175 мм), 2015 (182 мм) и 2016 гг. (257 мм) (см. табл. 2, рис. 3). В эти вегетационные периоды для роста *S. riparium* были благоприятные погодные условия: влажное и теплое лето, температура за вегетационный период была выше средней многолетней, особенно в 2011 и 2016 гг. В 2006 и 2014 гг. отмечен минимальный прирост (50 и 64 мм соответственно). Вероятно, это связано не только с незначительным количеством осадков в июле–августе, но и с высокой температурой воздуха в эти месяцы, что привело к понижению УБВ в данном биотопе.

Наибольший прирост у топяного *S. obtusum*, произрастающего в мезоэвтрофной транзитной травяно-сфагновой топи, за 24-летний период исследований был отмечен в самые дождливые вегетационные периоды 2004, 2009, 2012 и 2016 гг. (140, 124, 132 и 185 мм). Количество осадков за вегетационные периоды этих лет значительно превышало среднемноголетние. Количество выпавших осадков за июль–август было

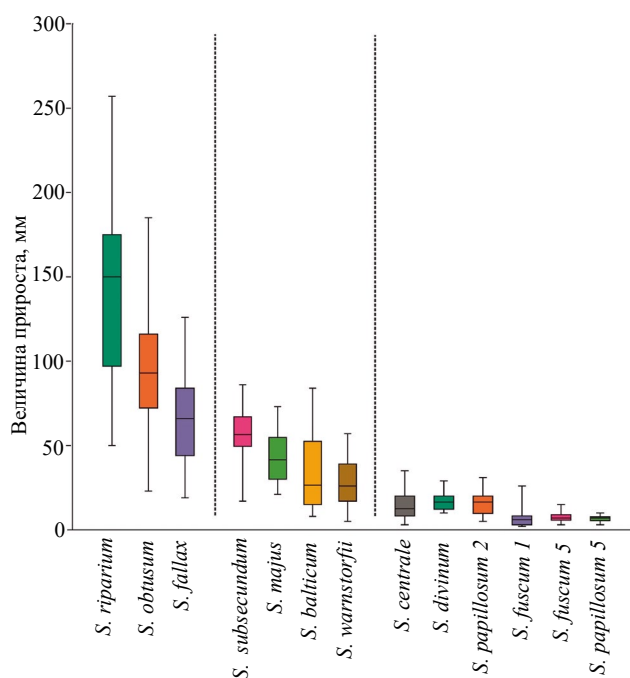


Рис. 3. Диаграмма размаха величин прироста видов сфагновых мхов. Средняя риска соответствует медиане распределения, верх и низ «ящика» – границы 2-го и 3-го квартилей, а «усы» – минимальному и максимальному значению.

Таблица 2. Многолетние годовичные приросты рода *Shagnum* L. в различных болотных комплексах, мм

Годы исследования	Болотные участки												
	1		2			3	4	5		6		7	
	<i>Sphagnum fuscum</i>	<i>S. balticum</i>	<i>S. majus</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. divinum</i>	<i>S. fallax</i>	<i>S. riparium</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. obtusum</i>	<i>S. subsecundum</i>	<i>S. centrale</i>	<i>S. warnstorffii</i>
1979	3	11	47	5	10	—	—	6	4	—	—	—	—
1980	6	8	38	9	12	—	—	9	7	—	—	—	—
1981	3	15	57	16	16	—	—	5	6	—	—	—	—
1982	6	25	35	20	20	—	—	7	7	—	—	—	—
1983	8	18	23	20	21	—	—	9	7	—	—	—	—
1984	3	15	54	19	18	—	—	7	7	—	—	—	—
1985	2	47	25	24	23	—	—	3	3	—	—	—	—
1986	3	66	59	10	11	—	—	6	6	—	—	—	—
1987	7	46	31	19	29	—	—	15	10	—	—	—	—
1988	4	60	26	20	17	—	—	9	10	—	—	—	—
1989	6	10	22	8	20	—	—	—	—	—	—	—	—
1990	9	84	50	6	10	—	—	—	—	—	—	—	—
1991	26	51	26	23	14	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	11	20	65	8	13	—	—	—	—	103	—	—	—
1993	—	28	73	15	19	87	—	—	—	89	—	—	—
1994	—	53	30	17	15	60	—	—	—	73	55	—	—
1995	—	—	30	8	—	54	—	—	—	117	50	—	20
1996	—	—	31	7	—	44	—	—	—	75	56	9	43
1997	—	—	43	11	—	54	—	—	—	80	59	8	9
1998	—	—	37	19	—	82	—	—	—	48	45	17	26
1999	—	—	41	16	—	22	—	—	—	107	72	13	57
2000	—	—	51	19	—	126	—	—	—	116	59	7	5
2001	—	—	51	24	—	95	—	—	—	87	56	11	26
2002	—	—	21	8	—	39	—	—	—	69	48	32	55
2003	—	—	31	20	—	84	—	—	—	140	67	12	36
2004	—	—	55	15	—	60	—	—	—	78	57	3	14
2005	—	—	62	14	—	36	—	—	—	72	71	13	19
2006	—	—	42	18	—	76	50	—	—	112	17	21	30
2007	—	—	47	18	—	65	136	—	—	116	52	7	39
2008	—	—	42	15	—	65	164	—	—	124	61	14	17
2009	—	—	56	23	—	70	150	—	—	103	71	24	35
2010	—	—	43	15	—	28	97	—	—	25	56	39	39
2011	—	—	56	31	—	66	175	—	—	132	60	35	17
2012	—	—	64	28	—	116	116	—	—	23	39	—	—
2013	—	—	25	18	—	103	151	—	—	58	60	—	—
2014	—	—	25	8	—	19	64	—	—	97	39	—	—
2015	—	—	—	17	—	67	182	—	—	185	86	—	—
2016	—	—	—	15	—	97	257	—	—	—	—	—	—
Средний прирост	7	35	42	16	17	65	140	8	7	93	57	15	28

Примечание. Названия болотных участков см. в табл. 1.

в 2–2.5 раза выше нормы (165 мм), а минимальное (25 и 23 мм) — в жаркие 2011 и 2013 гг.; осадков было значительно меньше нормы и за вегетационный период, и за летние месяцы июль и август (111 мм). В остальные годы прирост был близок к среднему значению 93 мм (см. табл. 2, рис. 3). Динамика приростов *S. obtusum* наиболее полно соответствует погодным условиям за исследованный период.

Гипергидрофильные виды *S. riparium* и *S. obtusum* не выдерживают высыхания. Высокие приросты в 1-й группе можно объяснить, вероятно, не только гидрологическим режимом местопроизрастания (топяные участки с хорошей проточностью) (см. табл. 1, 2), но и тем, что в самый жаркий месяц (июль) вегетационного периода наблюдаются значимые зависимости прироста от количества выпавших осадков (0.524 и 0.560) и числа дней с осадками за вегетационный период (0.616 и 0.440) соответственно (табл. 3). Таким образом, чем больше осадков и число дней с дождями, тем выше годичный прирост мхов.

Виды сфагновых мхов со средним годичным приростом (2-я группа)

Ко 2-й группе относятся субпсихрофильный полутопяной вид *Sphagnum fallax* и гипергидрофильные топяные виды *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, произрастающие в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах.

Прирост полутопяного *S. fallax* за 23-летний период исследований колебался от 19 до 126 мм, в среднем 65 мм: наибольший прирост — 126 мм в 2006 г. и 103 мм в 2013 г. В сухие и жаркие сезоны 1999, 2010 и 2014 гг. прирост был минимальный — от 19 до 28 мм. Это обусловлено значительным снижением УБВ в его местообитании, что привело к обсыханию головок мха и прекращению роста в летние месяцы.

Годичный прирост топяного вида *S. subsecundum* за 22-летний период исследования колебался от 17 до 86 мм, в среднем 57 мм. Во влажные и теплые вегетационные периоды его прирост был максимальным (см. табл. 2, рис. 2). Можно предположить, что такие приросты обусловлены обильным слабопроточным режимом увлажнения в топи, собирающей сток с обширной площади северной части болота Неназванное.

Для *S. majus*, произрастающего в условиях обильного застойного увлажнения, годичный

прирост за весь период исследований колебался от 21 до 73 мм, среднее значение — 42 мм. Максимальный прирост за 36-летний период был отмечен в 1992, 1993, 2006 и 2012 гг. (65, 73, 62 и 64 мм соответственно). Вегетационные периоды этих лет были близки к норме. Вероятно, в местах произрастания *S. majus* (в мочажинах) наблюдаются меньшие колебания УБВ не только за счет выхода подземных вод, но и притока воды во время таяния снега, когда вода стоит на уровне поверхности головок мха, что положительно сказывается на приросте этого гипергидрофильного вида. Поэтому количество выпавших осадков за этот период не играет решающей роли для роста *S. majus*. Минимальный годичный прирост наблюдался в 1983, 1989 и 2002 гг. — 23, 22 и 21 мм соответственно. Эти вегетационные периоды были сухими и теплыми. В вегетационные периоды с осадками от 300 до 400 мм отмечается наибольший прирост *S. majus*, а при количестве осадков 450 мм и выше происходит замедление роста, что, вероятно, связано с затоплением головок мха из-за поднятия уровня воды.

Годичный прирост *S. balticum* за 16-летний период исследований колебался от 8 до 84 мм, среднее значение — 35 мм. Максимальный прирост был отмечен в 1986, 1988 и 1990 гг. (66, 60 и 84 мм). Для роста *S. balticum* важны не только осадки, выпавшие в летний период, но и высокий УБВ в течение вегетационного периода, так как этот вид не переносит обсыхания. Минимальный прирост отмечен в 1979, 1980 и 1989 гг. (11, 8 и 10 мм соответственно). Температура и количество выпавших осадков в эти вегетационные периоды были значительно ниже нормы (см. табл. 2, рис. 2).

Прирост *S. warnstorffii* за 15-летний период исследований колебался от 5 до 57 мм в год, среднее значение — 28 мм. Минимальный прирост отмечен в годы с минимальным количеством осадков — 1999 г. (9 мм) и 2002 г. (5 мм), максимальный — 2001 г. (57 мм) и 2004 г. (55 мм). Эти годы были влажными и теплыми. В остальные годы прирост колебался (14–43 мм). *S. warnstorffii* — гипергидрофильный топяной вид, который не выдерживает обсыхания.

На рост *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. balticum* большее влияние оказывают осадки, выпавшие за летние месяцы: чем больше осадков, тем больше прирост (см. табл. 2 и 3). *S. majus* и *S. warnstorffii* произрастают в условиях обильного застойного увлажнения. Вероятно, увеличение прироста этих видов происходит при возрастании суммы

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена прироста видов сфагновых мхов за вегетационный период в различных типах болотных участков (см. табл. 1)

Вид		Болотные участки												
		1		2			3	4	5		6		7	
		<i>Sphagnum fuscum</i>	<i>S. balticum</i>	<i>S. magus</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. divinum</i>	<i>S. fallax</i>	<i>S. riparium</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. obtusum</i>	<i>S. subsecundum</i>	<i>S. centrale</i>	<i>S. warnstorffi</i>
Средняя температура	Вег.	-0.247	-0.006	-0.033	0.176	-0.005	-0.085	-0.110	-0.289	-0.222	-0.273	0.099	-0.123	-0.158
	Мая	-0.243	-0.293	0.026	0.163	0.182	0.263	0.146	-0.086	-0.088	0.064	0.296	0.014	-0.009
	Июня	0.175	-0.371	-0.083	-0.114	-0.125	-0.011	0.169	0.437	0.388	-0.562	-0.042	-0.416	-0.582
	Июля	0.012	0.118	0.003	0.297	0.037	-0.136	-0.100	-0.106	0.121	-0.195	0.101	0.098	0.078
	Августа	-0.169	0.382	-0.029	-0.091	-0.358	-0.328	-0.419	-0.624	-0.545	-0.197	-0.203	-0.163	-0.199
	Сентября	-0.133	0.028	0.151	0.283	0.137	-0.195	-0.397	-0.122	-0.070	0.063	0.416	-0.015	0.384
	Год.	0.573	-0.065	-0.098	-0.025	-0.126	0.082	0.382	0.170	0.319	-0.239	-0.156	0.197	-0.371
Уровень осадков	Вег.	0.011	0.474	0.145	0.508	0.271	0.486	0.342	0.247	0.447	0.511	0.459	0.501	0.456
	Мая	0.308	0.150	-0.051	0.173	0.131	-0.244	-0.096	0.426	0.415	-0.098	-0.080	0.195	0.326
	Июня	-0.301	0.366	-0.033	0.452	0.365	0.490	-0.182	-0.241	-0.126	0.386	0.355	0.037	0.426
	Июля	-0.038	0.431	0.381	0.305	-0.060	0.531	0.524	0.025	0.245	0.560	0.522	0.395	0.293
	Августа	0.241	0.300	0.159	0.241	0.197	0.599	0.342	0.216	0.447	0.405	0.424	0.350	0.440
	Сентября	-0.163	0.244	-0.122	0.243	0.211	-0.131	-0.055	0.414	0.485	-0.302	-0.011	-0.203	-0.300
ОДП	Год.	0.147	0.366	0.047	0.327	0.096	0.331	0.575	-0.245	-0.022	0.354	0.280	0.251	0.492
	Вег.	-0.371	0.201	0.045	0.389	0.513	0.299	0.616	0.137	0.307	0.440	0.386	0.649	0.502

Примечание. Год. — годовой период; Вег. — вегетационный период; ЧДО — число дней с осадками; жирный курсив — корреляции с уровнем значимости $p < 0.1$; жирный прямо — корреляции с уровнем значимости $p < 0.05$.

осадков за вегетационный период до 350–400 мм, а дальнейшее увеличение осадков до 560 мм приводит к замедлению роста мхов, так как происходит затопление [18, 21].

Виды сфагновых мхов с низким годичным приростом (3-я группа)

Гидрофильно-психрофильные *Sphagnum fuscum*, *S. centrale*, *S. divinum* и субпсихрофильный вид *S. papillosum* растут в условиях резко переменного и умеренно переменного режимов увлажнения. Данные виды растут рано весной и в начале лета благодаря количеству воды, полученной во время снеготаяния.

Годичный прирост гидрофильно-психрофильного *S. divinum* за 16-летний период исследований в условиях обильного застойного увлажнения колебался от 10 до 29 мм, среднее значение — 7 мм, максимальный прирост был отмечен в 1987 г. — 29 мм, когда осадков за вегетационный период было значительно больше нормы (см. табл. 2 и 3). Минимальный прирост отмечен в 1979, 1986, 1990 гг. (10, 11 и 10 мм соответственно), в остальные годы прирост колебался от 12 до 23 мм. Вероятно, величины его прироста обусловлены довольно стабильным режимом увлажнения.

Гидрофильно-психрофильный *S. centrale* произрастает на высоких кочках мезоэвтрофного кочковато-топяного комплекса. Годичный прирост за 16-летний период исследований колебался от 3 до 35 мм, среднее значение — 15 мм, минимальный прирост был отмечен в 2002 (7 мм), 2006 (3 мм) и 2009 гг. (7 мм). Эти годы отмечались температурой в летние месяцы выше нормы. Так как *S. centrale* — гидрофильно-психрофильный кочковый вид, для которого характерен резко переменный режим влажности, то он не переносит длительного обсыхания. Максимальный прирост был отмечен в 2004 (32 мм) и 2012 (35 мм) гг.; вегетационные периоды этих лет были очень влажными и теплыми.

Годичный прирост полутопяного *S. papillosum* (2-й БУ) за 38-летний период исследований колебался от 5 до 31 мм, среднее значение — 16 мм. В условиях обильного застойного увлажнения максимальный прирост отмечен в 2011 (31 мм), 2012 (28 мм), 1985 и 2001 (24 мм) гг., минимальный — в 1979 (5 мм), 1990 (6 мм) и 1996 гг. (7 мм). Прирост зависит от осадков, особенно выпавших в июне и июле. Минимальный прирост *S. papillosum* наблюдается при значительном выпадении осадков в вегетаци-

онный период (560 мм) или при выпадении осадков меньше нормы (при норме 316 мм).

Sphagnum papillosum также изучали в микроценозах плоских кочек (5-й БУ). Годичный прирост за 10-летний период исследований колебался от 3 до 10 мм, среднее значение — 7 мм, минимальный прирост был отмечен в 1985 (3 мм) и 1979 гг. (4 мм), максимальный — в 1987 и 1988 гг. (по 10 мм). Максимальный прирост отмечается в более влажные годы, особенно во влажный летний период, так как этот вид не переносит длительного пересыхания. По нашим данным, средний прирост варьирует не только по годам, но и по экологическим условиям произрастания. При осадках меньше нормы отмечен минимальный прирост, больше нормы — прирост выше среднего.

Прирост гидрофильно-психрофильного *S. fuscum* на грядах 1-го болотного участка за 14-летний период исследований варьировал от 2 до 26 мм, среднее значение — 7 мм. Значительный годичный прирост отмечается в более влажные вегетационные периоды. Так, максимальный прирост (26 мм) наблюдался в 1991 г., когда сумма осадков составляла 397 мм и выпадали они не только в основные периоды роста мхов — весной и осенью, но и летом. В экстремальные вегетационные периоды (1979, 1980 и 1985 гг.), когда сумма осадков за вегетационный период была существенно ниже средней многолетней нормы (316 мм), наблюдалось значительное снижение роста *S. fuscum* (3, 6 и 2 мм соответственно). Вероятно, это связано с нарушением водоснабжения головок *S. fuscum*.

Годичный прирост *S. fuscum* на кочках 5-го БУ за 10-летний период исследований колебался в среднем от 6 до 9 мм, за исключением 1985 г., когда минимальный прирост составлял 3 мм, а максимальный (15 мм) был отмечен в 1987 г., когда осадков выпало значительно больше нормы (560 мм) (см. рис. 2). На 5-м БУ условия для произрастания мхов более благоприятные, так как здесь наблюдается меньшее колебание УБВ (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова) за счет выхода глубинных подземных вод [43].

По результатам статистической обработки тест нормальности по критерию Шапиро–Уилка показал, что приросты в большинстве выборок распределены нормальным образом. Однако в двух случаях — на 1-м БУ *Sphagnum fuscum* и 7-м БУ *S. centrale* — распределение хотя и было близким к нормальному, но не соответствовало уровню

значимости $p < 0.05$. Поэтому для корреляционного анализа был выбран непараметрический критерий Спирмена (ρ), результаты которого приведены в табл. 3. Анализ влияния осадков и средней температуры на годичный прирост сфагновых мхов не выявил значимой зависимости прироста мхов от температуры за вегетационный период. Однако у *S. fuscum* (5-й БУ), *S. obtusum* (6-й БУ) и *S. warnstorffii* (7-й БУ) в разные месяцы вегетационного периода наблюдаются значимые отрицательные зависимости прироста от температуры: чем выше температура, тем меньше годичный прирост.

На региональном уровне более существенное значение для роста мхов играют осадки за вегетационный период — они являются главным фактором, определяющим зависимость годичного прироста сфагновых мхов от осадков. Некоторые виды (*S. obtusum*, *S. papillosum* (2-й БУ), *S. centrale*, *S. fallax*, *S. subsecundum*) показывают значимую зависимость годичного прироста от осадков за вегетационный период, а у *S. divinum*, *S. fuscum*, *S. majus* — корреляция слабая.

В наших исследованиях продолжительность периода наблюдений для разных видов различалась в разы, поэтому пороговый уровень коэффициента корреляции для разного уровня значимости тоже был различным. Например, корреляция прироста с уровнем осадков июля для *S. subsecundum* значима с уровнем $p < 0.05$ при $\rho = 0.522$, в то время как для *S. riparium* при коэффициенте корреляции $\rho = 0.524$ уровень значимости $p < 0.1$ (см. табл. 3).

Зависимость прироста сфагновых мхов от осадков за вегетационный период варьирует у разных видов от $\rho = 0.011$ до $\rho = 0.511$ (см. табл. 3), что позволило условно разделить их на три группы по значениям коэффициента корреляции.

В первую группу вошли *Sphagnum obtusum*, *S. subsecundum* (6-й БУ), *S. papillosum* (2-й БУ), *S. centrale* (7-й БУ), *S. fallax* (3-й БУ) с наиболее высоким коэффициентом корреляции прироста и уровня осадков за вегетационный период (от 0.459 до 0.511). Вероятно, увеличение прироста у *S. obtusum* и *S. subsecundum* происходит при возрастании суммы осадков за вегетационный период до 350–400 мм, а дальнейшее увеличение количества осадков приводит к замедлению роста мхов. Видимо, замедление роста у топяных видов может происходить в связи с их затоплением, что маловероятно для мхов, растущих на кочках, которые не бывают сильно переувлажненными.

Например, для *S. centrale* характерно обильное слабопроточное увлажнение. Показано [44], что замедление роста может быть объяснено увеличением числа облачных дней. Известно, что дождь приводит к снижению поглощения углерода болотными фитоценозами в течение 1.5 суток после дождя в связи с изменением светового потока и давления пара. По данным [7, 13, 18] более высокие значения осадков для роста сфагновых мхов обусловлены поступлением влаги весной во время снеготаяния, когда наблюдается максимальный рост мхов.

Во вторую группу вошли виды *S. balticum*, *S. warnstorffii*, *S. papillosum* (5-й БУ) и *S. riparium*, коэффициент корреляции прироста которых с уровнем осадков в вегетационный период имеет средние значения (от 0.342 до 0.474). *S. balticum*, *S. warnstorffii*, *S. papillosum* и *S. riparium* — топяные и полутопяной виды, произрастающие в условиях с высоким уровнем болотных вод, который зависит не только от количества выпавших осадков за вегетационный период, но и от питания подземными водами. В растительных сообществах, где произрастают эти виды, нет больших колебаний УБВ (см. табл. 1). В течение всего вегетационного периода здесь отмечается высокий уровень стояния болотных вод.

В третью группу вошли виды *S. divinum*, *S. fuscum* (БУ 1, 5) и *S. majus* со слабым коэффициентом корреляции (от 0.011 до 0.271). Прирост *S. divinum*, *S. fuscum* (БУ 1) слабо зависит от суммы осадков за вегетационный период. Это виды гидрофильно-психрофильной группы, они растут на высоких грядах и кочках, для которых характерен резко переменный режим увлажнения. Вероятно, прирост данных видов связан с поступлением влаги во время снеготаяния, на что указывают и Н. Косых с соавт. [18]. Замедление прироста кочковых видов, видимо, связано с капиллярным поднятием воды, которая весной во время снеготаяния находится близко к поверхности сфагновой дернины и этим обеспечивается интенсивный рост мхов весной и иногда прекращение летом [7, 33]. На 5-м БУ более благоприятные условия для произрастания *S. fuscum*, так как здесь наблюдается меньшее колебание уровня грунтовых вод (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова) за счет выхода подземных вод [43].

Для *S. majus*, *S. papillosum* (БУ 2), *S. fallax*, *S. obtusum* и *S. subsecundum* в разные месяцы вегетационного периода также характерна зависимость от осадков (см. табл. 3).

В выделенные нами три группы по значениям коэффициента корреляции попали виды разной экологии. Вероятно, это связано с тем, что видовая принадлежность также влияет на прирост мхов. Регрессионный анализ иллюстрирует зависимость прироста мхов от осадков за вегетационный период — детерминация R^2 варьирует у различных видов от 0.01 до 0.46 (рис. 4). Обращаем внимание на то, что, хотя мы и использовали непараметрический корреляционный анализ, для регрессионного анализа применили классическую линейную модель, построенную методом наименьших квадратов, поскольку, во-первых, данный метод не требует нормального распределения зависимых величин, во-вторых, основное предназначение данного анализа в данном случае — простая иллюстрация.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По нашим данным годичный прирост *S. riparium* за 11-летний период исследований составил от 50 до 257 мм. Эти значения прироста для *S. riparium* превышают показатели, полученные финскими исследователями в южной Финляндии на болоте Suurisuo, где его прирост колеблется от 34 до 54 мм [11]. Прирост *S. obtusum* за 24-летний период исследований — от 23 до 185 мм (см. табл. 2). И.А. Гончарова [45] в Западной Сибири отмечает усредненный линейный параметр фотосинтезирующей части *S. obtusum* от 28 до 30 мм.

Прирост *S. fallax* за 23-летний период исследований колебался от 19 до 126 мм (см. табл. 2). По данным А. Педерсена [46], в Норвегии прирост *S. fallax* составляет 147 мм.

Годичный прирост *S. subsecundum* за 22-летний период исследования колебался от 17 до 86 мм. Годичный прирост *S. majus* за 36-летний период — от 21 до 73 мм (см. табл. 2). По данным М. Илометса [47], в Северной Европе прирост *S. majus* варьирует от 15 до 54 мм, в Финляндии [11] — от 26 до 29 мм.

Годичный прирост *S. balticum* за 16-летний период исследований колебался от 8 до 84 мм (см. табл. 2). В Финляндии прирост *S. balticum* составляет 19–51 мм [48], в Эстонии — 8–36 мм [6]. В Западной Сибири прирост *S. balticum* изучали один сезон, и он составил в среднем 35 мм [21], что согласуется с нашими данными.

По нашим данным годичный прирост *S. warnstorffii* за 15-летний период исследований — от 5 до

57 мм, а прирост *S. centrale* за 16-летний период — от 3 до 35 мм (см. табл. 2).

По нашим данным прирост *S. divinum* за 16-летний период исследований колебался от 10 до 29 мм. По литературным данным в Северной Европе прирост *S. divinum* варьирует от 10 до 30 мм [49, 50], а в Западной Сибири — в среднем 17 мм [21], в Северной Европе — 25 мм [48].

Годичный прирост *S. papillosum* на 2-м БУ за 38-летний период исследований колебался от 5 до 31 мм, на 5-м БУ за 10-летний период исследований — от 3 до 10 мм. В Северной Европе, по данным М. Илометса [47], прирост *S. papillosum* варьирует от 15 до 22 мм.

Годичный прирост *S. fuscum* на 1-м БУ за 14-летний период исследований варьировал от 2 до 26 мм. В экстремальные вегетационные периоды (1979, 1980 и 1985 гг.), когда сумма осадков за вегетационный период была существенно ниже среднегогодовой нормы (316 мм), наблюдалось значительное снижение роста *S. fuscum* — 3, 6 и 2 мм соответственно. Вероятно, это связано с нарушением водоснабжения головок *S. fuscum*. Т. Lindholm [10] указывает, что осенью период роста мхов более длительный, и рост *S. fuscum* лимитируется длительностью периода с температурой воздуха выше 0°C, а А.И. Максимов [7] отмечает, что скорость роста определяется влажностью в течение этого периода. В Западной Сибири И.А. Гончарова [45] отмечает усредненный линейный параметр фотосинтезирующей части *S. fuscum* — от 15 до 18 мм. Линейный прирост *S. fuscum* на всех болотных участках составляет от 16 до 25 мм в год [21].

Годичный прирост *S. fuscum* на 5-м БУ за 10-летний период исследований колебался в среднем от 6 до 9 мм. По литературным данным годичный прирост *S. fuscum* может варьировать в Финляндии от 6 до 18 мм [11], в Северной Америке и Канаде — от 7 до 31 мм [51, 52], в Северной Европе — от 5 до 20 мм [47, 49, 50], в Западной Сибири — от 7 до 25 мм [21].

Существенный разброс величин прироста в различных районах исследований характерен для сфагновых мхов, и полученные нами данные в целом соответствуют мировым данным.

Таким образом, результаты большинства работ, посвященных изучению линейного прироста сфагновых мхов в болотах России, Северной

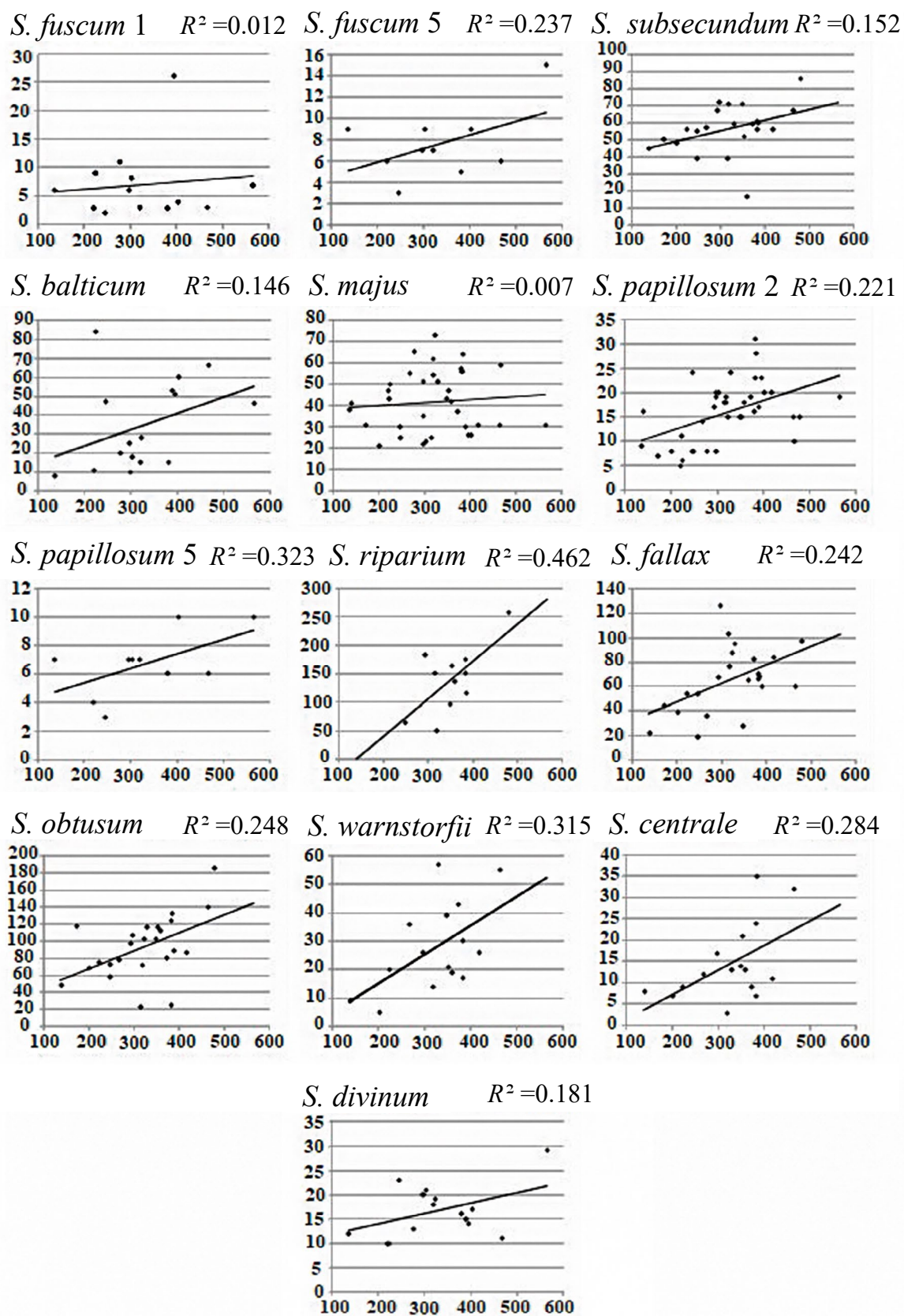


Рис. 4. Диаграммы линейной регрессии прироста изученных видов сфагновых мхов в зависимости от уровня осадков в вегетационный период. Приведены величины детерминации (мм/мм)

Европы, Канады, США и Финляндии, позволяют выделить некоторые закономерности варьирования функциональных черт сфагновых мхов, прогнозировать их поведение и выявлять их роль при изменении климата и антропогенной нагрузке [15]. Исследование зависимости их роста и продуктивности от факторов среды является актуальной задачей в рамках общей проблемы изучения отклика биоты на изменение климата [21]. Изучение роста сфагновых мхов также важно для оценки состояния экосистем, в которых они составляют значительную долю среди компонентов общей биомассы.

Наши исследования посвящены актуальной проблеме поиска зависимостей прироста сфагновых мхов от условий абиотической среды, и представленные данные могут быть востребованы для проведения сравнительного анализа и модельных построений в области факторной экологии и болотоведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании колебаний средних данных годовичного прироста в разные годы нами были выделены 3 группы сфагновых мхов: 1) самые высокие приросты (93–140 мм) имели *S. riparium*, *S. obtusum*, произрастающие в топяных участках с хорошей проточностью и в сильно обводненных понижениях; 2) средние приросты (28–65 мм) — у *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, которые произрастают в обводненных слабопроточных топях; 3) самый низкий годичный прирост (7–17 мм) — у *S. divinum*, *S. centrale*, *S. papillosum* (2-й и 5-й БУ), *S. fuscum* (1-й и 5-й БУ), произрастающих на невысоких кочках и коврах в условиях застойного увлажнения.

Корреляционный анализ влияния осадков и средней температуры на годичный прирост сфагновых мхов не показал значимой зависимости прироста мхов от температуры за вегетационный период: у *S. fuscum*, *S. obtusum* и *S. warnstorffii* в разные месяцы вегетационного периода наблюдаются отрицательные зависимости от температуры отдельных месяцев.

Осадки за вегетационный период являются главным фактором, определяющим зависимость годовичного прироста сфагновых мхов. Виды *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. subsecundum* показывают значимую зависимость годовичного прироста от осадков за вегетационный период, а у *S. divinum*, *S. fuscum*, *S. majus* значимость слабая. Проведенный регрессионный

анализ свидетельствует о зависимости прироста мхов от осадков за вегетационный период — коэффициент детерминации варьирует у различных видов от 0.01 до 0.46.

Таким образом, корреляционный и регрессионный анализы показали зависимость годовичного прироста ценопопуляций сфагновых мхов от эколого-ценотических и климатических условий, преимущественно от осадков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии КарНЦ РАН (FMEN-2022-0008 № 122031700449-3).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии КарНЦ РАН д.б.н. О.Л. Кузнецову за консультации и рекомендации при написании статьи, к.б.н. В.К. Антипину, ведущему биологу П.Н. Токареву — за составление карт, ведущему биологу Е.Л. Талбонен — за помощь в полевых исследованиях.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пьявченко Н.И., Коломыцев В.А. Влияние осушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии // Болотно-лесные системы Карелии. Л., 1980. С. 52–71.
2. Кузнецов О.Л., Грабовик С.И. Запасы и динамика углерода в фитоценозах и торфяных залежах болот Карелии // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии: Тезисы докл. III Межд. конф. Пушино, 2007. С. 42.
3. Кац Н., Кириллович М., Лебедева Н. Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа // Земледелие. 1936. № 38. С. 1–33.
4. Clymo R.S. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement // J. Ecol. 1970. V. 58. P. 13–49.
5. Clymo R.S. The growth of *Sphagnum*: some effects of environment // J. Ecol. 1973. V. 61. P. 849–869.

6. Илометс М.А. Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 279–290.
7. Максимов А.И. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. С. 170–179.
8. Грабовик С.И., Антипин В.К. Годичный прирост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. С. 195–203.
9. Moore T.R. Growth and net production on *Sphagnum* at five fen sites, subarctic eastern Canada // Can. J. Bot. 1989. V. 67. P. 1203–1207.
10. Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 67–78.
11. Lindholm T., Vasander H. Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 145–157.
12. Боч М.С., Кузьмина Е.О. Ритмика прироста и продуктивности некоторых видов рода *Sphagnum* L. в юго-западном Приладожье (Ленинградская область) // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 1–2. С. 135–142.
13. Грабовик С.И. Влияние климатических условий на годичный прирост сфагновых мхов Южной Карелии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 81–86.
14. Asada H. H., Shaltis P., Reisner A. et al. Mobile monitoring with wearable photoplethysmographic biosensors // IEEE Eng. Med. Biol. Magazine. 2003. Vol. 22. P. 28–40.
<https://doi.org/10.1109/memb.2003>
15. Gunnarsson U. Global patterns of *Sphagnum* productivity // Journal of Bryology. 2005. V. 27. P. 269–279.
<https://doi.org/10.1179/174328205X70029>
16. Robroek B.J.M., Limpens J., Breeuwer A., Schouten M.G.C. Effects of water level and temperature on performance of four *Sphagnum* mosses // Plant Ecology. 2007. V. 190. P. 97–107.
<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9193-5>
17. Грабовик С.И. Годичный прирост сфагновых мхов на болотах Карелии (Россия) // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Мат-лы 4-го Междунар. полевого симпозиума / Под ред. Титляновой А.А. и Дергачёвой М.И. Томск, 2014. С. 171–173.
18. Косых Н.П., Коронатова Н.Г., Гранат Г. Влияние температуры и осадков на линейный прирост *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* на территории Западной Сибири // Экология. 2017. № 3. С. 161–170.
19. Luken J.O. Zonation of *Sphagnum* mosses: Interactions among shoot growth, growth form, and water balance // The Briologist. 1985. V. 88. № 4. P. 374–379.
20. Robroek B.J.M., Limpens J., Breeuwer A. et al. Precipitation determines the persistence of hollow *Sphagnum* species on hummocks // Wetlands. 2007. V. 27. № 4. P. 979–986.
21. Косых Н.П., Коронатова Н.Г., Лапшина Е.Д. и др. Годичный прирост и продукция сфагновых мхов в средней тайге Западной Сибири // ДОСигИК. 2017. Т. 8. № 1 (15). С. 3–13.
22. Krebs M., Gaudig G., Joosten H. Record growth of *Sphagnum papillosum* in Georgia (Transcaucasus): rain frequency, temperature and microhabitat as key drivers in natural bogs // Mires and Peat. 2016. V. 18. Art. 4. P. 1–16.
<https://doi.org/10.19189/MaP.2015.OMB.190>
23. Granath G., Strengbom J., Rydin H. Rapid ecosystem shifts in peatlands: linking plant physiology and succession // Ecology. 2010. V. 91. № 10. P. 3047–3056.
24. Grabovik S.I., Nazarova L.E. Linear increment of *Sphagnum* mosses on Karelian mires (Russia) // Arctoa. 2013. V. 22. № 1–4. P. 23–26.
25. Beckéus I. Weather variables as predictors of *Sphagnum* growth on a bog // Holarct Ecol. 1988. V. 11. P. 146–150.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1988.tb00793.x>
26. Moore T.R., Lafleur P.M., Poon D.M.I. et al. Spring photosynthesis in a cool temperate bog // Glob. Change Biol. 2006. V. 12. P. 2323–2335.
27. Breeuwer A., Heijmans M.P.D., Robroek B.J.M., Berendse F. The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species // Oecologia. 2008. V. 156. P. 155–167.
<https://doi.org/10.1007/s00442-008-0963-8>
28. Loisel J., Gallego-Sala A.V., Yu Z. Global-scale pattern of peatland *Sphagnum* growth driven by photosynthetically active radiation and growing season length // Biogeosciences. 2012. V. 9. P. 2737–2746.
<https://doi.org/10.5194/bg-9-2737-2012>
29. Bengtsson F., Rydin H., Baltzer J.L. et al. Environmental drivers of growth in mires across the Holarctic region // J. Ecol. 2021. V. 109. № 1. P. 417–431.
<https://doi.org/10.1111/1365>
30. Грабовик С.И. Динамика годичного прироста у некоторых видов *Sphagnum* L. в различных комплексах болот Южной Карелии // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 4. С. 62–68.
31. Косых Н.П., Коронатова Н.Г. Линейный прирост и чистая первичная продукция некоторых видов сфагновых мхов Западной Сибири // Материалы Международной бриологической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Анастасии Лаврентьевны Абрамовой. Санкт-Петербург, 2015. С. 83–86.
32. Грабовик С.И., Кузнецов О.Л. Рост и продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов на естественных

- и трансформированных болотах Карелии // Труды КарНЦ РАН. Серия “Экологические исследования”. Петрозаводск, 2016. № 4. С. 59–69.
33. Грабовик С.И. Динамика продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов Южной Карелии // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 41–48.
34. Grabovik S.I. The effect of climatic conditions on the annual increment of *Sphagna* in Southern Karelia // Finnish-Karelia symposium on mire conservation and classification. Helsinki, 1995. P. 42–48.
35. Грабовик С.И., Антипин В.К. Тенденции динамики годичного прироста сфагновых мхов на болотах Юной Карелии // Научное обозрение. 2014. № 7. С. 22–27.
36. Mironov V.L., Grabovik S.I., Ignashov P.A., Kantseva L.V. Geotropic curvatures of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // Arctoa. 2016. V. 25. № 2. P. 353–363.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.25.27>
37. Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
38. Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 158 с.
39. Чесноков В.А. Влияние осушения на изменение метеорологического и гидрологического режима болот // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Кар. Фил. АН СССР, 1977. С. 19–33.
40. Погода и климат — прогнозы погоды, новости погоды, климатические данные. URL: <http://www.pogodai-klimat.ru> (дата обращения: периодически по 2023 г.).
41. Лопатин В.Д. О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1973. С. 51–62.
42. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
43. Антипин В.К. Структура болотных фаций некоторых болот южной Карелии // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1980. С. 113–135.
44. Nijp J. J., Limpens J., Metselaar K. et al. Rain events decrease boreal peatland net CO₂ uptake through reduced light availability // Global Change Biology. 2015. V. 21. P. 2309–2320.
<https://doi.org/10.1111/geb.12864>
45. Гончарова И.А. К вопросу о структуре дерновины и продуктивности сфагновых мхов на олиготрофных болотах // Сибирский экологич. журн. 2005. № 1. С. 131–134.
46. Pedersen A. Growth measurement of five *Sphagnum* species in South Norway // Norw. J. Bot. 1975. V. 22. № 4. P. 277–284.
47. Илометс М.А. Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота // Труды Печеро-Ильчского гос. заповедника. 1976. Вып. 13. С. 40–57.
48. Pakarinen P. Production and nutrition ecology of three *Sphagnum* species in south Finish raised bogs // Ann. Bot. Fenn. 1978. V. 15. № 1. P. 15–26.
49. Heijmans M.P.D., Berendse F., Arp W.J. et al. Effects of elevated carbon dioxide and increased nitrogen deposition on bog vegetation in the Netherlands // Journal of Ecology. 2001. V. 89. P. 268–279.
50. Laiho R., Ojanen P., Ilomets M. et al. Moss production in a boreal, forestry-drained peatland // Boreal Environment Research. 2011. V. 16. P. 441–449.
51. Roschfort L., Quinty F., Campeau S. et al. North American approach to the restoration of *Sphagnum* dominated peatlands // Wetlands Ecology and Management. 2003. V. 11. P. 3–20.
52. Waddington J.M., Rochefort L., Campeau S. *Sphagnum* production and decomposition in a restored cutover peatland // Wetlands Ecology and Management. 2003. V. 11. P. 85–95.

RESULTS OF LONG-TERM STUDIES OF THE ANNUAL GROWTH OF MOSSES OF THE GENUS *SPHAGNUM* L. IN THE CENTRAL TAIGA OF KARELIA

S. I. Grabovik^a, L. V. Kantserova^{a,*}, and S. R. Znamenskiy^a

^a Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,

Russia 185910 Petrozavodsk

*e-mail: Kancerova.L@mail.ru

Abstract – The studies were carried out on the territory of the Kindasovo forest-bog research station of the Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, located in the middle taiga subzone (61°48' N, 33°35' E). The experiments were carried out in the Nenazvanoe natural mesoeutrophic bog of the aapa type in seven permanent bog areas located in different ecological and coenotic conditions. The paper presents long-term results (from 10 to 38 years) of studies of the dynamics of annual growth of 11 widespread hygro- and hydrophilic species of *Sphagnum* mosses. Based on fluctuations in the average annual growth data during the years of study, the largest increases were observed for *Sphagnum riparium* (140 mm) and *S. obtusum* (93 mm), growing in heavily watered bog areas and not withstanding drying out; medium growths of *S. fallax* (65 mm), *S. subsecundum* (57 mm), *S. majus* (42 mm), *S. balticum* (36 mm), and *S. warnstorffii* (28 mm) are found in low-flow watered bogs, hollows, and on carpets; the lowest growth was shown for *S. divinum* (17 mm), *S. centrale* (15 mm), *S. papillosum* (12 mm), and *S. fuscum* (8 mm), growing on ridges, low hummocks, and carpets under conditions of sharply variable conditions hydration. A correlation analysis to study the influence of precipitation and average temperature on the annual growth of *Sphagnum* mosses did not show any significant dependence of moss growth on temperature during the growing season. For *S. fuscum*, *S. obtusum*, and *S. warnstorffii*, negative dependences on the temperature of individual months are observed in different months of the growing season. Precipitation during the growing season is the main factor determining the dependence of the annual growth of *Sphagnum* mosses. A significant dependence of annual growth on precipitation during the growing season was shown for species *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. centrale*, *S. fallax*, and *S. subsecundum*, while the significance was weak for *S. divinum*, *S. fuscum*, and *S. majus*.

Keywords: Karelia, *Sphagnum*, annual growth, mire plots

УДК 574.2+674.06

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ДРЕВОСТОЕВ В ЭКОТОНЕ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА НА ПОЛУОСТРОВЕ ЯМАЛ

© 2024 г. Н. М. Дэви^a, В. А. Бессонова^{a, b, *}, В. В. Кукарских^a, Р. М. Хантемиров^a

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

^b Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Россия 620002

Екатеринбург, ул. Мира, 19

*e-mail: bessonova-varechka@mail.ru

Поступила в редакцию 07.12.2023 г.

После доработки 19.04.2024 г.

Принята к публикации 27.04.2024 г.

Проанализированы данные о времени появления и гибели, а также о продуктивности около 1000 деревьев лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на 12 пробных площадях, заложенных в экотоне северной границы леса в долине р. Хадыта-Яха на полуострове Ямал. За последние 140 лет в пределах изучаемого экотона произошло резкое увеличение запасов и годичного прироста стволовой фитомассы древесных растений. С 1970 г. средний ежегодный прирост фитомассы увеличился в 1.2–39 раз, чему способствовал рост средней температуры воздуха июня–июля на 0.9°C. Однако на участках смешанных редколесий, подвергавшихся периодическим рубкам, это влияние незначимо.

Ключевые слова: лиственница сибирская, ель сибирская, экотон северной границы древесной растительности, продуктивность древостоев, изменения климата, антропогенный фактор, полуостров Ямал

DOI: 10.31857/S0367059724040032 EDN: BJGQLA

Изменения климата, наблюдаемые в течение последнего столетия [1], оказывают значительное влияние на биологическое разнообразие и продуктивность растительных сообществ по всему миру [2, 3]. Самые заметные изменения происходят в таких переходных зонах экосистем, как верхняя и северная границы леса [4, 5]. В данных экотонах наблюдаются быстрое вытеснение и модификация тундровой растительности [6–8] за счет увеличения площади и продуктивности лесотундровых экосистем [2, 9–11]. Поскольку деревья как эдификаторы среды способны существенно изменять состав и структуру почвы, а также оказывать большое влияние на состав и продуктивность растительных сообществ, в которых они произрастают, экспансия деревьев в тундровые сообщества, вероятно, будет иметь серьезные последствия для различных экосистемных процессов [12–15].

Для большинства арктических регионов показано значительное увеличение густоты и продуктивности сообществ с преобладанием древесной растительности [16]. Основными факторами, влияющими на процессы трансформации переходной зоны лес–тундра, являются гидротермические

условия вегетационного периода, а также периода покоя [15, 17, 18]. Помимо климата, одним из факторов, влияющим на экспансию древесной растительности, может выступать прямое или косвенное воздействие человека на рассматриваемые экосистемы. Существенными негативными факторами антропогенного характера считаются рубки [14], пожары [19], выпас домашних животных [20, 21] и промышленное загрязнение [22, 23]. При этом практически отсутствуют работы по количественной оценке антропогенного влияния на продуктивность лесотундровых древостоев.

Цель данного исследования – оценка текущих запасов и динамики среднего годичного прироста стволовой фитомассы в различных типах лесотундровых древостоев и анализ влияния климатических и антропогенных факторов, которые определяют динамику продукционных процессов на границе распространения древесной растительности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Закладку пробных площадей и сбор дендрохронологических образцов для оценки годичного

прироста фитомассы древостоев осуществляли в 2015 г. в долине р. Хадыта-Яха в экотоне северной границы леса в южной части полуострова Ямал (рис. 1). Здесь лесная растительность приурочена к долинам рек, текущих с севера на юг.

Пробные площади закладывали в четырех типах древостоя, которые выделены согласно методике, предложенной С.Г. Шиятовым [24]. Участки заложены в тундре с одиночными деревьями (среднее расстояние между деревьями 20–50 м, средняя высота деревьев ≤ 2 м), в зоне северной границы лиственничных редколесий, зоне северной границы смешанных елово-лиственничных редколесий (расстояние между деревьями в обоих случаях составляло от 7 до 20 м) и зоне сомкнутых лесов (расстояние < 7 м). В зоне редколесий и лесов заложено 11 пробных площадей размером 25×25 м и одна пробная площадь размером 4000 м^2 в тундре с одиночными деревьями (см. табл. 1).

На каждой пробной площади проведено общее геоботаническое описание. Типичная растительность на площадках представлена кустарниками и кустарничками (*Betula nana*, *Vaccinium* spp., *Empetrum nigrum*), мхами (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum* spp.), лишайниками (*Cladonia* spp. и *Flavocetraria* spp.) и травами (*Avenella*

flexuosa, *Nardus stricta*). Для оценки текущего состояния и реконструкции структуры древостоев в разные периоды XIX–XX вв. положение каждой живой особи (деревьев и элементов подроста) на пробной площади зафиксировано при помощи GPS-приемника (Garmin Oregon 650).

Также закартированы все находящиеся на пробных площадях древесные остатки. Поскольку вдоль реки проходят пути сезонной кочевки местного населения, некоторые погибшие стволы и сохранившиеся пни имели отчетливые следы рубки, информацию о которых фиксировали отдельно. В пределах границы леса на Ямале структура годичных колец в большинстве случаев нарушается только через 60–70 лет после гибели дерева [25]. Следовательно, оценивать динамику появления и отпада древесных растений в этом районе можно за продолжительное время.

Всего закартировано и описано 942 особи двух древесных видов – лиственницы сибирской и ели сибирской. У каждой особи измерены высота ствола, диаметры ствола у основания и на высоте 1.3 м, а также проекции кроны в двух направлениях. Деревья высотой более 5 м оценивали с помощью цифрового дальномера (TruPulse 200B, точность измерения 0.3 м), а для низких деревьев

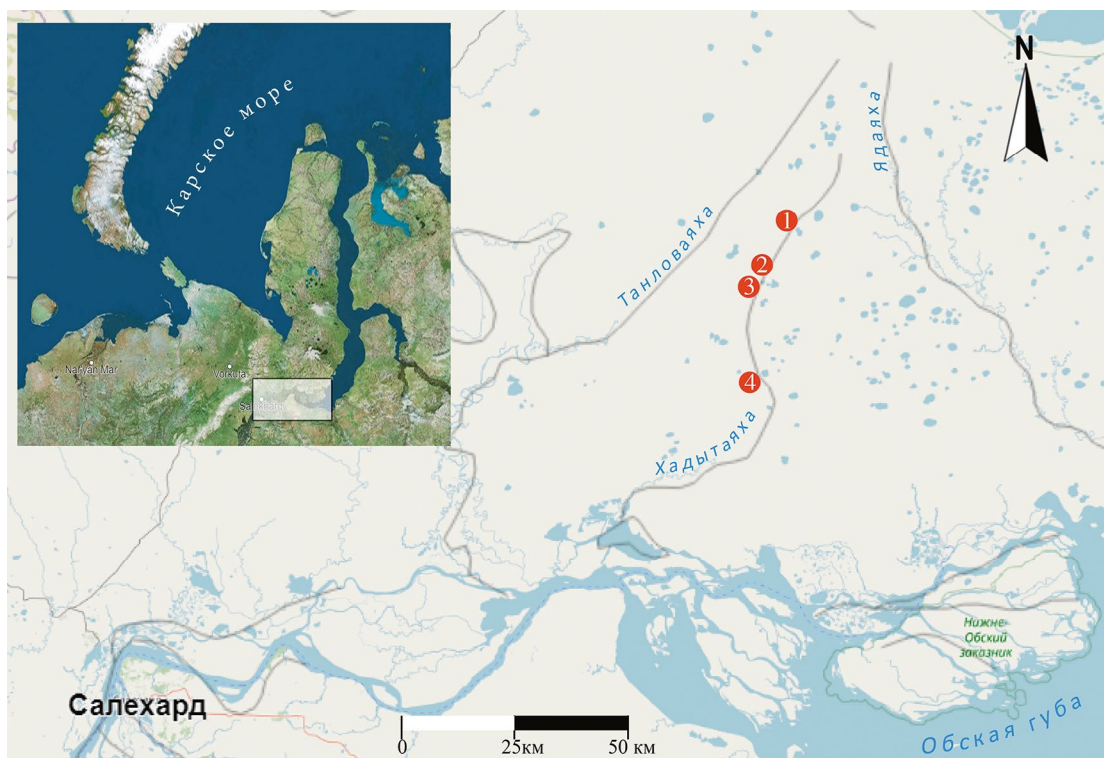


Рис. 1. Карта района исследований с расположением пробных площадей: 1 – тундра с одиночными деревьями; 2 – северная граница лиственничных редколесий; 3 – северная граница смешанных редколесий; 4 – северная граница сомкнутых лесов.

использовали телескопическую линейку (точность измерения 0.05 м). Периметр ствола и проекции кроны измеряли с помощью измерительной ленты (точность измерения 0.5 см). Измерение глубины сезонно-талого слоя проведено мерзлотным шупом в 10–25-кратной повторности в каждом типе древостоя (табл. 1).

Для определения календарного времени появления деревьев каждая особь с диаметром ствола более 2–3 см была пробурена при помощи 5-миллиметрового возрастного бурава (Haglöf, Швеция) на высоте до 0.1 м от поверхности земли. Более мелкие особи, а также остатки погибших деревьев спиливали на уровне земли при помощи бензопилы.

Диски и керны, предварительно наклеенные на деревянные подложки, были зачищены лезвиями бритвы и забелены зубным порошком, чтобы увеличить контрастность границ древесных колец. Диски и керны измеряли в соответствии со стандартными дендрохронологическими методиками [26, 27], ширину годовых колец — с помощью полуавтоматического измерительного комплекса Lintab 5 (LINTAB, F. Rinn SA, Гейдельберг, Германия), состоящего из бинокулярного микроскопа и движущегося измерительного столика, соединенного с персональным компьютером. Измерения проведены с точностью до 0.01 мм.

Все образцы измерены и визуально перекрестно датированы в программе TSAP. Качество датировки проверено с помощью программы COFESNA [28] путем сопоставления индивидуальных хронологий с региональной древесно-кольцевой хронологией [29].

Реконструкция исторических диаметров стволов произведена на основании измерений годовых колец деревьев с учетом геометрических соотношений различных радиусов и возможного эксцентриситета [30].

Запасы фитомассы древесного яруса рассчитывали на основе аллометрических зависимостей между диаметром у основания ствола и весом абсолютно сухого вещества в биомассе стволов [11]. Расчет производили отдельно для каждой особи, затем полученные данные суммировали для каждой пробной площади и вычисляли среднее значение для каждого типа древостоя. Для самого северного участка использовали средние значения для всех деревьев на единственной пробной площади.

Стандартизация индивидуальных хронологий для оценки темпов изменения среднего радиального прироста проведена методом “региональной кривой” [31, 32]. Данный метод позволяет сохранять долгопериодические тенденции прироста и широко используется для выявления трендов в изменении средней ширины годовых колец во времени [29, 33, 34].

Оценка силы связи между продуктивностью древостоев, средними индексами радиального прироста деревьев и климатическими переменными проведена методом ранговой корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура и динамика древостоев. Самые северные древостои в тундре с одиночными деревьями

Таблица 1. Характеристика различных типов древостоя

Характеристика	Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
		лиственных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
Количество пробных площадей	1	2	4	5
Исследованная площадь, га	0.4	0.125	0.250	0.313
Густота древостоя, стволов/га	159	2976	1408	634
Соотношение пород <i>Larix</i> / <i>Picea</i> , %	100/0	100/0	24/76	95/5
Процент погибших стволов/ из них со следами рубки	3/3	16/10	9/4	30/13
Глубина сезонно-талого слоя (среднее $\pm$ SE), м	0.83 $\pm$ 0.04	0.74 $\pm$ 0.04	0.89 $\pm$ 0.04	0.97 $\pm$ 0.07

и в зоне редколесий сформированы лиственницей. Самые северные ели произрастают на 15 км южнее, в зоне северной границы смешанных редколесий, где являются преобладающим видом (до 76% от общего состава древостоя).

В тундре с одиночными деревьями и в лиственничных редколесьях отмечено большое количество многоствольных куртин лиственницы (33 и 57% от общего количества деревьев соответственно). Это связано с крайне суровыми условиями окружающей среды в пограничных с тундрой местобитаниях и необходимостью древесных растений к ним адаптироваться [35, 36].

Подробный анализ состава, возрастной и морфологической структуры древостоев, приведенный в работе В.А. Бессоновой с соавт. [37], показывал, что на северной границе леса в пределах речной долины Хадыта-Яха происходят активное возобновление и расселение древесной растительности на участках, занятых до середины XIX в. тундровыми сообществами. Динамические процессы наиболее выражены в зоне редколесий, где с середины XX в. произошло резкое увеличение густоты древостоев.

Запасы и прирост стволовой фитомассы. На основании данных полного перечета особей на пробных площадях и анализа ширины годичных колец были вычислены запасы фитомассы древесного яруса на единицу площади для нескольких временных срезов (1900, 1950, 2000 и 2014 гг.) (табл. 2).

Наблюдается закономерное увеличение текущих запасов фитомассы от тундры с одиночными

деревьями к сомкнутому лесу. Несмотря на то, что в тундре с одиночными деревьями текущие запасы и средний годичный прирост фитомассы являются наименьшими из всех исследованных древостоев, за последние 50 лет запасы надземной фитомассы здесь увеличились в 22.4 раза. Для северной границы лиственничных редколесий также характерен более чем 20-кратный рост запасов фитомассы с 1970-х г. В то же время для северной границы смешанных редколесий и сомкнутых лесов, несмотря на высокий ежегодный прирост фитомассы, общие запасы надземной фитомассы выросли за 50 лет всего в 1.4–2.4 раза.

Антропогенное влияние на продуктивность древостоев. Изменения среднего годичного прироста деревьев и появление новых особей в древостоях считаются индикаторами роста темпов годичной продукции. Однако не менее важный процесс, влияющий на продуктивность древостоев, – отпад стволов [38, 39]. Годичные величины продукции в ненарушенных древостоях всегда больше нуля, даже в самые климатически неблагоприятные годы. Естественный отпад стволов может снижать ежегодный прирост фитомассы, но годичная продукция все равно будет иметь положительное значение [40]. Отрицательные значения годичного прироста биомассы древостоя возможны только при катастрофическом или антропогенном воздействии. В пределах исследованного нами экотона подобного рода события отмечались на участках чистых и смешанных редколесий, а также на северной границе сомкнутых лесов: в чистых лиственничных редколесьях – в 1924, 1936, 1945, 1955, 1957, 1958, 1961, 1991 и 1997 гг.; в смешанных

Таблица 2. Запасы надземной фитомассы и динамика продукции фитомассы в исследуемых типах древостоя

Год	Запас надземной фитомассы, т/га			
	Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
		лиственничных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
1900	0.005	0.002	1.136	0.494
1950	0.016	0.060	2.614	2.505
2000	0.571	2.329	3.353	7.474
2014	1.266	4.864	3.566	9.503
Период	Средний ежегодный прирост фитомассы, т/га в год			
1900–2014 гг.	0.011	0.042	0.021	0.078
1900–1970 гг.	0.001	0.003	0.020	0.049
1970–2014 гг.	0.027	0.103	0.024	0.124
Увеличение запаса надземной фитомассы с 1970 г. по 2014 г., раз	22.4	21.7	1.4	2.4

редколесьях — в 1884, 1891, 1905, 1948, 1966, 1968, 1974, 2001, 2003 и 2005 гг.; на северной границе сомкнутых лесов — в 1956, 1999, 2002, 2003, 2004, 2009 и 2014 гг. (рис. 2).

Почти полное отсутствие совпадений в годах наблюдаемого явления в различных типах древостоя свидетельствует о его локальном характере. Дендрохронологические датировки остатков погибших деревьев и анализ дневниковых записей показали, что большая их часть может являться результатом массовых рубок в данные годы (см. рис. 2). Следует отметить, что исследуемые участки находятся на пути сезонного прогона северного оленя, и местное население использует древесину лиственницы и ели в хозяйственных целях [41].

Поскольку процесс изъятия стволов из древостоя (рубки) можно отнести к негативным факторам, влияющим на накопление фитомассы, мы попытались оценить его влияние на связь между ежегодным приростом фитомассы и основной

переменной, определяющей ее накопление, — климатом, а также индикаторами ее изменения — средним годичным радиальным приростом деревьев и изменением густоты древостоев.

Динамика климата и радиального прироста. Согласно данным метеостанции г. Салехарда, в районе исследования за последние 140 лет средняя температура воздуха в июне—июле увеличилась на 3.3 °С, количество осадков — на 24 мм (с 96 до 120 мм) (рис. 3). Повышение средней температуры воздуха летних месяцев при достаточном количестве осадков положительно влияет на интенсивность физиологических процессов в древесных растениях и, как следствие, продвижение границы леса на север [5, 9, 42], а также приводит к значительному приросту биомассы [10, 11, 43].

Во всех типах древостоя наблюдается увеличение ширины радиального прироста деревьев (рис. 4) и, как следствие, ежегодного прироста фитомассы. Для лиственницы сибирской тенденция к росту

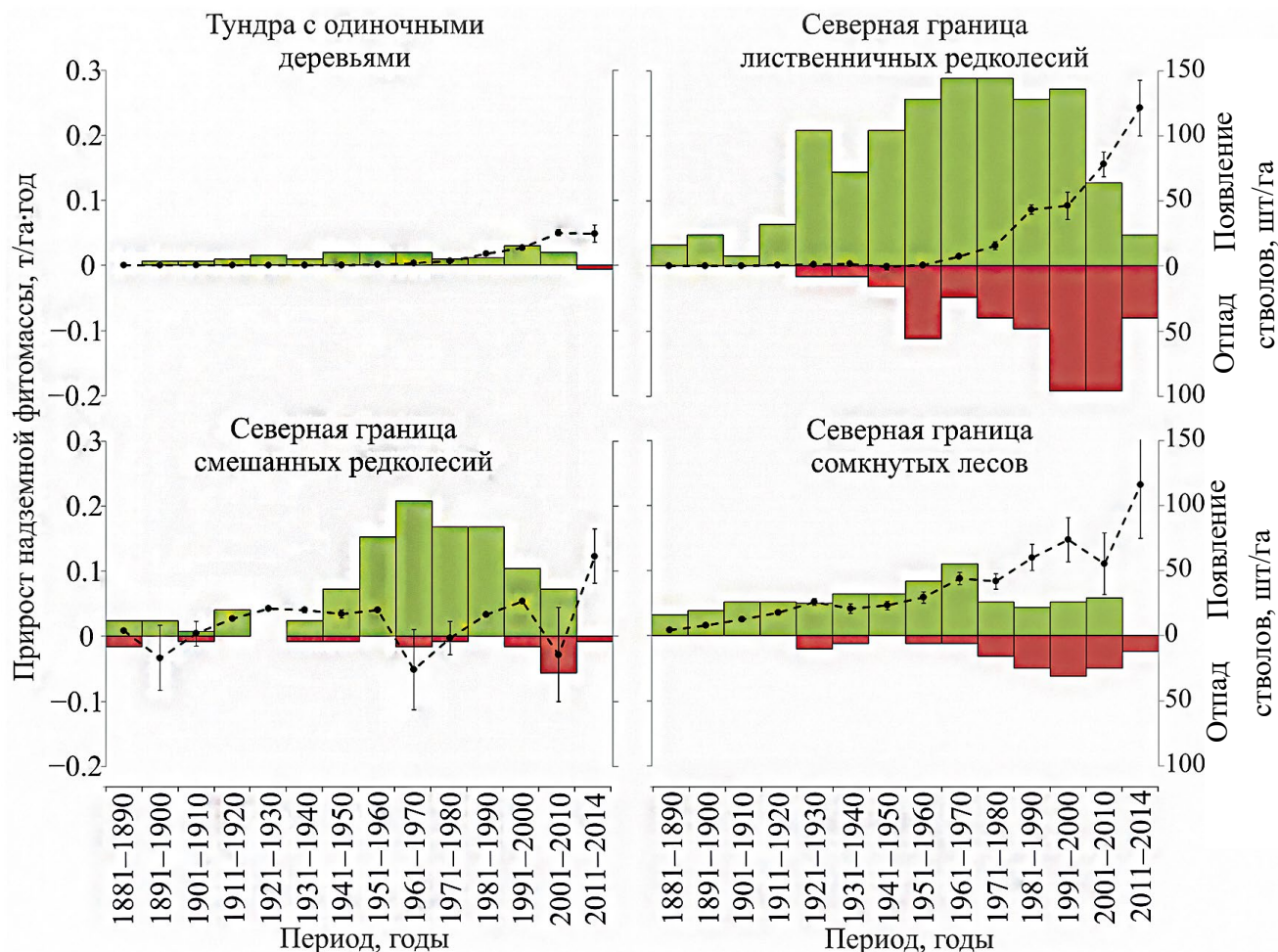


Рис. 2. Влияние смертности на продуктивность (пунктирная линия) в пределах разных типов древостоя. Цветными столбиками показано появление (зеленый цвет) и отпад (красный цвет) стволов в древостоях.

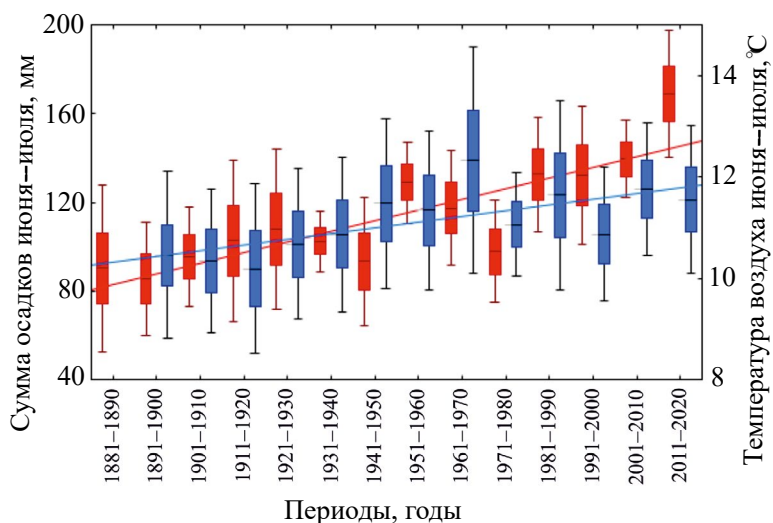


Рис. 3. Динамика температуры воздуха (красный цвет) и суммы осадков (синий цвет) в июне–июле по данным метеостанции г. Салехарда за период с 1881 г. по 2020 г.

средних индексов ширины радиального прироста характерна для всех типов древостоя, а средний радиальный прирост ели практически не изменяется в пределах северной границы смешанных редколесий и резко увеличивается на северной границе сомкнутых лесов после 1950-х годов XX в.

Дендроклиматический анализ. Анализ корреляции между ежегодным приростом фитомассы и основными климатическими переменными показал, что наибольшая связь для всех типов древостоя наблюдается с температурой воздуха июня–июля (табл. 3). В отдельных типах древостоя (тундра с одиночными деревьями и северная граница редколесий) установлена слабая корреляционная связь с температурами мая и марта. При этом количество

осадков как в период роста, так и в период покоя не оказывает влияния на изменение запасов биомассы.

Несмотря на сходное температурное лимитирование радиального роста деревьев в пределах всего экотона, биомасса и продуктивность значительно различались в каждом исследованном типе древостоя. Это связано в первую очередь с различиями в динамике густоты древостоев, а также с вмешательством антропогенного фактора в естественную динамику. Многократное увеличение запасов надземной фитомассы и средних значений ее ежегодного прироста обнаружено во всех типах древостоя в течение XX в. По нашему мнению, это обусловлено снижением температурного ограничения роста деревьев вследствие увеличения средней

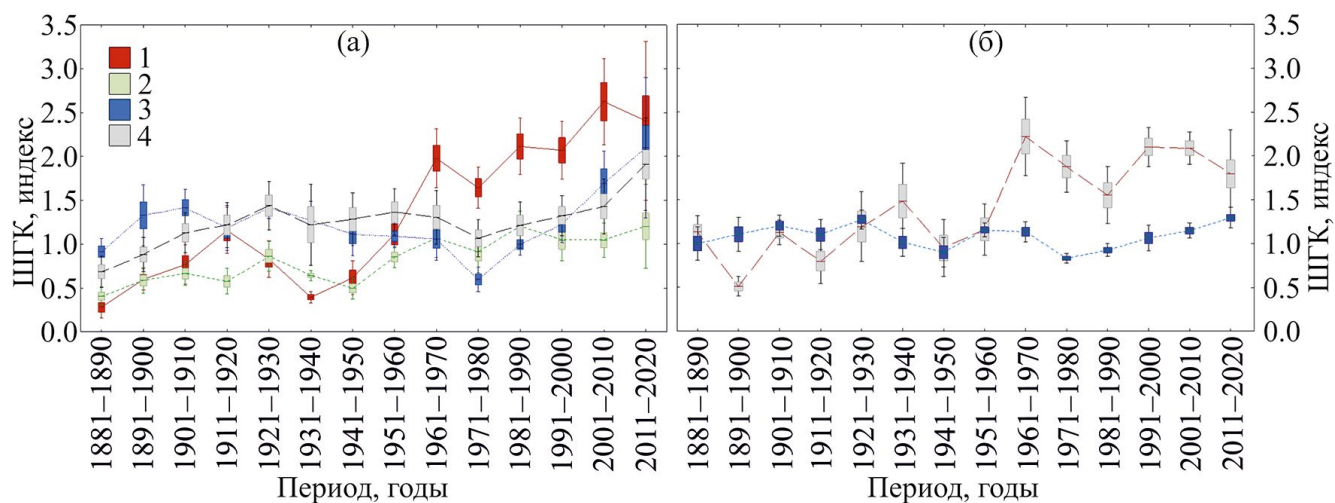


Рис. 4. Динамика индексов радиального прироста (ШГК) лиственницы сибирской (а) и ели сибирской (б), усредненных по десятилетиям: 1 – тундра с одиночными деревьями; 2 – северная граница лиственничных редколесий; 3 – северная граница смешанных редколесий; 4 – северная граница сомкнутых лесов. Приведены средние, ошибки среднего и 0.95%-ные доверительные интервалы.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена между годичным приростом фитомассы (т/га в год) и температурой воздуха для периода с 1883 г. по 2014 г.

Месяцы		Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
			лиственничных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
Предшест- вующий год	Сентябрь	0.10	0.13	0.16	0.15
	Октябрь	0.19	0.20	0.22	0.13
	Ноябрь	0.05	0.18	0.14	0.07
	Декабрь	0.17	0.05	0.13	0.13
Текущий год	Январь	0.03	0.02	0.22	0.17
	Февраль	–0.10	0.01	0.02	0.04
	Март	0.25	0.25	0.13	0.10
	Апрель	0.19	0.09	0.11	0.21
	Май	0.28	0.18	0.12	0.24
	Июнь	0.40	0.32	0.37	0.39
	Июль	0.31	0.28	0.28	0.37
	Август	0.03	0.05	0.00	0.09
Комплексный показатель	Июнь–июль	0.46	0.37	0.41	0.49
	Июнь–август	0.39	0.32	0.35	0.44
	Сентябрь–май	0.29	0.27	0.30	0.28

Примечание. Жирным шрифтом обозначены значимые коэффициенты корреляции при $p < 0.01$.

температуры воздуха вегетационного периода и его продолжительности.

Наибольшее увеличение запасов надземной фитомассы в последние десятилетия (до 22.4 раза) наблюдается в пограничных с тундрой древостоях (в тундре с одиночными деревьями и лиственничных редколесьях). Однако механизм роста на этих участках разный. В тундре с одиночными деревьями увеличение надземной фитомассы произошло главным образом за счет роста в 1.5 раза среднего прироста по диаметру (см. рис. 4а), в то время как в лиственничных редколесьях значительную роль сыграло появление новых деревьев (см. рис. 2). В частности, увеличение увлажненности исследуемой территории привело к массовому появлению и лучшей выживаемости семян [37].

Наименьшее изменение запасов фитомассы, наблюдаемое в смешанных древостоях, связано с двумя основными факторами – особенностями видового состава и наиболее частыми и интенсивными рубками, зафиксированными на данном участке. В составе древостоя преобладает ель сибирская (до 76%), которая менее устойчива

к экстремальным климатическим факторам по сравнению с лиственницей сибирской [44, 45]. Для ели также отмечены более низкие значения среднего радиального прироста стволов (см. рис. 4). Это согласуется с данными по другим лесотундровым экотонам Урала и Сибири. Так, в работе А.А. Кнорре с соавт. [46] показано, что в смешанных лесных насаждениях в лесотундровом экотоне Центральной Сибири ширина древесных колец у лиственницы примерно на 60% больше, чем у ели. Также в смешанных редколесьях из 14 проанализированных десятилетий в четырех средний годичный прирост фитомассы был ниже нуля, что, безусловно, сказалось на значениях реконструированных запасов стволовой фитомассы и привело к изменению связей между накоплением фитомассы в этих древостоях с основными параметрами, определяющими продуктивность (табл. 4).

Поскольку приращение надземной фитомассы есть функция радиального прироста, то в древостоях со слабым антропогенным влиянием связь прироста фитомассы со средней шириной радиального годичного прироста деревьев крайне высока ($r = 0.91–0.99$).

Таблица 4. Коэффициенты корреляции средних значений прироста фитомассы (т/га в год) со средней шириной годовичных колец и средними температурами июня–июля 1883–2014 гг. (по десятилетиям)

Период	Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
		лиственничных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
Ширина годичного прироста				
Все десятилетия / десятилетия без массовых рубок	0.98 / 0.98	0.91 / 0.98	0.22 / 0.66	0.99 / 0.99
Появление новых стволов				
Все десятилетия / десятилетия без массовых рубок	0.45 / 0.45	0.38 / 0.47	−0.34 / −0.10	0.07 / 0.07
Средняя температура воздуха июня—июля				
Все десятилетия / десятилетия без массовых рубок	0.89 / 0.89	0.87 / 0.85	0.40 / 0.68	0.89 / 0.89
Кол-во исключенных десятилетий	0	1	4	0

Примечание. Жирным шрифтом обозначены значимые коэффициенты корреляции при $p < 0.05$.

Кроме того, на ненарушенных и слабонарушенных участках наблюдается высокая положительная корреляция ежегодного прироста фитомассы с температурами воздуха июня–июля.

Для северной границы смешанных редколесий связь между указанными параметрами становится значимой только при исключении десятилетий, в которые отмечены интенсивные рубки. Связь продуктивности как с термическим режимом, так и с величиной прироста по диаметру возрастает в 1.7–3 раза.

Полученные нами данные, касающиеся естественной динамики продуктивности древостоев, согласуются с результатами исследований, проведенных ранее на границе леса в различных районах Субарктики, и свидетельствуют о климатически обусловленном повышении продуктивности лесов во второй половине XX в. [11, 47–52].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, несмотря на значительное увеличение продуктивности лесотундровых сообществ в экотоне северной границы леса на Южном Ямале за последние 140 лет, связанного с изменениями основных климатических параметров, в отдельных типах древостоя антропогенный фактор оказывал существенное влияние на приращение биомассы и силу связи данного параметра с динамикой ра-

диального прироста деревьев и климатом. Наши результаты по ослаблению связи годовичного прироста фитомассы с радиальным приростом деревьев и климатом вследствие массовых рубок можно считать оригинальными.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 21-14-00330.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.Ю. Суркову и И.А. Суркову за помощь в сборе полевого материала.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental

- Panel on Climate Change. Eds. Team C.W., Pachauri R.K., Meyer L.A. IPCC, 2014. 151 p.
2. *Walther G.R., Post E., Convey P.* et al. Ecological responses to recent climate change // *Nature*. 2002. V. 416. № 6879. P. 389–395.
<https://doi.org/10.1038/416389a>
 3. *Parmesan C., Yohe G.* A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature* // 2003. V. 421. № 6918. P. 37–42.
<https://doi.org/10.1038/nature01286>
 4. *Wieser G.* Alpine and polar treelines in a changing environment // *Forests*. 2020. V. 11. Art. 254.
<https://doi.org/10.3390/f11030254>
 5. *Körner C.* Alpine treelines / *Alpine plant life*. Berlin: Springer, 2012. P. 77–100.
<https://doi.org/10.1007/978-3-0348-0396-0>
 6. *Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S.* et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. № 10. P. 1040–1049.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
 7. *Paulsen J., Körner C.* A climate-based model to predict potential treeline position around the globe // *Alpine Botany*. 2014. V. 124. № 1. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1007/s00035-014-0124-0>
 8. *Barbeito I., Dawes M.A., Rixen C.* et al. Factors driving mortality and growth at treeline: a 30-year experiment of 92 000 conifers // *Ecology*. 2012. V. 93. № 2. P. 389–401.
<https://doi.org/10.1890/11-0384.1>
 9. *Grace J., Berninger F., Nagy L.* Impacts of climate change on the tree line // *Annals of Botany*. 2002. V. 90. № 4. P. 537–544.
<https://doi.org/10.1093/AOB/MCF222>
 10. *Moiseev P.A., Hagedorn F., Balakin D.S.* et al. Stand biomass at treeline ecotone in Russian subarctic mountains is primarily related to species composition but its dynamics driven by improvement of climatic conditions // *Forests*. 2022. V. 13. № 2. Art. 254.
<https://doi.org/10.3390/F13020254>
 11. *Devi N.M., Kukarskih V.V., Galimova A.A.* et al. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains // *Forest Ecosystems*. 2020. V. 7. № 1. Art. 7.
<https://doi.org/10.1186/s40663-020-0216-9>
 12. *Greenwood S., Jump A.* Consequences of treeline shifts for the diversity and function of high altitude ecosystems // *Arctic Antarctic and Alpine Research*. 2014. V. 46. P. 829–840.
<https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.829>
 13. *Pecl G.T., Araújo M.B., Bell J.D.* et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being // *Science*. 2017. V. 355. № 6332. Art. eaai9214.
<https://doi.org/10.1126/science.aai9214>
 14. *Holtmeier F.-K.* Mountain Timberlines. Netherlands: Springer, 2009. V. 36. 438 p.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9705-8>
 15. *Holtmeier F.K., Broll G.* Altitudinal and polar treelines in the northern hemisphere causes and response to climate change // *Polarforschung*. 2009. V. 79. № 3. P. 139–153.
 16. *Davis E.L., Brown R., Daniels L.* et al. Regional variability in the response of alpine treelines to climate change // *Climatic Change*. 2020. V. 162. № 3. P. 1365–1384.
<https://doi.org/10.1007/s10584-020-02743-0>
 17. *Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S.* et al. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // *Global Change Biology*. 2014. V. 20. № 11. P. 3530–3543.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12613>
 18. *Kukarskih V.V., Devi N.M., Moiseev P.A.* et al. Latitudinal and temporal shifts in the radial growth-climate response of Siberian larch in the Polar Urals // *Journal of Mountain Science*. 2018. V. 15. № 4. P. 722–729.
<https://doi.org/10.1007/s11629-017-4755-7>
 19. *Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Im S.T.* et al. Wildfires in the Siberian Arctic // *Fire*. 2022. V. 5. № 4. Art. 106.
<https://doi.org/10.3390/fire5040106>
 20. *Stark S., Horstkotte T., Kumpula J.* et al. The ecosystem effects of reindeer (*Rangifer tarandus*) in northern Fennoscandia: Past, present and future // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2023. V. 58. Art. 125716.
<https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2022.125716>
 21. *Speed J.D.M., Austrheim G., Hester A.J.* et al. Growth limitation of mountain birch caused by sheep browsing at the altitudinal treeline // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 261. № 7. P. 1344–1352.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2011.01.017>
 22. *Kirdyanov A.V., Krusic P.J., Shishov V.V.* et al. Ecological and conceptual consequences of Arctic pollution // *Ecology Letters*. 2020. V. 23. № 12. P. 1827–1837.
<https://doi.org/10.1111/ele.13611>
 23. *Kharuk V.I., Petrov I.A., Im S.T.* et al. Pollution and climatic influence on trees in the Siberian Arctic wetlands // *Water*. 2023. V. 15. № 2. Art. 215.
<https://doi.org/10.3390/W15020215>
 24. *Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // *Лесоведение*. 2007. № 6. P. 11–22.
 25. *Hantemirov R.M., Surkov A.Y., Gorlanova L.A.* Climate changes and overstory recruitment of larch at the northern timberline in the Yamal Peninsula // *Russ. J. of Ecology*. 2008. V. 39. № 5. P. 305–309.
<https://doi.org/10.1134/S1067413608050019>
 26. *Rinn F.* Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg, Germany: Bierhelderweg 20, D-69126, 1996. 263 p.

27. *Шиятов С.Г., Ваганов А.В., Кирдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
28. *Grissino-Mayer H.D.* Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFESCHA//Tree-Ring Research. 2001. V. 57. № 2. P. 205–221.
29. *Briffa K.R., Melvin T.M., Osborn T.J.* et al. Reassessing the evidence for tree-growth and inferred temperature change during the Common Era in Yamalia, northwest Siberia // Quaternary Science Reviews. 2013. V. 72. P. 83–107. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.04.008>
30. *Bakker J.D.* A new, proportional method for reconstructing historical tree diameters // Canadian J. of Forest Research. 2005. V. 35. № 10. P. 2515–2520. <https://doi.org/10.1139/x05-136>
31. *Becker M., Bert D., Bouchon J.* et al. Long-term changes in forest productivity in northeastern France: the dendroecological approach // Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. 1995. P. 143–156. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79535-0_5
32. *Briffa K.R., Jones P.D., Schweingruber F.H.* et al. Tree-ring variables as proxy-climate indicators: Problems with low-frequency signals // Climatic Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years. 1996. V. 41. P. 9–41. https://doi.org/10.1007/978-3-642-61113-1_2
33. *Wilson R.J.S., Luckman B.H., Esper J.* A 500 year dendroclimatic reconstruction of spring-summer precipitation from the lower Bavarian Forest region, Germany // International J. of Climatology. 2005. V. 25. № 5. P. 611–630. <https://doi.org/10.1002/JOC.1150>
34. *Boisvenue C., Running S.W.* Impacts of climate change on natural forest productivity – Evidence since the middle of the 20th century // Global Change Biology. 2006. V. 12. № 5. P. 862–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
35. *Mazepa V.S., Devi N.M.* Development of multistemmed life forms of Siberian larch as an indicator of climate change in the timberline ecotone of the Polar Urals // Russ. J. of Ecology. 2007. V. 38. № 6. P. 440–443. <https://doi.org/10.1134/S1067413607060112>
36. *Devi N., Hagedorn F., Moiseev P.* et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century // Global Change Biology. 2008. V. 14. № 7. P. 1581–1591. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x>
37. *Бессонова В.А. Кукарских В.В., Дэви Н.М.* и др. Влияние климата на возрастную структуру древостоев в экотоне северной границы леса на полуострове Ямал // Лесотехнический журнал. 2023. Т. 13. № 4(52). Ч. 2. С. 5–22. <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/14>
38. *Gower S.T., McMurtrie R.E., Murty D.* Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. // Trends in Ecology & Evolution. 1996. V. 11. № 9. P. 378–382.
39. *Pan Y., Birdsey R.A., Phillips O.L.* et al. The structure, distribution, and biomass of the world's forests // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2013. V. 44. № 1. P. 593–622. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>
40. *Швиденко А.З., Щенащенко Д.Г., Нильсон С., Булуй Ю.И.* Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии: нормативно-справочные материалы. М.: Федеральное агентство лесного хозяйства Министерства сельского хозяйства Российской Федерации, 2008. 886 с.
41. *Квашнин Ю.Н.* Оленеводство сибирских тундровых ненцев // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2006. Т. 6. С. 200–223.
42. *Keane R.E., Mahalovich M.F., Bollenbacher B.L.* et al. Effects of climate change on forest vegetation in the northern rockies // Climate Change and Rocky Mountain Ecosystems. 2018. V. 63. P. 59–95. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56928-4_5
43. *Kirdyanov A.V., Hagedorn F., Knorre A.A.* et al. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // Boreas. 2012. V. 41. № 1. P. 56–67. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x>
44. *Ols C., Hervé J.-C., Bontemps J.-D.* Recent growth trends of conifers across Western Europe are controlled by thermal and water constraints and favored by forest heterogeneity // Science of the Total Environment. 2020. V. 742. Art. 140453. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140453>
45. *Benowicz A., Krakowski J., Rweyongeza D.* Growth and survival of Siberian larch in Alberta at the species, population, and family levels // Canadian Journal of Forest Research. 2019. V. 49. № 9. P. 1042–1051. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0014>
46. *Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Vaganov E.A.* Climatically induced interannual variability in aboveground production in forest-tundra and northern taiga of central Siberia // Oecologia. 2006. V. 147. № 1. P. 86–95. <https://doi.org/10.1007/S00442-005-0248-4>
47. *Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Vyukhin S.O.* et al. Upward treeline shifts in two regions of Subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions // Forests. 2022. V. 13. № 2. Art. 174. <https://doi.org/10.3390/F13020174/S1>
48. *Mazepa V.S.* Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains // Canadian J. of Forest Research. 2005. V. 35. № 9. P. 2082–2091. <https://doi.org/10.1139/x05-111>

49. *Hagedorn F., Dawes M.A., Bubnov M.O. et al.* Latitudinal decline in stand biomass and productivity at the elevational treeline in the Ural mountains despite a common thermal growth limit // *Journal of Biogeography*. 2020. V. 47. № 8. P. 1827–1842. <https://doi.org/10.1111/JBI.13867>
50. *Myneni R.B., Keeling C., Tucker C. et al.* Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991 // *Nature*. 1997. V. 386. № 6626. P. 698–702. <https://doi.org/10.1038/386698a0>
51. *Houghton R.A.* Aboveground forest biomass and the global carbon balance // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. № 6. P. 945–958. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00955.x>
52. *Bunn A.G., Goetz S.J., Kimball J.S. et al.* Northern high-latitude ecosystems respond to climate change // *Eos, Transactions American Geophysical Union*. 2007. V. 88. № 34. P. 333–335. <https://doi.org/10.1029/2007EO340001>

THE INFLUENCE OF CLIMATIC AND ANTHROPOGENIC FACTORS ON THE PRODUCTIVITY OF FOREST STANDS IN THE ECOTONE OF THE NORTHERN TREELINE ON THE YAMAL PENINSULA

N. M. Devi^a, V. A. Bessonova^{a, b, *}, V. V. Kukarskih^a, and R. M. Hantemirov^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 620144, Yekaterinburg, Russia*

^b*Ural Federal University, 620002, Yekaterinburg, Russia*

**e-mail: bessonova-varechka@mail.ru*

Abstract — On 12 sample plots established in the ecotone of the northern forest boundary in the Khadyta-Yakha River valley on the Yamal Peninsula, time of emergence and death, as well as productivity of about 1000 Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) and Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) trees were analyzed. Over the last 140 years, there has been a sharp increase in the stocks and annual growth of stem phytomass of woody plants within the studied ecotone. Since the 1970s, the average annual growth of phytomass has been increased by 1.2–39 times, which was facilitated by a 0.9°C increase in average June–July air temperature. However, this effect is insignificant in areas of mixed open forests subjected to periodic logging.

Keywords: Siberian larch, siberian spruce, ecotone of the northern treeline, productivity of forest stands, climate change, anthropogenic factor, Yamal Peninsula

УДК 631.48:574.4

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ПОВРЕЖДЕНИЕ СТАРОВОЗРАСТНОГО ЮЖНОТАЕЖНОГО ДРЕВОСТОЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ КАТАСТРОФИЧЕСКОГО ВЕТРОВАЛА, НА ОСНОВЕ ДИСТАНЦИОННЫХ И ОБЪЕДИНЕННЫХ ДАННЫХ

© 2024 г. Н. В. Иванова^{a, *}, М. П. Шашков^b, А. В. Лебедев^{c, d}, В. Н. Шанин^e

^a Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, Россия
142290 Пущино, ул. проф. Виткевича, 1

^b Карагандинский университет им. акад. Е.А. Букетова, Казахстан 100028 Караганда,
ул. Университетская, 28, к. 3

^c Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Россия 127434
Москва, ул. Тимирязевская, 49

^d Государственный заповедник “Кологривский лес”, Россия 157440 Кологрив,
ул. Некрасова, 48

^e Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное
подразделение ФИЦ “Пущинский научный центр биологических исследований РАН”, Россия 142290
Пущино, ул. Институтская, 2, к. 2

*e-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

Поступила в редакцию 16.01.2023 г.

После доработки 07.04.2024 г.

Принята к публикации 12.04.2024 г.

Исследованы последствия массового (катастрофического) ветровала в малонарушенном массиве южнотаежных ельников заповедника “Кологривский лес”. Степень повреждения древостоев была оценена путем дешифрирования космических снимков Sentinel-2. Для количественного анализа факторов, влияющих на наличие ветровальных повреждений, использовали данные портала GBIF, глобальные модели высот местности SRTM и высот древостоев. Выявлено, что ветровалами повреждены древостои на площади 277.9 га (40.5% всего массива). Результаты анализа моделей высот и регрессионных моделей показали, что более подвержены ветровалу еловые древостои, а также древостои большей высоты или произрастающие на больших высотах на местности.

Ключевые слова: заповедник “Кологривский лес”, GBIF, SRTM, CHM, Sentinel-2, NDWA-8a

DOI: 10.31857/S0367059724040043 **EDN:** BIVKVE

Массовые ветровалы оказывают значительное влияние на структуру и сукцессионную динамику лесных экосистем [1, 2]. Из-за глобальных изменений климата частота таких катастрофических явлений возрастает [3], что обуславливает актуальность исследований в этой области. Наземные обследования поврежденных ветровалом участков часто затруднительны или невозможны, поэтому для выявления и оценки площади ветровальных повреждений в основном применяются дистанционные методы. В последние годы благодаря доступности космических снимков высокого разрешения, данных радарной и лазерной съемки, а также развитию методов их обработки в этом направлении достигнуты значительные успехи [4–7].

Не менее важной задачей является количественный анализ факторов, влияющих на характер и степень ветровальных нарушений. Однако на практике данные о состоянии древостоев до ветровала весьма ограничены или отсутствуют, что делает невозможным применение методов количественного анализа. Мы считаем, что для решения этой проблемы перспективно использование тематических массивов открытых данных, созданных на основе дистанционных и (или) наземных измерений. Такие данные широко применяются для выявления значимых предикторов в задачах моделирования потенциальных ареалов видов [8], а также представляют большой интерес для оценки состояния древостоев до катастрофических нарушений. Для анализа доступны тематические

массивы данных почвенных характеристик [9, 10], лесной фитомассы [11], различные модели высот [12–14] и другие. Многие из них имеют высокое пространственное разрешение (10–50 м/пиксель), что позволяет применять их даже для небольших территорий. Интерес для анализа представляют также данные глобального портала GBIF, содержащего не только сведения о точках встреч отдельных видов, но и информацию об их местообитаниях и других характеристиках [15].

Цель данной работы – оценка площади ветровала и количественный анализ факторов, влияющих на повреждения древостоев в малонарушенных южнотаежных лесах заповедника “Кологривский лес”, на основе комплексного набора данных дистанционного зондирования, глобальных моделей высот, репозитория GBIF и наземных измерений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Работа выполнена в “ядре” заповедника “Кологривский лес” (Костромская обл.), находящемся в 20 км к западу от г. Кологрив в бассейне р. Вонюх (правый приток р. Унжа). Территория принадлежит ландшафту моренной холмистой лессово-суглинистой равнины. “Ядро” заповедника является наиболее длительно покрытой лесом территорией в регионе: согласно литературным данным, еловые древостои не подвергались антропогенным воздействиям последние 300–400 лет.

До ветровала лесной покров был представлен малонарушенными разновозрастными сложными ельниками липняковыми с фрагментами разновозрастных березняков, образовавшихся на месте гарей и узколесосечных рубок первой половины XX в. В составе малонарушенных древостоев, помимо ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), участвовали береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb), вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), единично – рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.) и ива козья (*Salix caprea* L.). Древостои разновозрастные и многоярусные, в популяциях поздне-сукцессионных видов деревьев часто присутствовали несколько поколений. В пологе леса имелись многочисленные “окна”, образованные в разное время при падении единичных деревьев [16–19]. По нашим оценкам, общая площадь малонарушенных древостоев до ветровала составляла ~700 га. Массовый ветровал произошел 15 мая 2021 г., вызвав значительные повреждения этого уникального лесного массива.

Методы дешифрирования ветровальных нарушений по дистанционным данным. Для анализа ветровальных повреждений были использованы данные дистанционного зондирования Sentinel-2, полученные через сервис Copernicus Open Access Hub. Использовали съемку, выполненную до (19 июня 2020 г.) и после (19 июня 2021 г.) катастрофического ветровала. Для детектирования ветровальных повреждений рассчитывали разностный нормализованный водный индекс $NDWA8A$ [20] по формуле:

$$NDWA8A = \frac{B8A - B11}{B8A + B11},$$

где $B8A$ – ближний инфракрасный диапазон (Narrow NIR), $B11$ – коротковолновое инфракрасное излучение (SWIR). Использовали растровые слои пространственным разрешением 20 м/пиксель. В качестве поврежденных рассматривали участки площадью >0.04 га.

Оценка факторов, влияющих на наличие ветровальных повреждений. Анализировали влияние следующих факторов на степень ветровальных нарушений: тип леса, высоты древостоя и местности.

Несмотря на многочисленные исследования [16–18, 21, 22] и наличие материалов лесоустройства, подробные карты лесной растительности “ядра” заповедника отсутствуют. Информация о состоянии древостоев до ветровала ограничена данными мониторинга на сети постоянных пробных площадей, а также разрознена в научных публикациях. Нами были обобщены материалы собственных предыдущих исследований [17, 23, 24] и данные, доступные через репозиторий GBIF [25]. В объединенном массиве получены 192 точки с географическими координатами, для которых доступна информация о составе древостоя (рис. 1, табл. 1). Анализируемые данные относятся к периоду с 2010 г. по 2021 г. и собраны до катастрофического ветровала либо на участках, не поврежденных ветровалом.

Для каждой точки путем сопоставления с контурами ветровала, выделенными по Sentinel-2, определяли наличие/отсутствие ветровальных повреждений. Высоты местности для каждой точки определяли по модели Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) [26], имеющей пространственное разрешение 30 м/пиксель (рис. 2а, б), высоты древостоя – по глобальной модели Canopy Height Model (CHM) [13] с пространственным разрешением 0.3 угловой секунды/пиксель (рис. 2в–е). Данные

Таблица 1. Ветровальные повреждения (число точек) в разных типах сообществ согласно полученному массиву объединенных данных

Типы сообществ	Поврежденные ветровалом	Неповрежденные ветровалом
Ельники	44	28
Липняки	3	23
Березняки	5	17
Осинники	2	1
“Окна” в пологе леса	29	25
Сфагновое болото	3	12

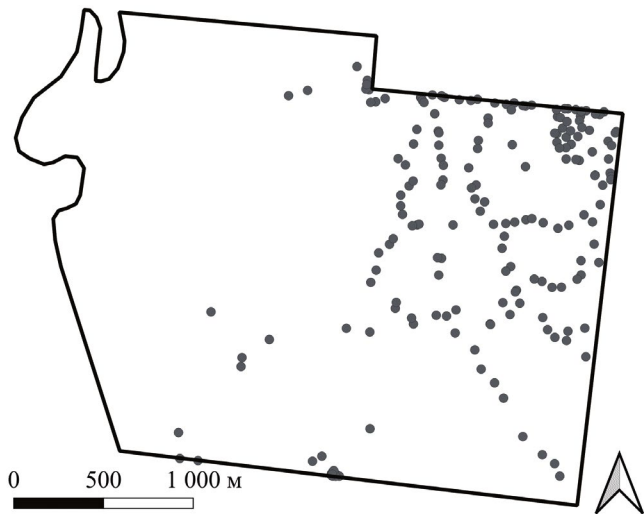


Рис. 1. Локализация точек из массива объединенных данных на территории “ядра” заповедника.

SRTM представляют собой цифровую модель высот, полученную на основе радарной топографической съемки, произведенной в феврале 2000 г. с высоты ~225 км [12]. Глобальный слой высот древостоя СНМ составлен на основе данных Sentinel-2 и проекта Global Forest Canopy Height 2019 [27], обработанных при помощи методов глубокого обучения [13].

Дальнейший анализ данных проводили в среде статистического программирования R v. 4.2.1 [28]. Значимость анализируемых факторов оценивали при помощи множественной логистической регрессии по массиву объединенных данных; использовали функцию glm. При построении регрессионной модели в качестве предикторов рассматривали доминант древостоя, высоту по моделям SRTM и СНМ, а также прямоугольные координаты точек. В анализ не были включены точки, относящиеся к сфагновым болотам и осинникам; последние — из-за небольшого объема выборки (всего 3 точки). Качество модели оценивали при помощи критерия хи-квадрат по методу, реализованному в функции Anova. Затем для оценки пространственной

вариации строили полувариограмму остатков от регрессии. Для этого использовали функцию variog из пакета geoR v. 1.9-2 [29]. Перед построением моделей оценивали корреляции между предикторами при помощи функции cor.

Поскольку собранные данные охватывали не всю территорию “ядра” заповедника, дополнительно сравнивали средние высоты SRTM и СНМ на поврежденных и неповрежденных ветровалом участках. Для этого в среде QGIS v. 3.14 [30] из каждой модели высот получены 2 растра, соответствующие поврежденным и неповрежденным территориям. После чего в среде R были рассчитаны средние значения высот и оценена статистическая значимость различий для каждой модели при помощи критерия Стьюдента (функция t.test).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате детектирования данных Sentinel-2 выяснено, что ветровалом повреждено 277.9 га, что составляет 40.5% всей площади “ядра” заповедника. Ветровальные повреждения имеют гетерогенную структуру (рис. 3): 66.0% поврежденной площади представлено одним полигоном площадью 183.5 га, протяженностью ~2.5 км и максимальной шириной ~1.5 км. Остальные повреждения имеют меньшую площадь. При этом полигоны площадью до 1 га составляют 86.0% от общего числа детектированных полигонов, до 5 га — 96.5%.

Предварительные результаты построения регрессионной модели показали, что из рассматриваемых предикторов все, кроме X-координаты (долгота), оказывают значимое влияние на наличие ветровальных повреждений. Тем не менее мы считаем, что значимое влияние Y-координаты (широта) является артефактом, так как рассматриваемые точки расположены в пространстве неравномерно: большинство из них находится в северной части “ядра” заповедника. Это связано с тем, что исследования проводились в основном в северо-восточной (наиболее доступной) его части.

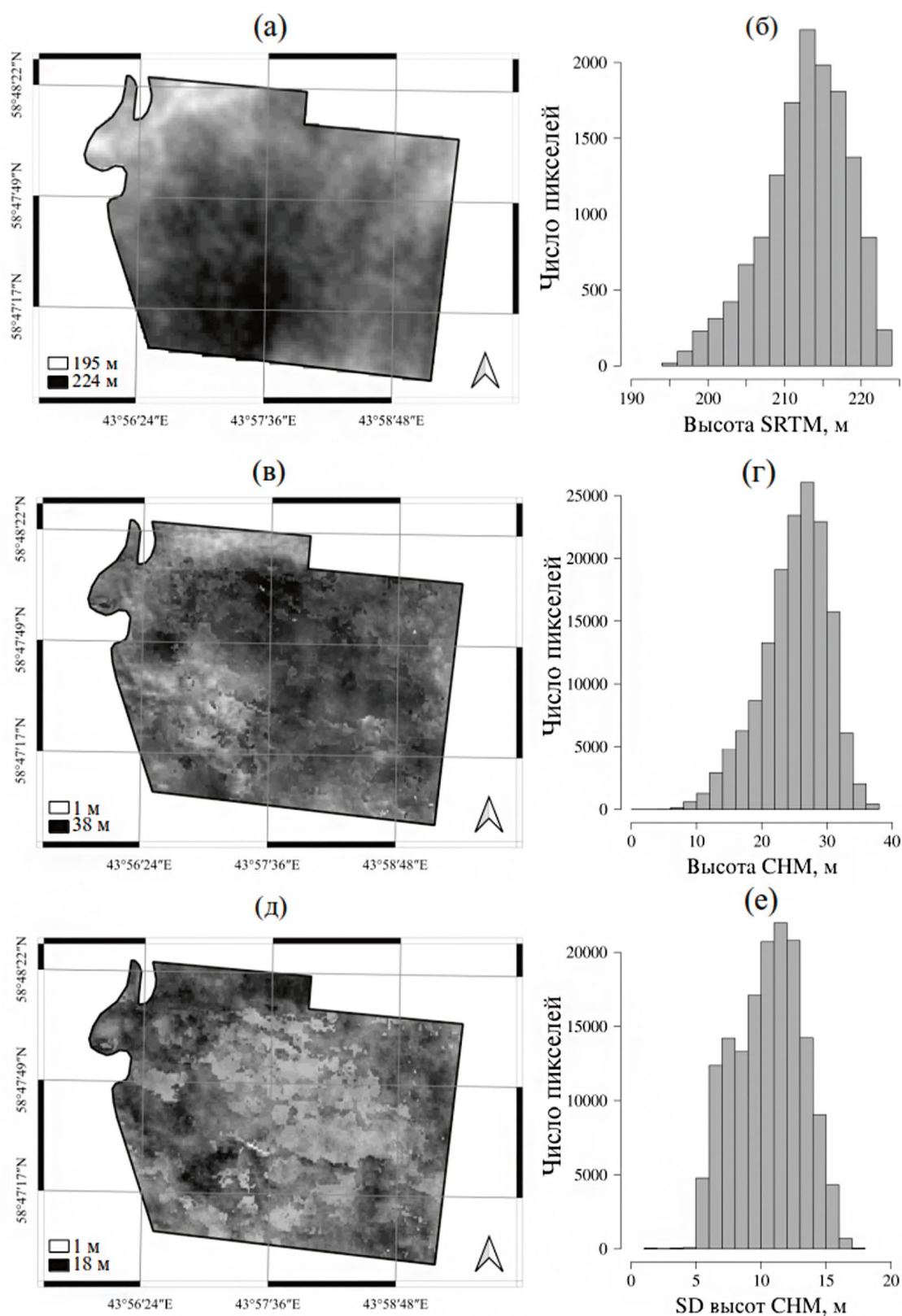


Рис. 2. Модели высот местности (SRTM, м над ур. м.) и высот крон (CHM, м) для исследуемого участка: а, в, д – растровые изображения, б, г, е – гистограммы распределения высот и стандартных отклонений; а, б – модель SRTM [26], в, г – модель CHM [13], д, е – стандартные отклонения высот в модели CHM [13].

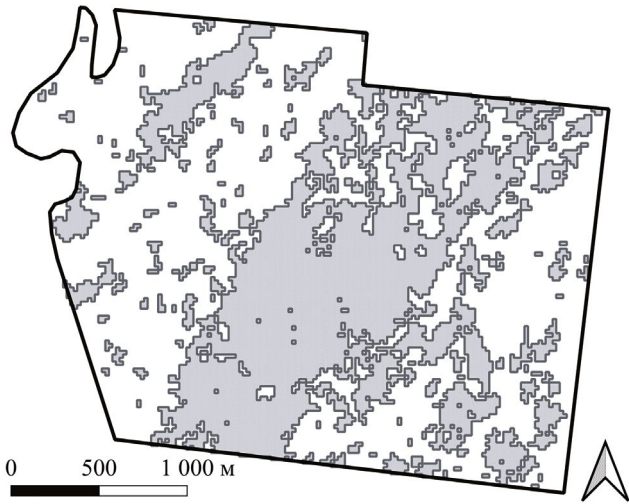


Рис. 3. Повреждения в результате катастрофического ветровала в “ядре” заповедника (показаны серой заливкой).

Поэтому в итоговой регрессионной модели Y-координату не рассматривали в качестве предиктора.

Значимая корреляция между предикторами отсутствовала. Согласно полученным результатам (табл. 2), на наличие ветровальных повреждений значимо положительно влияли высоты по SRTM и СНМ, а также преобладание ели в древостое. Доминирование липы имело значимое отрицательное влияние на наличие ветровальных повреждений. Для березовых древостоев значимых результатов не выявлено, но отрицательный коэффициент логистической регрессии свидетельствует об устойчивости этих древостоев к ветровалам. “Окна” в пологе леса рассматривали в качестве базового фактора, поэтому они не приведены в табл. 2.

Анализ качества модели при помощи критерия хи-квадрат показал значимость всех предикторов по сравнению с моделью, в которой присутствует только свободный член (для SRTM — $p < 0.001$,

для СНМ — $p < 0.05$, для доминанта древостоя — $p < 0.001$). Результаты анализа остатков при помощи полувариограммы не выявили в них пространственной зависимости (рис. 4).

Результаты анализа высот SRTM и СНМ на всей площади “ядра” заповедника показали наличие значимых различий между поврежденными и неповрежденными ветровалом участками: средняя высота по модели SRTM на ветровальных участках составила 215.2 ± 4.9 м, на неповрежденных — 211.9 ± 5.4 м; средняя высота полога леса по модели СНМ на участках, поврежденных ветровалом, была 26.4 ± 4.8 м, на неповрежденных — 24.9 ± 5.2 м (рис. 5). В обоих случаях различия были статистически значимы ($p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты дешифрирования данных Sentinel-2 показали, что воздействию массового ветровала подверглась почти половина площади “ядра” заповедника. Тем не менее распад еловых древостоев наблюдался еще до ветровала [18, 22], что свидетельствует о наличии дополнительных естественных причин данного процесса. Обобщенные в ходе этого исследования данные, а также предварительные результаты анализа данных Sentinel-2 за последние 5 лет (здесь не представлены) также показывают, что до ветровала лесной покров “ядра” заповедника на многих участках представлял собой мозаику окон возобновления разного возраста. Из-за массового ветровала в центральной части “ядра” эта мозаика, видимо, стала более гомогенной вследствие наиболее масштабных повреждений (см. рис. 3). В то же время большинство выделенных нами ветровальных полигонов имели площадь до 1 га. Такие относительно небольшие повреждения, напротив, могут способствовать увеличению мозаичности.

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа

Предикторы	Коэффициенты регрессии	Стандартная ошибка	z-статистика	p-значение
Свободный член	−27.02	8.33	−3.24	0.0012
Высота по модели SRTM	0.11	0.039	2.87	0.0041
Высота по модели СНМ	0.11	0.046	2.59	0.0097
Древостои				
Ельники	0.78	0.39	1.99	0.046
Березняки	−0.53	0.62	−0.85	0.40
Липняки	−1.95	0.69	−2.82	0.0048

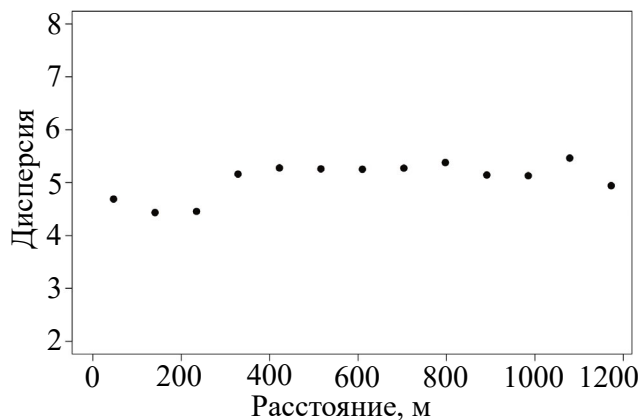


Рис. 4. Полувариограмма остатков от логистической регрессии.

Результаты регрессионного анализа показали, что еловые древостои наиболее подвержены ветровалу. Древостои с доминированием липы более устойчивы к ветровальным повреждениям. Это согласуется с имеющимися литературными данными о низкой ветроустойчивости ели [31] и высокой ветроустойчивости широколиственных видов деревьев [32, 33]. Также известно [34, 35], что деревья ели характеризуются большей относительной протяженностью кроны в вертикальном направлении по сравнению с лиственными деревьями. Высокая протяженность крон способствует повышению их парусности и снижению ветроустойчивости. В наших предыдущих исследованиях в “ядре” заповедника [19] также показано,

что древостои с участием липы менее, чем еловые, подвержены влиянию катастрофического ветровала из-за особенностей их структуры и видового состава подроста.

Для березовых древостоев не выявлено значимых различий. Тем не менее в ходе наземных исследований было замечено, что березняки меньше пострадали от ветровала. Вероятно, это связано с тем, что на момент шквала (15 мая) листья на деревьях еще не распустились (собственные наблюдения), вследствие чего их кроны имели меньшую парусность и поэтому березы меньше пострадали по сравнению с хвойными.

Результаты регрессионного анализа также показали, что ветровальными являются древостои с наибольшими высотами деревьев либо древостои, произрастающие на больших относительных высотах. Из литературы [34] известно, что в верхней части полога лесных насаждений наблюдается максимальная скорость ветра, а при приближении к земной поверхности она резко снижается. Этот факт хорошо согласуется с нашими результатами, показавшими меньшую ветроустойчивость древостоев на повышениях рельефа.

В целом по результатам количественного анализа, можно сделать вывод о том, что больше всего пострадали от ветровала наиболее старовозрастные еловые элементы древостоев.

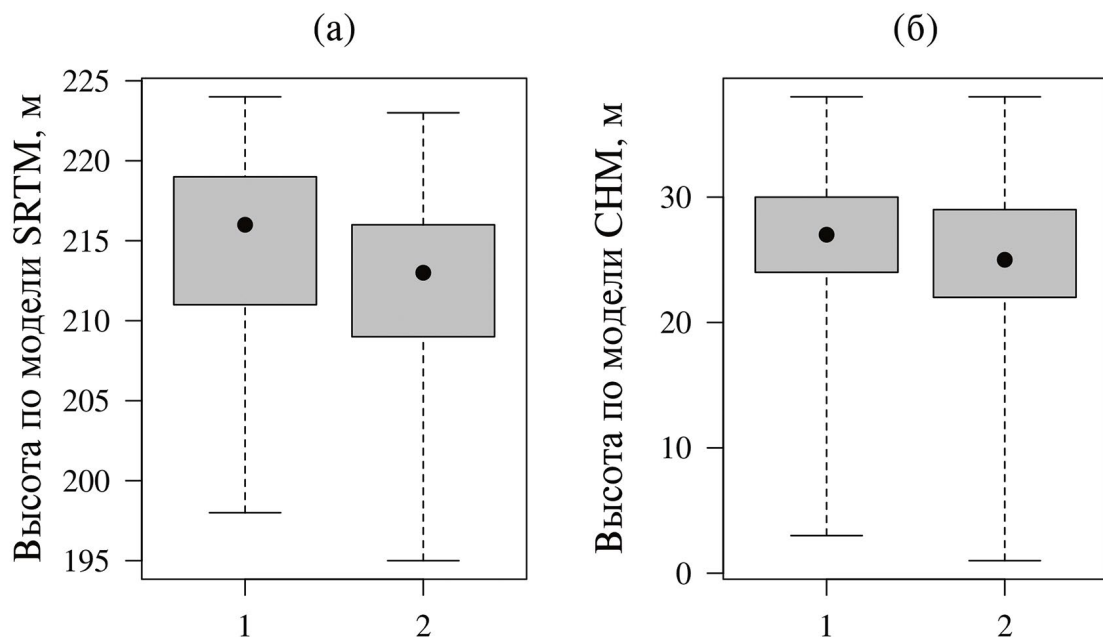


Рис. 5. Высоты местности (а) и древостоя (б) на поврежденных (1) и неповрежденных (2) ветровалом участках “ядра” заповедника. Границы прямоугольников показывают 1-й и 3-й квартили, усы — размах, точки — средние значения.

Необходимо отметить, что количественный анализ факторов, влияющих на наличие ветровальных повреждений, стал возможен только благодаря совместному анализу глобальных данных. В то же время было выяснено, что данные GBIF пока нерепрезентативны для исследованной территории, что ограничивает возможности их использования. Улучшить эту ситуацию могли бы оцифровка и публикация данных научных архивов заповедника. Необходимость и значимость оцифровки Летописей природы и других материалов, собираемых на особо охраняемых природных территориях, неоднократно обсуждалась в литературе [36, 37]. Имеющийся опыт совместного анализа уже оцифрованных данных с охраняемых природных территорий свидетельствует о высоком потенциале этой информации для решения как глобальных [38], так и региональных [39] задач.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполнена оценка повреждений древостоев малонарушенных южнотаежных лесов “ядра” заповедника “Кологривский лес” вследствие катастрофического ветровала. На основе дешифрирования данных Sentinel-2 показано, что древостои повреждены на площади 277.9 га, что составляет 40.5% от всего массива. Повреждения имеют гетерогенный характер и вносят разнонаправленный вклад в формирование мозаики окон возобновления.

Обобщение материалов собственных предыдущих исследований и данных глобального портала GBIF, а также общедоступных моделей высот позволило выполнить количественный анализ факторов, влияющих на наличие ветровальных нарушений. Показано, что древостои, расположенные на больших относительных высотах, более подвержены ветровалу. Среди факторов на уровне древостоя значимое влияние имеют высота полога и доминант древесного яруса. Более уязвимыми к влиянию ветра были более высокие древостои. Наиболее ветровальными были древостои с доминированием ели, наименее пострадали липняки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках тем государственного задания ИМПБ РАН — филиала ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН и Государственного заповедника “Кологривский лес”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ulanova N.G.* The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. 2000. V. 135. P. 155–167. [https://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00307-8](https://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00307-8)
2. *Gardiner B.* Wind damage to forests and trees: a review with an emphasis on planted and managed forests // *Journal of Forest Research*. 2021. V. 26. № 4. P. 248–266. <https://doi.org/10.1080/13416979.2021.1940665>
3. *Seidl R., Schelhaas M.-J., Lexer M.J.* Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe // *Global Change Biology*. 2011. V. 17. P. 2842–2852. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x>
4. *Baumann M., Ozdogan M., Wolter P.T.* et al. Landsat remote sensing of forest windfall disturbance // *Remote Sensing of Environment*. 2014. V. 143. P. 171–179. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.12.020>
5. *Kislov D.E., Korznikov K.A.* Automatic windthrow detection using very-high-resolution satellite imagery and deep learning // *Remote Sensing*. 2020. V. 12. № 7. Art. 1145. <https://doi.org/10.3390/rs12071145>
6. *Lazecky M., Wadhwa S., Mlcousek M.* et al. Simple method for identification of forest windthrows from Sentinel-1 SAR data incorporating PCA // *Procedia Computer Science*. 2021. V. 181. P. 1154–1161. <https://doi.org/10.1016/j.procs.2021.01.312>
7. *Olmo V., Tordoni E., Petruzzellis F.* et al. Use of Sentinel-2 satellite data for windthrows monitoring and delimiting: the case of “Vaia” storm in Friuli Venezia Giulia region (North-Eastern Italy) // *Remote sensing*. 2021. V. 13. Art. 1530. <https://dx.doi.org/10.3390/rs13081530>
8. *Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E.* Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. 2006. V. 190. P. 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
9. *Poggio L., de Sousa L.M., Batjes N.H.* et al. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty // *SOIL*. 2021. V. 7. P. 217–240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>

10. Nature Map Explorer 2021. <https://explorer.naturemap.earth/> (1.11.2022).
11. Santoro M., Cartus O., Carvalhais N. et al. The global forest above-ground biomass pool for 2010 estimated from high-resolution satellite observations // Earth System Science Data. 2021. V. 13. P. 3927–3950. <https://doi.org/10.5194/essd-13-3927-2021>
12. Farr T.G., Rosen P.A., Caro E. et al. The shuttle radar topography mission // Reviews of Geophysics. 2007. V. 45. Art. RG2004. <https://doi.org/10.1029/2005RG000183>
13. Lang N., Jetz W., Schindler K. et al. A high-resolution canopy height model of the Earth 2022. <https://langnico.github.io/globalcanopyheight/>
14. Potapov P., Hansen M.C., Pickens A. et al. The global 2000–2020 land cover and land use change dataset derived from the Landsat archive: first results // Frontiers in Remote Sensing. 2022. V. 3. Art. 856903. <https://doi.org/10.3389/frsen.2022.856903>
15. Heberling J.M., Miller J.T., Noesgaard D. et al. Data integration enables global biodiversity synthesis // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2021. V. 118. № 6. Art. e2018093118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2018093118>
16. Кологривский лес: Экологические исследования. М: Наука, 1986. 128 с.
17. Хорошев А.В., Немчинова А.В., Кощеева А.С. и др. Ландшафтные и сукцессионные факторы соотношения неморальных и бореальных свойств травяного яруса в заповеднике “Кологривский лес” // Вестник Московского гос. ун-та. Серия 5: География. 2013. № 5. С. 11–18.
18. Иванов А.Н., Буторина Е.А., Балдина Е.А. Многолетняя динамика коренных южно-таежных ельников в заповеднике “Кологривский лес” // Вестник Московского гос. ун-та. Серия 5: География. 2012. № 3. С. 74–79.
19. Ivanova N.V., Shashkov M.P. Tree stand assessment before and after windthrow based on open-access biodiversity data and aerial photography // Nature Conservation Research. 2022. V. 7. Suppl. 1. P. 52–63. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2022.018>
20. Chen D., Huang J., Jackson T.J. Vegetation water content estimation for corn and soybeans using spectral indices derived from MODIS near- and short-wave infrared bands // Remote Sensing of Environment. 2005. V. 98. P. 225–236. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.07.008>
21. Абатуров Ю.Д., Письмеров А.В., Орлов А.Я. и др. Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват “Кологривский лес”). М.: Наука, 1988. 220 с.
22. Лебедев А.В., Чистяков С.А. Долговременные наблюдения на пробных площадях в древостоях ядра заповедника “Кологривский лес” // Вклад ООПТ в экологическую устойчивость регионов. Современное состояние и перспективы: Мат-лы конф. Кологрив: ГПЗ “Кологривский лес”, 2021. С. 31–43.
23. Ivanova N.V. Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in forests of the Kologriv Forest Nature Reserve) // Biology Bulletin. 2015. V. 42. № 2. P. 145–153. <https://doi.org/10.1134/S1062359015020041>
24. Иванова Н.В., Терентьева Е.В. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесах северо-востока Костромской области // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 149–166. <https://doi.org/10.17223/19988591/38/9>
25. GBIF.org (16 April 2022) GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.qzgnp2> (1.11.2022)
26. Jarvis A., Reuter H.I., Nelson A. et al. Hole-filled seamless SRTM data V4, International Centre for Tropical Agriculture (CIAT). 2008. <http://srtm.csi.cgiar.org> (29.12.2022).
27. Potapov P., Li X., Hernandez-Serna A. et al. Mapping global forest canopy height through integration of GEDI and Landsat data // Remote Sensing of Environment. 2020. V. 253. Art. 112165. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112165>
28. R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
29. Ribeiro P.J. Jr., Diggle P.J. A package for geostatistical analysis // R-NEWS. 2001. V. 1. № 2. P. 15–18.
30. QGIS Development Team, 2022. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
31. Taylor R.A., Dracup E., MacLean D.A. et al. Forest structure more important than topography in determining windthrow during Hurricane Juan in Canada’s Acadian Forest // Forest Ecology and Management. 2019. V. 434. P. 255–263. <https://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.026>
32. Ruel J.-C. Understanding windthrow: silvicultural implications // The Forestry Chronicle. 1995. V. 71. № 4. P. 434–445. <https://dx.doi.org/10.5558/tfc71434-4>
33. Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Влияние катастрофического ветровала 2006 года на структуру и состав лесной растительности заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2020. № 6. С. 523–236. <https://doi.org/10.31857/S0024114820050022>
34. Богачев А.В. Лесотаксационные исследования. М.: ВНИИЛМ, 2007. 344 с.
35. Pretzsch H. The effect of tree crown allometry on community dynamics in mixed-species stands versus monocultures. A review and perspectives for modeling

- and silvicultural regulation // *Forests*. 2019. V. 10. № 9. Art. 810.
<https://doi.org/10.3390/f10090810>
36. Ovaskainen O., Meyke E., Lo K. et al. Chronicles of nature calendar, a long-term and large-scale multitaxon database on phenology // *Scientific Data*. 2020. V. 7. Art. 47.
<https://doi.org/10.1038/s41597-020-0376-z>
37. Буйволов Ю.А., Минин А.А., Черногаева Г.М. Летопись природы — вызовы и возможности // *Использование и охрана природных ресурсов в России*. 2022. № 1. С. 46–55.
38. Roslin T., Antão L., Hällfors M. et al. Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent // *Nature Climate Change*. 2021. V. 11. P. 241–248.
<https://doi.org/10.1038/s41558-020-00967-7>
39. Shashkov M.P., Bobrovsky M.V., Shanin V.N. et al. Data on 30-year stand dynamics in an old-growth broad-leaved forest in the Kaluzhskie Zaseki State Nature Reserve, Russia // *Nature Conservation Research*. 2022. V. 7. Suppl. 1. P. 24–37.
<https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2022.013>

QUANTITATIVE ANALYSIS OF FACTORS INFLUENCING DAMAGE TO OLD-GROWTH HEMIBOREAL STANDS AS A RESULT OF A CATASTROPHIC WINDTHROW, BASED ON REMOTE SENSING AND MERGED DATA

N. V. Ivanova^{a, *}, M. P. Shashkov^b, A. V. Lebedev^{c, d}, and V. N. Shanin^e

^a *Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Sciences — branch of the Institute for Problems of Mathematics, Russian Academy of Sciences, Russia 142290 Pushchino*

^b *Karaganda University, Kazakhstan 100028 Karaganda*

^c *Russian State Agrarian University — Moscow Agricultural Academy named after. K.A. Timiryazeva, Russia 127434 Moscow*

^d *Kologrivsky Les Nature Reserve, Russia 157440 Kologriv*

^e *Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences — a separate division of the Federal Research Center “Pushchino Scientific Center for Biological Research, Russian Academy of Sciences”, Russia 142290 Pushchino*

*e-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

Abstract — The consequences of a catastrophic windthrow in a old-growth hemiboreal stands of the Kologrivsky Forest Reserve were investigated. The degree of damage to tree stands was assessed by interpretation of the Sentinel-2 satellite images. Data from the GBIF portal, SRTM global terrain height models, and tree stand heights were used for the quantitative analysis of factors affecting the presence of wind damage. It was found that tree stands on an area of 277.9 hectares (40.5% of the entire massif) were damaged by windthrow. The results of the analysis of height models and regression models showed that spruce stands are more vulnerable to wind damage, as well as stands of greater height or those growing at higher elevation on the ground.

Keywords: Kologrivsky Forest Reserve, GBIF, SRTM, CHM, Sentinel-2, NDWA-8a

УДК 574+551.4+634.1

СВЯЗИ ВИДОВОГО БОГАТСТВА АДВЕНТИВНОЙ И АБОРИГЕННОЙ ФРАКЦИЙ ФЛОР С ХАРАКТЕРИСТИКАМИ КЛИМАТА И РЕЛЬЕФА В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2024 г. Л. С. Шарая^{а,*}, А. В. Иванова^б, П. А. Шарый^с, Р. С. Кузнецова^б,
Н. В. Костина^б, Г. С. Розенберг^б

^а Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.В. Прянишникова,
Россия 127434 Москва, ул. Прянишникова, 31

^б Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия 445003 Самарская обл.,
Тольятти, ул. Комзина, 10

^с Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Россия 142290 Московская обл., Пушкино, ул. Институтская, 2

* e-mail: l_sharaya@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2023 г.

После доработки 24.03.2024 г.

Принята к публикации 31.03.2024 г.

Проанализированы 34 локальные флоры сосудистых растений на полигонах Среднего Поволжья площадью 400 км². Выявлены заметные отличия в характере корреляционных связей между числом видов адвентивной и аборигенной фракций флоры и факторами внешней среды — климатом и рельефом. В регионе число аборигенных видов отрицательно связано с температурой воздуха, показателями испарения и дефицитом воды, в то время как для адвентивных видов показана положительная связь с этими характеристиками. Адвентивные виды чаще встречаются в пологих низинах на полигонах, характеризующихся увеличенными значениями перепада высот и водосборной площади. В целом адвентивные виды больше ассоциированы с полупустынными условиями на полигонах с относительно высокими диапазонами факторов среды и стандартным отклонением. Множественная регрессия показала, что адвентивные виды более тесно связаны с факторами среды, чем аборигенные. В регионе адвентивные виды распределяются преимущественно в местах (в экотопах) с повышенной неоднородностью среды. Анализ связей с факторами среды изученных фракций может свидетельствовать о том, что их распределение на полигонах согласовано, вследствие чего они не обнаруживают противостояния, что подтверждается также слабой положительной связью между богатствами их видов.

Ключевые слова: сосудистые растения, адвентивные виды, аборигенные виды, факторы среды, гетерогенность среды, Среднее Поволжье

DOI: 10.31857/S0367059724040054 EDN: BIRQZI

Адвентивные (пришлые, чужеземные) виды неизменно сопутствуют деятельности человека. Благодаря истории изучения адвентизации флоры различных регионов можно наблюдать “антропогенную гомогенизацию биосферы” [1]. В то же время на примере флор средней полосы Европейской России было показано увеличение разнообразия и дифференциации флор, возникающих в результате внедрения адвентивных видов [2].

Нередко адвентивная фракция флоры представляет заметную ее часть, составляя во флорах разных районов мира ~16%, причем на материках она равна 11%, а на островах — 31% видового состава флоры [3]. Характер заселения адвентивных видов на вновь осваиваемых ими террито-

риях различен, на основании чего предложена их классификация [1, 4, 5]. Зачастую они приурочены к локальным местообитаниям и сорным растительным сообществам, причем их инвазионная активность непостоянна. Для некоторых адвентивных видов характерна активная инвазия в местные растительные сообщества — в этом случае они могут вытеснять аборигенные виды растений [6]. Попытки выявить набор признаков, помогающих видам внедряться в растительные сообщества того или иного района, имели ограниченный успех по причине множества признаков, различающихся в разных районах [1].

Вместе с тем связь адвентивных видов с такими абиотическими условиями среды, как климат,

и с биотическими, как обилие местной растительности, позволила построить карты (включая прогнозные) пространственного распределения адвентивных видов на глобальном [7] и материковом уровнях, например Австралии [8, 9], и на уровне регионов/стран: Западной Европы [10], Гималаев [11], Индии [12], Кореи [13], Непала [14], США [15], ЮАР [16] и некоторых других. Однако детальное изучение связи адвентивных видов с факторами среды (климатом, рельефом, солнечной радиацией и т.п.) на региональном уровне столкнулось с трудностями, вызванными недостаточной подробностью таких баз данных, как GloNAF (Global Naturalized Alien Flora) [17], необходимостью привлечения моделей распределения видов, а иногда и недостаточностью набора факторов среды, приводящей к слабой связи адвентивных видов с ними [18]. Пока такие исследования ограничены в основном регионами Австралии [19] и Швейцарии [20].

Хотя в некоторых, сравнительно редких случаях может наблюдаться отрицательная связь числа адвентивных видов с числом аборигенных видов, анализ данных GloNAF показал, что на глобальном уровне связь между ними положительна [17]. Знак связи может объясняться наличием “свободных мест” в сообществе или его “неполночленностью” [21], вызванной, например, нарушениями, способствующими инвазии [1].

Число видов сосудистых растений на полигоне увеличивается с ростом его площади, однако скорость этого процесса замедляется с ростом площади полигона. Поэтому флору полигона, увеличение площади которого в 2 раза приводит к возрастанию числа видов на 20% или меньше, стали называть конкретной флорой [22]. Конкретная флора относительно слабо зависит от площади, с чем и связано ее практическое значение. В изучаемом регионе Среднего Поволжья наименьшая площадь для определения конкретной флоры оценена как 400 км² [23].

Адвентивная фракция флоры, сформировавшаяся из чужеземных видов, представляет собой ее специфическую часть, скорее всего отличающуюся по реакции на природные факторы от аборигенной части. Предполагается, что адвентивные виды связаны с факторами среды иначе, чем местные [17, 21].

Цель настоящей работы — изучение зависимости числа видов адвентивных и аборигенных сосудистых растений в Среднем Поволжье от фак-

торов среды. Проверяется гипотеза о различии этих зависимостей и выясняется, в чем именно различие состоит.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общий подход. Анализ связей числа видов (или, что то же самое, видового богатства, ВБ) с климатом и рельефом выполнен на видовых списках локальных флор, которые описаны на 34 участках (полигонах) площадью по 400 км² каждый и представлены числом видов от 584 до 835. Ниже число адвентивных видов мы обозначаем как N_{s_adv} , а аборигенных — как N_{s_nat} . В нашем понимании локальная флора соответствует следующим параметрам: площадь ее выявления должна обеспечивать возможность произрастания такого числа видов, чтобы в общих чертах представлять региональную флору. В этом случае мы можем утверждать, что, анализируя списки видов данного объема, имеем дело именно с флорой, т.е. с совокупностью видов “вполне однородной, дифференцированной только экологически (но не географически!)”, которую А.И. Толмачев предложил называть “конкретной или элементарной флорой” [22, с. 185]. Минимальная площадь выявления флоры в определенной степени аналогична понятию минимального ареала флоры, который способен дать “основной флористический «портрет» конкретной флоры” [24]. О размере площади выявления флоры имеются некоторые сведения в литературе. Возможный диапазон данной величины “для зоны широколиственного леса или лесостепи, степи... до 400–450 км²” указывает Р.В. Камелин [25, с. 154]. В изучаемом регионе Среднего Поволжья наименьшая площадь для определения конкретной флоры оценена как 400 км² [23]. В настоящей работе мы используем полигоны этой площади.

Изучаемые полигоны располагаются в пределах меридианов 43° и 53° в. д. и 51° и 56° с. ш. и покрывают площадь ≈ 250 тыс. км² (рис. 1). Они охватывают территории Самарской, Ульяновской, Пензенской областей, Республик Мордовия и Чувашия. Изучаемая территория принадлежит Среднему Поволжью. Покрываемые лесами в регионе низкое. Для изучаемого региона характерны три типа почв: черноземы на юге, серые лесные в средней части и дерново-подзолистые на севере.

Флористические данные. Исходным флористическим материалом для формирования списков локальных флор послужили списки, составленные на местности в процессе экспедиционных

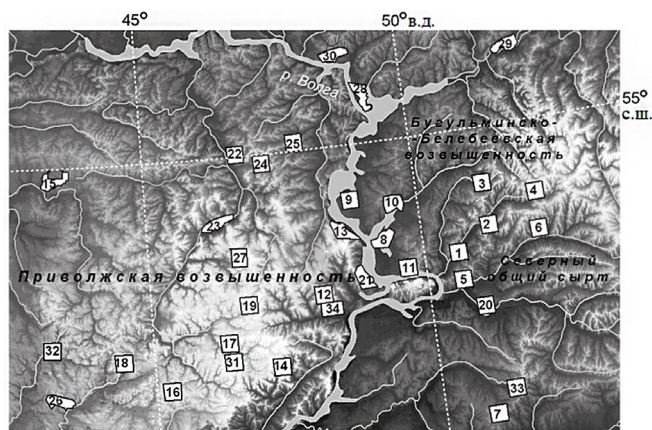


Рис. 1. Расположение полигонов на территории Среднего Поволжья.

исследований 2004–2022 гг. для отдельных географических пунктов с использованием маршрутного метода. В каждой локальной флоре, рассматриваемой в пределах 400 км², насчитывалось 10–15 таких пунктов (для максимального охвата экотопов), посещение которых включало разные вегетационные периоды. Впоследствии списки дополняли информацией повторных посещений, а также обработкой собранного гербарного материала. Часть этих списков опубликована [26–30 и др.]. Для девяти из этих полигонов использовали также списки видов, опубликованные авторами, изучавшими соответствующие территории: Мордовский заповедник [31], национальный парк “Смольный” [32], участки Волжско-Камского заповедника [33], национальный парк “Чаваш вармане” [34] и др. При окончательном формировании списков локальных флор учитывались последующие дополнения к первоначальным спискам [35] и др. Адвентивную фракцию для каждой из локальных флор определяли согласно опубликованному списку, адвентивных видов Среднего Поволжья. Согласно этому списку на данной территории зарегистрирован 461 вид [36].

Описание климата и рельефа. Средние многолетние данные месячных осадков и температур, сезонные суммы осадков и температур, а также значения 19 биоклиматических переменных, как, например, среднегодовая сумма осадков и ее коэффициент вариации, взяты из базы данных WorldClim [37]. В этой базе месячные температуры и осадки усреднены за 50 лет (1950–2000 гг.) и даны с разрешением 900 м. Размерность показателей была в градусах для температур, в мм — для показателей осадков, в мм/год — для испарения AET (actual evapotranspiration), испаряемости PET (potential evapotranspiration) и дефицита воды WD (water deficit), в м — для высоты Z; в градусах

— для крутизны склонов GA; в м² — для водосборной площади MCA (maximal catchment area; описывает, с какой максимальной площади может собираться вода в данный элемент матрицы); в % падения солнечных лучей (100% при перпендикулярном падении на земную поверхность) — для освещенностей при разных азимутах: юго-восточном F135, южном F180 и юго-западном F225; вегетационный индекс NDVI (normalized difference vegetation index) и коэффициент увлажнения MI (moisture index, определенный как MAP/PET, где MAP есть среднегодовая сумма осадков) являются безразмерными.

Для исследовательских полигонов использовали матрицы климата (разрешение 600 м), из которых выделяли изучаемые нами полигоны площадью 400 км². Для этого в программе “ГИС Эко” имеются функции, позволяющие различать элементы матрицы, отвечающие внутренней и внешней частям полигона. Для каждого полигона рассчитывали средние, минимальные и максимальные значения климатических показателей, их перепады или диапазоны (dT — для температур, dP — для осадков, dMCA, dWD и т.п.) и стандартное отклонение SD. Перепады и SD использовали как характеристики гетерогенности климата. Показатели гидротермического баланса (PET, AET, MI и WD) рассчитывали на основании WorldClim по методикам, описанным в [38].

Статистический анализ данных. Поскольку обилие видов часто имеет нелинейные связи с условиями среды, для оценки парных связей мы использовали квадратичную регрессию средствами MS Excel версии SP-2, уровень значимости находили с помощью “Аналитической ГИС Эко” [39], а знак парной связи (который формально положителен для квадратичной регрессии) приводили тот же, что для линейной, с целью сохранить информацию о знаке связи. Характеристики рельефа, их преобразование для анализа, а также множественную регрессию рассчитывали в программе “Аналитическая ГИС Эко” [39] по методикам работ [40, 41].

Отметим, однако, специальный отбор предикторов. В программе “Аналитическая ГИС Эко” перебирали все подмножества из четырех линейно независимых предикторов (пятый обычно незначим в модели) по критерию работы [40], из них выбирали четыре с наибольшим коэффициентом детерминации R². Этот (эмпирический) критерий заключался в том, что максимальный из четырех так называемых факторов вспухания

дисперсии (variance inflation factors) не должен превышать 5.15, т.е. предикторы не должны быть близки к линейно зависимым. Используя эту процедуру, мы ставили целью нахождение такого ансамбля предикторов, который был бы определен объективно. Таким образом, отбор предикторов не зависел от предпочтений авторов. Значимость предикторов оценивали по t -статистикам Стьюдента [41], а в приводимых ниже уравнениях регрессии предикторы расположены в порядке убывания значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среднее значение общего видового богатства ($Ns_{nat} + Ns_{adv}$) на полигонах составляет 675 видов (от 584 до 835), из них аборигенных Ns_{nat} — 568 (от 477 до 721, коэффициент вариации 10.6%), адвентивных видов Ns_{adv} — 107 (от 63 до 204, коэффициент вариации 36.1%). Число адвентивных видов Ns_{adv} составило 10–30% от общего числа видов (среднее значение 15.6%). Связь между Ns_{adv} и Ns_{nat} в Среднем Поволжье незначима ($R^2 = 0.03$). Среднее Ns_{adv} в 5.3 раза меньше, чем Ns_{nat} , а коэффициент вариации в 3 раза больше, поэтому следовало ожидать заметного влияния гетерогенности факторов среды на Ns_{adv} .

При движении в изучаемом регионе по географическим направлениям наиболее быстро Ns_{nat} и Ns_{adv} меняются на север, причем Ns_{adv} убывает в этом направлении, а Ns_{nat} — возрастает (рис. 2а), следовательно, юг региона больше способствует инвазии адвентивных видов. Причину этого следует естественно искать в различии связи видового богатства двух групп с температурой (рис. 2б): Ns_{nat} связано с температурами отрицательно (за исключением января и февраля), а Ns_{adv} — положительно, т.е. высокие температуры теплого периода способствуют повышению Ns_{adv} и снижению Ns_{nat} . Это значит, что в более теплых условиях юга Среднего Поволжья инвазия активнее, что увеличивает число адвентивных видов. Следует отметить, что результаты анализа связей между богатством видов аборигенной и адвентивной фракций на рис. 2–6 с факторами среды не всегда показывают достаточно высокую значимость по причине относительно небольшого объема выборки, но мы приводим их, поскольку в исследовании нам интересно было сравнение реакций двух групп даже на уровне тенденций.

Не только температура, но и ее гетерогенность может влиять на видовое богатство [42]. На каж-

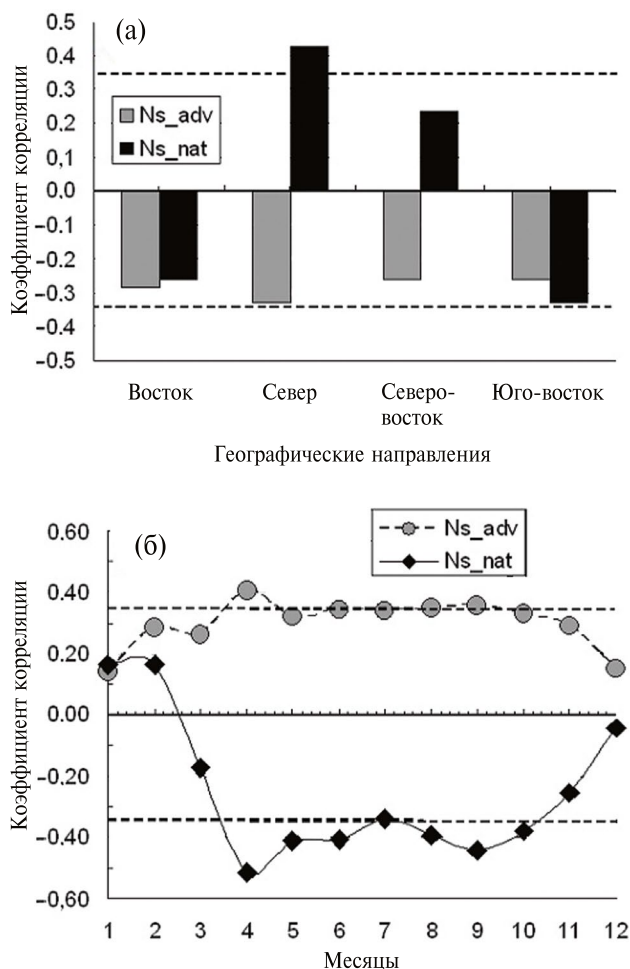


Рис. 2. Связи числа адвентивных (Ns_{adv}) и аборигенных (Ns_{nat}) видов с географическими направлениями (а) и со среднемесячными температурами (б). Пунктирной чертой здесь и далее на рисунках обозначена значимость $P = 0.05$.

дом полигоне мы характеризовали неоднородность условий среды перепадом (диапазоном) температур dT (см. “Материал и методы”). Связи Ns_{nat} и Ns_{adv} с dT показаны на рис. 3. Связи с dT в теплое время года для адвентивных видов являются даже более тесными, чем с температурами (сравни с рис. 2б). Отметим, что связи с dT положительны как для Ns_{adv} , так и для Ns_{nat} , но для Ns_{adv} они значительно более тесные. Поэтому неоднородность температурных условий играет для видового богатства адвентивных растений большую роль, чем для Ns_{nat} .

Среднегодовая сумма осадков на территории изучаемого региона меняется от 424 до 602 мм при среднем — 540 мм. Февраль и март характеризуются самыми низкими количествами осадков в виде снега (28 и 27 мм соответственно), июнь и июль — самыми высокими (62 и 65 мм

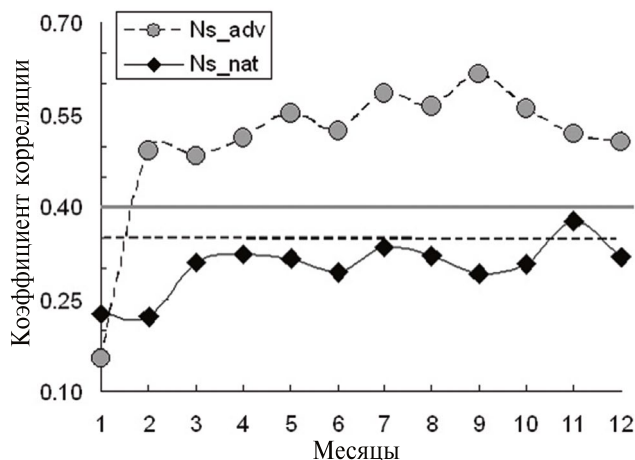


Рис. 3. Связь диапазонов среднемесячных температур на полигонах с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

соответственно). Реакции числа видов аборигенной и адвентивной флор на изменение количества осадков в основном подобны. Рост осадков в холодный период приводит к небольшому снижению видового богатства (слабая отрицательная связь), а в теплый период — к возрастанию (рис. 4). Исключение составляет июль — месяц наибольшего количества осадков в году, когда связь для адвентивных видов резко меняет знак с положительного на отрицательный, указывая на то, что снижение количества осадков в этом месяце вызывает увеличение Ns_adv в противоположность Ns_nat. Такая реакция может давать преимущество адвентивным видам в периоды сухого лета или засухи. Связи Ns_nat и Ns_adv с перепадами осадков на полигонах выражены слабее, чем с перепадами температур.

Данные о связях Ns_nat и Ns_adv с гидротермическими балансовыми показателями представлены на рис. 5. Видно, что влияние гидротермического баланса на число видов изучаемых групп растений существенно различается: с испарением AET (среднее в регионе 309 мм/год), испаряемостью PET (среднее 643 мм/год) и дефицитом воды WD (среднее 323 мм/год) Ns_nat связано отрицательно, а Ns_adv — положительно, с коэффициентом увлажнения MI (среднее 0.85) — наоборот. Это означает, например, что увеличенный дефицит воды WD негативно влияет на видовое богатство аборигенных видов, но дает преимущество адвентивным.

Рассмотрим также влияние рельефа на число видов адвентивной и аборигенной флор (рис. 6): Ns_nat слабо связано с рельефом — коэффициенты корреляции с высотой, крутизной и площадью

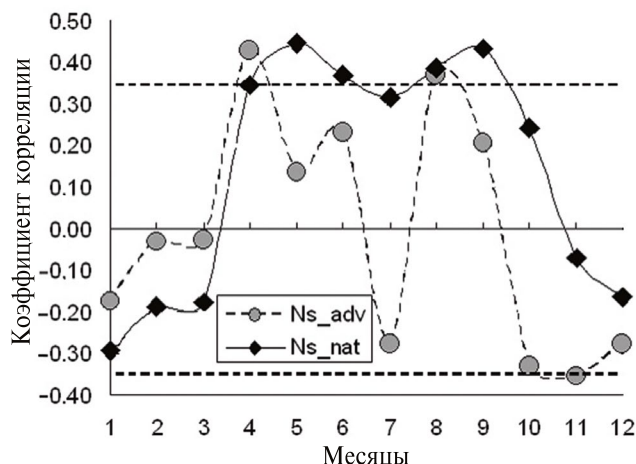


Рис. 4. Связь среднемесячных сумм осадков с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

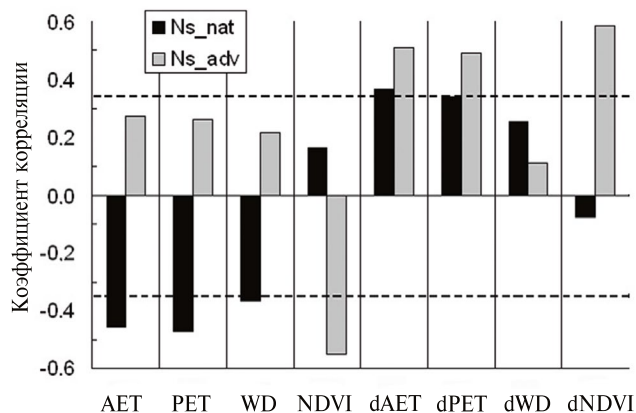


Рис. 5. Связи испарения AET, испаряемости PET, дефицита воды WD и вегетационного индекса NDVI, а также их перепадов внутри полигонов (dAET, dPET, dWD, dNDVI) с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

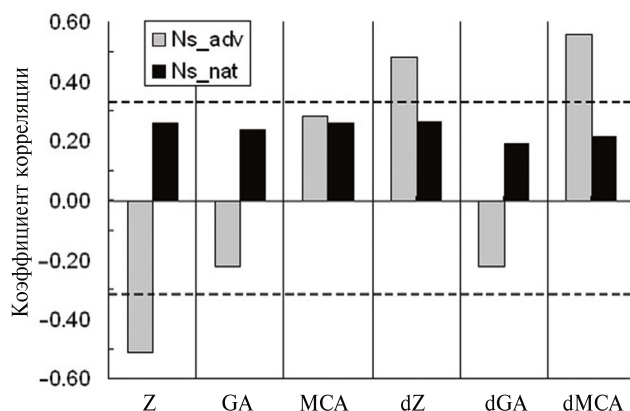


Рис. 6. Связи высоты Z, крутизны склонов GA, площади сбора MCA, а также их перепадов (dZ, dGA, dMCA) внутри полигонов с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

сбора, а также с перепадами этих характеристик меньше 0.3; Ns_adv заметно уменьшается с высотой, однако увеличивается с ростом перепадов высот и площади сбора МСА. В итоге получается, что число адвентивных видов увеличивается на полигонах с относительно небольшой высотой, пологими склонами и заметными перепадами водосборной площади МСА. Высокие перепады МСА обычно связаны с наличием водотоков или с их близостью.

Наконец, мы можем сопоставить влияние всех факторов среды на видовое богатство той и другой фракций флоры с помощью множественной регрессии:

$$Ns_nat = 15.3P05_{min} + 19.8SD(AET) - 1.19MAP_{mean} + 26.0SD(MCA) + 482; \quad (1)$$

$$R^2 = 0.559, P < 10^{-4};$$

$$Ns_adv = 1.68dF180^2 + 169dNDVI + 4.28P04_{min} - 1.15MCA_{max}^2 + 121; \quad (2)$$

$$R^2 = 0.680, P < 10^{-5}.$$

Видно, что 68% дисперсии Ns_adv объясняют факторами среды, но меньше (56%) — дисперсии Ns_nat . Таким образом, число адвентивных видов более тесно связано с использованными для анализа факторами среды, чем аборигенных.

Уравнение (1) показывает, что, чем выше минимальные осадки мая $P05_{min}$, больше гетерогенность испарения $SD(AET)$ и площади сбора $SD(MCA)$ при снижении средней суммы годовых осадков MAP_{mean} , тем выше богатство аборигенных видов. Богатство адвентивных видов (уравнение 2) увеличивается с ростом перепада вегетационного индекса $dNDVI$, минимальных осадков апреля $P04_{min}$, а также нелинейно изменяется с ростом перепада освещенности склонов с юга $dF180$ и наибольшей площади сбора MCA_{max} . Ns_adv больше зависит от осадков апреля, а Ns_nat — от осадков мая.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выше было показано, что неоднородность температурных условий играет для видового богатства адвентивных растений Ns_adv большую роль, чем для числа аборигенных видов Ns_nat . Поэтому адвентивные виды, видимо, могут про-

никать в сообщество аборигенных видов через “проходы”, сформированные гетерогенностью температур, причем это явление усиливается на юге региона. Самая тесная связь Ns_adv и Ns_nat с температурами отмечается в апреле (см. рис. 2б), и в этом же месяце наблюдается максимум среднего по полигонам dT ($0.9^\circ C$).

Неоднократно отмечалось, что для растений важны не просто температуры и осадки, но величины, описывающие гидротермический баланс между испаряемостью PET и испарением AET , определяя тем самым дефицит воды WD [43, 44] и коэффициент увлажнения MI [45]. С ростом температуры WD увеличивается даже при постоянных осадках [46]. Однако PET не измеряется на метеостанциях и требует специальных расчетов [38]. В составе адвентивной флоры Среднего Поволжья преобладают виды европейско-азиатской и азиатской флорогенетических групп [36], т.е. южного происхождения. Это, по-видимому, объясняет более успешное приспособление адвентивных видов к полуаридным условиям и на новой для них территории. С перепадами значений этих показателей внутри полигонов видовое богатство обеих групп связано слабее. В итоге на полигонах с высоким испарением, испаряемостью, дефицитом воды и заметной гетерогенностью этих показателей возрастает видовое богатство адвентивной флоры.

Связь числа адвентивных видов Ns_adv с летним вегетационным индексом $NDVI$ — характеристикой обилия растительности — отрицательная, а связь $NDVI$ с Ns_nat — положительная. Напротив, связь с перепадами $dNDVI$ для Ns_adv положительная (чем более гетерогенный полигон по данному показателю, тем больше адвентивных видов). Это согласуется с тем, что высокая продуктивность сообщества обычно препятствует инвазии [1].

За последние 20 лет среднегодовая температура в регионе повысилась на $0.98^\circ C$, а среднегодовые осадки снизились на 5% [47]. Полагают [1, 10], что потепление усилит инвазию. Наше изучение определяемых климатом и рельефом экологических условий произрастания адвентивных видов в Среднем Поволжье показало, что в отличие от условий произрастания аборигенных видов они ближе к полуаридным. Из этого следует, что наблюдаемый термоаридный тренд изменяющегося климата может благоприятствовать инвазии адвентивных видов в регионе. В литературе отмечалось [1, 6] агрессивное поведение

некоторых адвентивных видов по отношению к аборигенным видам. Выявленная в настоящей работе дифференциация в пространстве адвентивных и аборигенных видов, определяемая разным, часто противоположным, следованием климатическим и рельефным характеристикам, указывает на возможность согласованного разделения экотопов между этими фракциями. По нашему мнению [48], такая пространственная дифференциация может являться одним из механизмов снижения конкуренции в растительном сообществе. Подтверждением может служить слабая положительная связь между видовым богатством аборигенных и адвентивных видов ($R^2 = 0.03$) на изученных нами полигонах.

Описаны случаи, когда адвентивные виды оказывают на растительное сообщество позитивное влияние, увеличивая продуктивность, и даже бывают полезными: так, повсеместно растущий на Южном Урале адвентивный вид *Acer negundo* заселяет овраги и останавливает процесс их дальнейшего роста [1].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что существенную роль для числа адвентивных видов играют не только сами характеристики климата и рельефа, но и их гетерогенность. Тем не менее общая тенденция состоит в том, что число адвентивных видов положительно связано с температурой в отличие от аборигенных видов. Противоположны также связи числа адвентивных и аборигенных видов с характеристиками гидротермического баланса в регионе. Показательно, что возрастание дефицита воды приводит к увеличению числа адвентивных видов и снижению числа аборигенных; при этом известно, что дефицит воды возрастает с ростом температуры даже при постоянных осадках.

Поэтому при сохранении термоаридного тренда в регионе можно ожидать в ближайшие десятилетия интенсификацию процессов инвазии, прежде всего в южной части Среднего Поволжья.

Отметим, что вегетационный индекс NDVI отрицательно связан с числом адвентивных видов и положительно — с числом аборигенных. Поэтому если при потеплении аборигенные виды приведут к увеличению продуктивности растительного сообщества, то это может ослабить процессы инвазии.

Выявлены значительные различия в зависимости числа адвентивных и аборигенных видов

от факторов среды в Среднем Поволжье; эти различия указывают на согласованную дифференциацию в пространстве изученных фракций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания “Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна”, рег. номер 1021060107217-0-1.5.19.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института экологии Волжского бассейна РАН за помощь в полевых работах и рецензенту за сделанные замечания и предложенные коррекции текста.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: “Гилем”, 2012. 488 с.
2. Морозова О.В. Натурализовавшиеся чужеродные виды во флорах средней полосы Европейской России: гомогенизация или дифференциация? // Росс. журн. биол. инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 88–98.
3. Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility // Ecology. 1999. V.80. № 5. P. 1522–1536.
4. Kornaš J. Remarks on the analysis of a synanthropic flora // Acta Bot. Slovaca. Ser. A. Taxonomica, geobotanica. 1978. V. 3. P. 385–393.
5. Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Уральского ун-та, 1988. 124 с.
6. Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.
7. Drake J.M., Lodge D.M. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management // Proceedings of the Royal Society of London. 2004. Ser. B. V. 271. P. 575–580.

- <https://doi.org/10.31857/S0006813620120133>
8. O'Donnell J., Gallagher R.V., Wilson et al. Invasion hotspots for non-native plants in Australia under current and future climates // *Global Change Biology*. 2012. V. 18. P. 617–629.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02537.x>
 9. Duursma D.E., Gallagher R.V., Roger E. et al. Next-generation invaders? Hotspots for naturalised sleeper weeds in Australia under future climates // *PLoS One*. 2013. V. 8. Art. e84222.
 10. Dullinger I., Wessely J., Bossdorf O. et al. Climate change will increase the naturalization risk from garden plants in Europe // *Global Ecology and Biogeography*. 2017. V. 26. P. 43–53.
<https://doi.org/10.1111/geb.12512>
 11. Lamsal P., Kumar L., Aryal A., Atreya K. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change // *Ambio*. 2018. V. 47. P. 697–710.
 12. Adhikari D., Tiwary R., Barik S.K. Modelling hotspots for invasive alien plants in India // *PLoS One*. 2015. V. 10. Art. e0134665.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134665>
 13. Adhikari P., Jeon J.-Y., Kim H.W. et al. Potential impact of climate change on plant invasion in the Republic of Korea // *Journal of Ecology and Environment*. 2019. V. 43. Art. 36.
<https://doi.org/10.1186/s41610-019-0134-3>
 14. Shrestha U.B., Shrestha B.B. Climate change amplifies plant invasion hotspots in Nepal // *Diversity and Distributions*. 2019. V. 25. P. 1599–1612.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12963>
 15. Allen J.M., Bradley B.A. Out of the weeds? Reduced plant invasion risk with climate change in the continental United States // *Biological Conservation*. 2016. V. 203. P. 306–312.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.015>
 16. Bezeng B.S., Morales-Castilla I., van der Bank M. et al. Climate change may reduce the spread of non-native species // *Ecosphere*. 2017. V. 8. Art. e01694.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.1694>
 17. Pyšek P., Pergl J., Essl F. et al. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // *Preslia*. 2017. V. 89. P. 203–274.
<https://doi.org/10.23855/preslia.2020.353>
 18. Pyšek P., Kučera T., Jarošič V. Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape // *Global Ecology and Biogeography*. 2002. V. 11. P. 279–289.
<https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00288.x>
 19. Catford J.A., Vesk P.A., White M.D., Wintle B.A. Hotspots of plant invasion predicted by propagule pressure and ecosystem characteristics // *Diversity and Distributions*. 2011. V. 17. P. 1099–1110.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00794.x>
 20. Petitpierre B., McDougall K., Seipel T. et al. Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? // *Ecological Applications*. 2016. V. 26. P. 530–544.
<https://doi.org/10.1890/14-1871>
 21. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже Е.А. Уровень полноты и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // *Журн. общ. биол.* 2009. Т. 70. № 4. С. 328–340.
 22. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
 23. Иванова А.В., Костина Н.В. Выявление площади минимум-ареала конкретной флоры с учетом антропогенной трансформации территории // *Изв. Самарского научного центра РАН*. 2015. Т. 17. № 4. С. 77–80.
 24. Юрцев Б.А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // *Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Мат-лы II рабочего совещания по сравнительной флористике*. Л.: Наука, 1987. С. 47–66.
 25. Камелин Р.В. География растений. Учеб. пос. СПб.: Изд-во ВВМ, 2018. 306 с.
 26. Иванова А.В., Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. Материалы к флоре урочища Байтуган Камышлинского района Самарской области // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2011. № 9. С. 187–217.
 27. Раков Н.С. Флора села Большое Нагаткино (Ульяновское Предволжье) // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. 2015. Т. 24. № 2. С. 125–154.
 28. Савенко О.В., Саксонов С.В., Сенатор С.А. Материалы для флоры Узюковского лесного массива // *Исследования в области естественных наук и образования*. Самара, 2011. Вып. 2. С. 48–53.
 29. Саксонов С.В., Савенко О.В., Иванова А.В., Конева Н.В. Флора Сусканского заказника в Самарской области (Низменное Заволжье, Мелекесско-Ставропольский флористический район) // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2007. № 2. С. 125–156.
 30. Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. и др. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2015. Т. 9. № 1. С. 32–101.
 31. Варгот Е.В., Хапугин А.А., Чугунов Г.Г., Гришуткин О.Г. Сосудистые растения Мордовского заповедника (аннотированный список видов). Изд. 2-е, переработанное и дополненное. Под ред. Силаевой Т.Б. М.: Комиссия РАН по сохранению биол. разнообразия, ИПЭЭ РАН, 2016. 68 с.
 32. Силаева Т.Б., Чугунов Г.Г., Кирюхин И.В. и др. Флора национального парка “Смольный”. Мхи

- и сосудистые растения: аннотированный список видов / Под ред. Новикова В.С. и Силаевой Т.Б. М.: Комиссия РАН по сохранению биол. разнообразия. 2011. 128 с.
33. Список сосудистых растений Раифского леса, составленный Л.Н. Васильевой и А.Д. Плетневой-Соколовой (по материалам исследований 1925 г.), дополненный данными А.П. Ильинского (1943 г.) // Труды Волжско-Камского государственного заповедника. Казань, 1968. Вып. 1. С. 40–59.
 34. Гафурова М.М. Флора национального парка “Чаваш вармане”. Сосудистые растения: аннотированный список видов // Научные труды национального парка “Чаваш вармане”. Чебоксары, 2012. Т. 4. 162 с.
 35. Прохоров В.Е., Рогова Т.В. Дополнение к флоре Саралинского участка Волжско-Камского заповедника // Труды Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Казань: Фолиант, 2016. Вып. 7. С. 173–175.
 36. Сенатор С.А., Васюков В.М. Конспект чужеродных растений Среднего Поволжья // Фиторазнообразия Восточной Европы. 2019. Т. 13. № 4. С. 353–396.
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10057>
 37. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. V. 25. P. 1965–1978.
<https://doi.org/10.1002/joc.1276>
 38. Шарый П.А., Шарая Л.С., Сидякина Л.В. Связь NDVI лесов и характеристик климата Волжского бассейна // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2020. Т. 17. № 4. С. 154–163.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2020-17-4-154-163>.
 39. Wood J. Overview of software packages used in geomorphometry / Eds. Hengl T., Reuter H.I. Geomorphometry: Concepts, software, applications. Amsterdam: Elsevier, 2009. V. 33. P. 257–267.
[https://doi.org/10.1016/S0166-2381\(08\)00010-x](https://doi.org/10.1016/S0166-2381(08)00010-x)
 40. Шарый П.А., Пинский Д.Л. Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрацией металлов и рельефом // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1344–1356. DOI: 10.7868/S0032180X13090104 [Shary P.A., Pinskiy D.L. Statistical evaluation of the relationships between spatial variability in the organic carbon content in gray forest soils, soil density, concentrations of heavy metals, and topography // Eurasian Soil Science. 2013. V. 46. P. 1076–1087. DOI: 10.1134/S1064229313090044]
 41. Montgomery D.C., Peck E.A. Introduction to linear regression analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982. 504 p.
 42. Currie D.J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant- species richness // The American Naturalist. 1991. V. 137. P. 27–49.
 43. Lutz J.A., van Wageningen J.W., Franklin J.F. Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park // Journal of Biogeography. 2010. V. 37. P. 936–950.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02268.x>
 44. Hoyleman Z.H., Jencso K.G., Hu J. et al. The topographic signature of ecosystem climate sensitivity in the western United States // Geophysical Research Letters. 2019. V. 46. P. 14508–14520.
<https://doi.org/10.1029/2019GL085546>
 45. Будыко М.И. Тепловой баланс земной поверхности. Л.: Гидрометеиздат, 1956. 256 с.
 46. Шарая Л.С. Прогнозное картографирование лесных экосистем (ландшафтно-экологический подход) // Изв. Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 38–47.
 47. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. М.: Росгидромет, 2020. 97 с.
 48. Шарый П.А., Шарая Л.С., Сидякина Л.В., Саксонов С.В. Влияние факторов среды на разнообразие жизненных форм травянистой растительности юга лесостепи // Экология. 2020. № 1. С. 16–24. DOI: 10.31857/S0367059720010126 [Shary P.A., Sharaya L.S., Sidiyakina L.V., Saksonov S.V. Impact of environmental factors on the life-form diversity of grassland vegetation in the southern forest-steppe // Russ. J. of Ecology. 2020. V. 51. P. 13–21. DOI: 10.1134/S1067413620010129]

RELATIONS OF THE SPECIES WEALTH OF ADVENTIVE AND ABORIGINAL FRACTIONS OF FLORAS WITH THE CHARACTERISTICS OF CLIMATE AND RELIEF IN THE MIDDLE VOLGA REGION

L. S. Sharaya^{a, *}, A. V. Ivanova^b, P. A. Shariy^c, R. S. Kuznetsova^b, N. V. Kostina^b,
and G. S. Rosenberg^b

^a *All-Russian Research Institute of Agrochemistry, Russia, 127434 Moscow*

^b *Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences, Russia, 445003 Samara region, Tolyatti*

^c *Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Russia 142290 Moscow region, Pushchino*

* e-mail: l_sharaya@mail.ru

Abstract — Overall, 34 local floras of vascular plants were analyzed at testing sites in the Middle Volga region with an area of 400 km². Noticeable differences were revealed in the nature of correlations between the number of species of adventitious and native flora fractions and environmental factors: climate and relief. In the region, the number of native species is negatively related to air temperature, evaporation rates, and water deficit, while adventive species show a positive relationship with these characteristics. Adventive species are more often found in gently sloping lowlands in polygons characterized by increased elevation differences and drainage area. In general, adventitious species are more associated with semi-arid conditions in sites with relatively high ranges of environmental factors and standard deviation. Multiple regression showed that adventive species are more closely related to environmental factors than native species. In the region, adventive species are distributed predominantly in places (ecotopes) with increased environmental heterogeneity. An analysis of the relationships with environmental factors of the studied fractions may indicate that their distribution on the test sites is consistent, as a result of which they do not show opposition, which is also confirmed by the weak positive relationship between the richness of their species.

Keywords: vascular plants, adventive species, native species, environmental factors, environmental heterogeneity, Middle Volga region

УДК 574.34, 598.288.7

ОЦЕНКА ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ САМОПОДДЕРЖИВАЮЩИХСЯ ГРУППИРОВОК МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA* (PASSERIFORMES: MUSCICAPIDAE) С УЧЕТОМ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ, ГНЕЗДЯЩЕЙСЯ В ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2024 г. В. Г. Гриньков^{a, b, *}, Х. Штернберг^c

^a Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Россия 119234 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

^b Биологический институт Томского государственного университета, Россия 634050 Томск, просп. Ленина, 36

^c Рабочая группа по орнитологическим популяционным исследованиям Брауншвейга, Германия 38104 Брауншвейг
*e-mail: v.grinkov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.09.2023 г.

После доработки 06.03.2024 г.

Принята к публикации 26.03.2024 г.

Представлены основные демографические параметры группировки западно-сибирской популяции мухоловки-пеструшки, гнездящейся в естественных местообитаниях, в различные периоды динамики численности. Проанализированы средние значения, диапазон, границы и направление изменений выживаемости половозрелых особей, плодовитости и вероятности их отлова в разном возрасте. С использованием матричных моделей популяционной структуры и динамики численности популяции дана оценка истинной выживаемости слетков. Указан диапазон значений демографических параметров, который характеризует жизнеспособные группировки исследованного вида птиц.

Ключевые слова: мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*, состояние популяции, периоды динамики численности, демографические параметры, истинная выживаемость слетков, матричная модель, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059724040065 EDN: BIRKKT

При популяционных исследованиях возникает потребность сравнить состояние популяций как в разные периоды наблюдений и в различных частях ареала, так и в разных местообитаниях в пределах одной популяции [1]. Очень часто такая необходимость появляется, когда требуется сравнительная оценка состояния популяций, обитающих в различных условиях среды — как в естественных (или мало трансформированных), так и в измененных человеком местообитаниях [2]. Естественными показателями состояния популяции являются ее демографические параметры. Однако их использование для сравнительного анализа имеет ряд уязвимых мест: они характеризуют состояние популяции только в том месте и в тот период исследований, для которых данные параметры были получены [1]. Кроме того, использование этих параметров осложняется тем, что большинство

из них взаимосвязаны и взаимозависимы: изменение одного из них может приводить к большим изменениям других [1, 3, 4].

Известно, что такие характеристики популяций, как темпы размножения, смертность, иммиграция и эмиграция, подвержены значительным колебаниям [5–8], которые сопровождают разные периоды в динамике численности природных популяций. Следовательно, сравнительная оценка состояния популяций путем прямого сопоставления параметров, полученных на разных этапах динамики численности, затруднительна. Даже в тех случаях, когда удастся продемонстрировать негативное влияние поллютантов на организм животных [9–11] и есть связь между уровнем загрязнения ландшафтов и некоторыми популяционными показателями [9, 12–16], трудно оценить состояние популяции, используя только данные о выживаемости и плодовитости особей. Метапопуляции различных видов животных, состоящие

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по doi статьи.

из взаимодействующих популяций, представляют собой устойчивые живые системы, способные обитать в широком спектре внешних условий среды [17, 18]. Для оценки состояния популяций в различных местообитаниях необходимо понимание значимости изменений наиболее важных демографических показателей, определяющих динамику численности популяции изучаемого вида. Количество и размеры трансформированных человеком территорий постоянно растут, поэтому формирование экологически устойчивой антропогенно измененной среды становится одной из основных целей многих международных программ в области охраны окружающей среды и сохранения биоразнообразия [19, 20]. В этой связи исследования пределов устойчивости природных популяций разных видов птиц, способных в том числе заселять урбанизированные и подверженные техногенному влиянию местообитания, могут иметь большое прикладное значение.

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) — один из модельных видов птиц в популяционной экологии. В лесных биоценозах или их аналогах в урбанизированной среде вид предъявляет простые требования к условиям обитания — наличие укрытий для строительства гнезда. Эта особенность мухоловки-пеструшки позволяет легко привлекать ее для гнездования на любые лесные территории, включая измененные человеком местообитания [21–23]. Вместе с тем по имеющимся в литературе сведениям можно сделать вывод о том, что демографические характеристики группировок птиц в городских условиях и при техногенной нагрузке отличаются от таковых в естественных местообитаниях [2, 21–23]. Эти группировки не теряют жизнеспособности, но ответ на вопрос о том, что обеспечивает их устойчивость, еще не дан.

Ответ на этот вопрос может быть получен, если будут известны пределы колебаний демографических параметров популяций, обитающих в естественной среде, не отягощенной антропогенной нагрузкой. Более чем 20-летний мониторинг популяции мухоловки-пеструшки в Западной Сибири в естественном местообитании позволил получить данные о наиболее важных демографических параметрах на фоне естественных колебаний численности вида. Характеристики, полученные для каждого из двух выделенных периодов — относительно стабильной численности и достаточно сильного ее падения, дают возможность оценить как диапазон их изменчивости, так и выявить те их значения, которые могут обеспечивать относительно устойчивое существование группировки.

Цель настоящей работы — рассчитать средние значения выживаемости, плодовитости и вовлеченности птиц в размножение, а также установить диапазон их изменчивости в группировке мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), гнездящейся в естественном местообитании, в разные периоды динамики численности западно-сибирской популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мухоловка-пеструшка — небольшая, массой ~12 г, насекомоядная мигрирующая лесная птица. Вид зимует в субэкваториальной Африке [24, 25] и размножается в лесах Евразии: гнездовой ареал мухоловки-пеструшки простирается от Испании на западе до р. Енисей на востоке. Сибирские популяции продолжают расширять ареал на восток [26, 27]. В то же время численность европейских популяций значительно сократилась за последние десятилетия: на 29% — по всей Европе (с 1980 г.) и на 43% — в Великобритании (с 1995 г.) [28]. Птицы размножаются один раз в год. Мухоловка-пеструшка — облигатный дуплогнездник. При наличии искусственных укрытий (гнездовых домиков) практически все птицы, обитающие на данной территории, поселяются в них. Самцы находят места для гнезд, охраняют прилегающую к ним территорию и привлекают самок. Самки строят гнезда и насиживают кладку [24, 25]. Полная кладка в среднем насчитывает 6–7 яиц. Самец и самка вместе выкармливают примерно 5–6 птенцов [23, 25, 29, 30]. Доминирующая система спаривания у мухоловки-пеструшки — социальная моногамия в каждом сезоне гнездования [31–33]. В настоящее время мухоловка-пеструшка *de facto* стала одним из главных модельных объектов в популяционной экологии птиц.

Представленные в настоящей работе результаты были получены в ходе долговременных исследований вида, начатых в 2001 г. и продолжающихся до настоящего времени. В 13 км южнее г. Томска (56°21' с.ш., 84°56' в.д.) для привлечения птиц на разные по площади участки леса были размещены искусственные гнездовья. Участки расположены на правом берегу р. Томь, покрытом смешанным лесом, характерным для подзоны осиново-березовых лесов таежной зоны Западной Сибири. Число искусственных гнездовий, находящихся под контролем, менялось от 200 до 381 [2], расстояние между ними составляло примерно 30 м. Подробное описание объекта исследований, карту места проведения исследований и детальное его описание можно найти в наших публикациях [2, 31–33].

В течение гнездового периода каждый гнездовой домик проверяли один раз в пять дней, чтобы зафиксировать дату начала кладки, число яиц в полной кладке, размер выводка и количество успешно вылетевших птенцов. Идентификацию и кольцевание особей проводили при их отлове на гнездах, птенцов кольцевали в возрасте 9–11 дней [2, 31–33].

За период наблюдений (с 2001 г. по 2022 г.) была прослежена судьба 4381 гнезда, 2621 самки и 2342 самцов; окольцовано 22 852 птенца, из которых 1669 особей (755 самок и 914 самцов) впоследствии гнездились на контролируемых участках. Полнота отлова самцов составила 91.85%, самок – 99.33% (от числа успешных гнезд). Гнездом или попыткой гнездования считали только те случаи, когда самки откладывали в гнездо хотя бы одно яйцо. Попытка гнездования была успешной (результативной), если из гнезда вылетал хотя бы один птенец. Автохтонами мы называем особей, окольцованных на контролируемых площадках птенцами, т.е. птиц известного происхождения, выращенных родителями на исследуемых участках. Возраст птенцов (слетков) принимался равным нулю [34]. Возраст автохтонов второго календарного года жизни обозначали 1 (возможное первое гнездование, первогодок), автохтонов третьего календарного года – 2 (возможное второе гнездование, второгодок) и т.д. Птицами неизвестного происхождения, или аллохтонами, мы называем всех половозрелых птиц, впервые пойманных и окольцованных взрослыми на гнездах. В настоящей публикации для расчета всех демографических параметров были использованы только данные по автохтонам. Анализ данных выполнен с помощью языка программирования R (версия 4.1.1) [35] в среде RStudio [36].

В многолетней динамике численности популяции были выделены два периода: 2001–2008 гг. (стабильная численность) и 2009–2018 гг. (снижающаяся численность) [2]. Периоды выделяли визуально по динамике численности птиц в группировке [2] с учетом конечной скорости роста популяции (лямбды) (см. табл. 1). Все интересующие нас демографические параметры были рассчитаны для каждого из этих периодов отдельно.

Видимую возрастную выживаемость (ϕ_x , age specific apparent survival rate) и вероятность отлова по возрастам (p_x , age specific encounter probability) рассчитывали на основе истории встреч особей в модели Кормака-Джолли-Себера (Cormack-Jolly-Seber, CJS) [37–39] в пакете программ MARK [40] с использованием библиотеки RMark [41]. Возрастная вероятность отлова отражает в основном

способность птиц войти в репродуктивную часть популяции [2]. Показатель $1-p_x$ дает максимальную оценку неразмножающейся части особей данного возраста в изучаемой популяции. Их вклад в среднюю возрастную плодовитость в популяции равен нулю. Среднюю возрастную плодовитость особи f_x (половина от числа слетков) рассчитывали для всех гнездившихся птиц известного происхождения, включая нерезультативные попытки гнездования, где число слетков было нулевым.

Оценки возрастной вероятности отлова птиц и видимой возрастной выживаемости половозрелых птиц, получаемых непосредственно из историй их встреч, в изучаемой популяции, по-видимому, близки к их реальным, физическим значениям [2]. Однако оценки видимой выживаемости слетков (ϕ_0), получаемые из истории встреч особей, заведомо ниже их истинной выживаемости, так как именно в этом возрасте происходит основное расселение птиц (безвозвратная эмиграция), при которой они навсегда уходят из-под контроля исследователя [42]. Оценить истинную выживаемость слетков (ϕ'_0) можно лишь косвенным способом [3, 43, 44]. Для этого необходимо рассчитать наблюдавшуюся конечную скорость роста популяции (λ') и использовать матричные модели популяционной структуры, которые связывают все анализируемые демографические параметры, включая λ' .

Значения конечной скорости роста популяции λ' для периодов стабильной и снижающейся численности рассчитывали по динамике численности с помощью регрессионного анализа [45, 46]. Численность – число гнезд в 250 искусственных гнездовьях, рассчитанное с помощью средней заселенности гнездовых домиков в конкретном сезоне [2]. Для расчета истинной выживаемости слетков (ϕ'_0) были использованы проекционные матрицы популяции, структурированные по возрасту особи (матрицы Лесли) [1, 3, 4, 47] в виде:

$$\begin{bmatrix} 0 & f_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ \phi'_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \phi_3 & \phi_4 \end{bmatrix} \quad \text{или} \quad \begin{bmatrix} 0 & f_1 p_1 & f_2 p_2 & f_3 p_3 & f_4 p_4 \\ \phi'_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \phi_3 & \phi_4 \end{bmatrix}$$

для вероятности отлова $p_x = 1$ или $p_x \neq 1$ соответственно. В приведенных матрицах f'_x — средняя возрастная плодовитость для возраста x ($x = 1, 2, \dots, \geq 4$), ϕ'_0 — истинная выживаемость слетков, ϕ_x — видимая выживаемость половозрелых особей в возрастном классе x , где x равен 1, 2, 3, 4 года и старше, p_x — возрастная вероятность отлова для возрастного класса x ($x = 1, 2, 3, 4$ года и старше).

Параметры указанных проекционных матриц и λ' связаны характеристическими уравнениями $\lambda^5 - \lambda^4\phi_4 - \lambda^3f_1\phi'_0 + \lambda^2(f_1\phi'_0\phi_4 - f_2\phi'_0\phi_1) + \lambda(f_2\phi'_0\phi_1\phi_4 - f_3\phi'_0\phi_1\phi_2) + f_3\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_4 - f_4\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_3 = 0$ в случае $p_x = 1$ и

$$\lambda^5 - \lambda^4\phi_4 - \lambda^3f_1p_1\phi'_0 + \lambda^2(f_1p_1\phi'_0\phi_4 - f_2p_2\phi'_0\phi_1) + \lambda(f_2p_2\phi'_0\phi_1\phi_4 - f_3p_3\phi'_0\phi_1\phi_2) + f_3p_3\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_4 - f_4p_4\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_3 = 0 \text{ в случае } p_x \neq 1.$$

Вид характеристического уравнения мы получали с помощью программы GNU Octave версии 7.3.0 [48]. Данные уравнения позволяют рассчитать искомые значения ϕ'_0 подстановкой значений других параметров, оцененных описанными выше методами.

При построении проекционных матриц использовали значения ϕ_x и p_x тех возрастных классов, которые оказывали наибольшее влияние на конечную скорость роста популяции [2]. Кроме того, оценки видимой выживаемости для особей старших возрастных классов (5 лет и более) не точны (95%-ный доверительный интервал для них может охватывать фактически всю область допустимых значений — от нуля до единицы) [2]. Поэтому в проекционных матрицах возрастной класс 4 года включает всех особей в возрасте от 4 лет и старше.

Удельное отклонение, показывающее масштабы изменения средних значений параметров между двумя периодами в процентах, рассчитывали по формуле:

$$|m_{st} - m_d| / ((m_{st} + m_d) / 2) \times 100\%,$$

где m_{st} и m_d — средние значения параметра для периодов стабильной и снижающейся численности соответственно.

Расчет 95%-ного доверительного интервала для средних значений распределенных величин (средние значения возрастной плодовитости) выполняли бутстрэп-методом с помощью функции `ci_mean` библиотеки `confintr`. Для проверки гипотезы о том,

что распределения переменной в двух группах различаются по мерам центральной тенденции (математическое ожидание, медиана), мы использовали критерий Манна-Уитни (Mann-Whitney-Wilcoxon test) (функция `wilcox.test`). Корректировку уровня значимости p при множественных сравнениях выполняли по методу Бенджамини-Хохберга (the false discovery rate [49]) с помощью функции `p.adjust`. Выбор из нескольких моделей той, которая лучше всего описывает данные, делали на основе скорректированного информационного критерия Акаике (AIC_c), разницы между ними (DAIC_c) и нормированного веса Акаике (w) (normalized Akaike weight) [40, 44, 50].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе изучения мухоловки-пеструшки в Западной Сибири в естественном местообитании наблюдали два периода динамики ее численности — относительно стабильной численности и ее падения [2]. Результаты расчетов основных демографических параметров изучаемой популяции для каждого из этих периодов приведены в табл. 1. Таблица содержит демографические характеристики возрастных классов, сильнее всего влияющих на изменения конечной скорости роста популяции [2].

Максимальные изменения динамики численности между разными периодами отмечены для возрастной выживаемости особей, при этом сильнее большинства остальных показателей изменялись истинная и видимая выживаемости слетков (см. табл. 1). Видимая выживаемость самок рассмотренных возрастов менялась без какой-либо четкой тенденции между периодами: в возрасте 1 и 3 года она была меньше в период падения численности, а в возрасте 2 года — в период стабильной численности. Выживаемость половозрелых самцов изменялась в меньшей степени (меньше удельное отклонение для этих параметров) по сравнению с показателями выживаемости половозрелых самок. Все возрастные показатели видимой выживаемости у самцов были несколько больше в период падения численности популяции.

Изменения вероятности отлова по возрастам, которые фактически характеризуют долю птиц данного возраста, вошедших в репродуктивную часть популяции, аналогичны вариации видимой выживаемости половозрелых птиц: нет однозначных изменений между периодами, 95%-ные доверительные интервалы возрастных оценок для разных периодов фактически полностью перекрываются. Кроме того, удельное отклонение вероятности

Таблица 1. Демографические параметры группировки мухоловки-пеструшки, гнездящейся в естественном местообитании, в разные периоды динамики численности западно-сибирской популяции

Характеристика	Возраст x , лет	Пол	Постоянная численность (2001–2008 гг.)	Снижающаяся численность (2009–2018 гг.)	Удельное отклонение, %
λ'			1.019 [0.83, 1.251]	0.907 [0.787, 1.045]	11.6
Истинная выживаемость слетков, ϕ'_0	$0_{(p=1)}$	♀	0.204	0.106	63.7
		♂	0.208	0.128	47.5
	$0_{(p \neq 1)}$	♀	0.355	0.179	65.8
		♂	0.353	0.205	52.9
Видимая выживаемость, ϕ_x	0	♀	0.120 [0.106, 0.136]	0.098 [0.082, 0.116]	20.2
		♂	0.145 [0.129, 0.162]	0.104 [0.090, 0.120]	32.9
	1	♀	0.563 [0.476, 0.646]	0.487 [0.393, 0.582]	14.5
		♂	0.529 [0.448, 0.608]	0.556 [0.468, 0.641]	5.0
	2	♀	0.453 [0.379, 0.530]	0.501 [0.399, 0.603]	10.1
		♂	0.448 [0.361, 0.538]	0.457 [0.375, 0.542]	2.0
	3	♀	0.454 [0.335, 0.578]	0.321 [0.207, 0.461]	34.3
		♂	0.350 [0.252, 0.463]	0.436 [0.319, 0.561]	21.9
Вероятность отлова, p_x	1	♀	0.412 [0.355, 0.471]	0.382 [0.315, 0.454]	7.6
		♂	0.479 [0.419, 0.540]	0.446 [0.383, 0.511]	7.1
	2	♀	0.699 [0.616, 0.770]	0.690 [0.593, 0.773]	1.3
		♂	0.697 [0.610, 0.772]	0.726 [0.636, 0.800]	4.1
	3	♀	0.847 [0.732, 0.919]	0.844 [0.675, 0.933]	0.4
		♂	0.778 [0.634, 0.876]	0.833 [0.701, 0.914]	6.8
Плодовитость, f_x	1	♀	2.59 [2.46, 2.70]**	2.30 [2.14, 2.44]**	12.0
		♂	2.84 [2.74, 2.95]*	2.72 [2.61, 2.82]*	4.4
	2	♀	2.77 [2.63, 2.89]	2.79 [2.62, 2.92]	0.8
		♂	2.86 [2.71, 2.98]*	3.08 [2.97, 3.20]*	7.5
	3	♀	2.78 [2.60, 2.94]	2.90 [2.68, 3.06]	4.3
		♂	2.85 [2.67, 3.02]	3.01 [2.82, 3.18]	5.4

Примечание. В квадратных скобках указан 95%-ный доверительный интервал. Истинная выживаемость слетков (ϕ'_0) рассчитана как с учетом наблюдавшейся вероятности отлова особей ($\phi'_{0(p \neq 1)}$; $1 - p_x$ особей данного возраста не принимают участия в размножении), так и для ситуации, как если бы все особи в данном возрасте могли размножаться ($\phi'_{0(p=1)}$; $1 - p_x = 0$, неразмножающихся особей нет). Звездочками обозначены уровни значимости различий: ** (для самок f_1) $p = 0.00064$ ($p = 0.0019$ после коррекции на множественные сравнения), * (для самцов f_1) $p = 0.046$ ($p = 0.069$ после коррекции на множественные сравнения); (для самцов f_2) $p = 0.033$ ($p = 0.069$ после коррекции на множественные сравнения).

отлова является одним из самых низких среди всех рассмотренных характеристик (см. табл. 1).

Моделирование в MARK показало, что рассматриваемые периоды динамики численности популяций достоверно различаются по показателям видимой выживаемости птиц и их вероятностям отлова в репродуктивной части популяции (При-

ложение, табл. S1). Например, различия в скорректированных информационных критериях Акаике ($DAIC_c$) между лучшими моделями (учитывают изменения в видимой выживаемости и вероятности отлова особей разного возраста, пола и периода динамики численности, включая взаимодействия; Приложение, табл. S1, строки 1 и 2), и моделью, в которой период динамики численности не учитывался

(Приложение, табл. S1, строка 28), составляют 28.45 и 28.57 соответственно. Это означает, что вероятность реализации второй модели по сравнению с первыми для данного набора данных фактически равна нулю (Приложение, табл. S1) [44, 51].

Средние значения числа слетков у самцов всех рассмотренных возрастов и самок старше одного года мало различаются между разными периодами динамики численности популяции (см. табл. 1). Лишь плодовитость самок-первогодок статистически достоверно снижалась в период падения численности популяции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ чувствительности и эластичности проекционных матриц популяции показал, что наиболее важными демографическими параметрами, оказывающими наибольшее влияние на конечную скорость роста популяции, являются оценки видимой выживаемости слетков и особей в возрасте до 2 лет. Выживаемость и плодовитость особей старше 4 лет очень мало влияют на динамику численности популяции [2]. В исследовании, в котором моделировали динамику численности семи популяций мухоловки-пеструшки в Великобритании, изменения в краткосрочных и долгосрочных темпах роста популяций также объясняли вариациями ежегодной выживаемости особей и их дисперсией [28]. В целом оценки видимой выживаемости половозрелых птиц (ϕ_1 , ϕ_2 и ϕ_3) неоднаправленно изменялись между разными периодами, а их 95%-ные доверительные интервалы сильно перекрываются, в отличие от оценок выживаемости слетков.

В разных частях ареала мухоловки-пеструшки было показано, что доля птиц, не принимающих участия в размножении, остается примерно одинаковой как при относительно высокой, так и при низкой плотности гнездования популяции [52–54]. По-видимому, наблюдавшиеся в нашем исследовании колебания численности вида в естественном местообитании все еще недостаточны для того, чтобы повлиять на соотношение гнездящихся и негнездящихся птиц. Причины того, что в популяции часть птиц не принимает участия в размножении при наличии свободных мест для гнездования, не ясны [54]. Величина репродуктивного резерва в популяциях мухоловки-пеструшки может быть действительно впечатляющей: только среди первогодок в размножении могут не принимать участия 51–91% самцов и 44–74% самок [53, 54].

В европейских популяциях мухоловки-пеструшки для поддержания относительно стабильной численности популяции, по разным оценкам, должно выживать от 23 до 29% слетков [24, 52]. Считается, что для мелких воробьиных птиц в целом выживаемость неполовозрелых особей от 25 до 30% может обеспечивать устойчивое поддержание численности популяции [5].

По-видимому, основной вклад в то, что моделирование в MARK демонстрирует достоверные различия по показателям видимой выживаемости птиц и их вероятностям отлова в репродуктивной части популяции (см. Приложение 1, табл. S1), вносит выживаемость слетков (см. табл. 1).

Сопоставимые с нашими данные по возрастной плодовитости птиц в разные периоды динамики численности популяции мухоловки-пеструшки нам не известны. Обширные данные по средним значениям числа слетков у птиц разного возраста из других частей ареала показывают, что пары с самками-первогодками чаще отличаются меньшими выводками [25, 55]. В целом для мухоловки-пеструшки характерна очень высокая успешность гнездования в искусственных укрытиях для гнезд и стабильность в средних значениях плодовитости популяций в пределах ее обширного ареала [2, 25, 29, 30].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценки демографических параметров показывают, что исследуемая популяция мухоловки-пеструшки обладает высокой устойчивостью. Важнейшим параметром, сильнее всего влияющим на конечную скорость роста популяции, является выживаемость слетков. Следовательно, жизнеспособность изучаемой группировки мухоловки-пеструшки определяется прежде всего выживаемостью неполовозрелых птиц. Ее значение на уровне ~20% может поддерживать численность популяции, если все птицы будут принимать участие в размножении, а их успех гнездования будет сохраняться на очень высоком уровне. Неучастие в размножении части особей и снижение репродуктивного успеха должно быть скомпенсировано выживаемостью неполовозрелых птиц. При высоком успехе гнездования выживаемость слетков выше ~20% формирует избыток особей, которые не принимают участия в размножении. При наблюдавшемся числе негнездящихся птиц в естественном местообитании выживаемость неполовозрелых птиц в самоподдерживающейся группировке должна быть на уровне ~30%.

По нашему мнению, полученные оценки выживаемости, плодовитости и вероятности отлова птиц в популяции мухоловки-пеструшки в разные периоды динамики ее численности, а также использование проекционных матриц популяции для расчета истинной выживаемости слетков и прогнозирования динамики численности популяции позволят в будущем сделать обоснованный вывод об устойчивости различных популяций данного вида, обитающих в том числе в урбанизированных и подверженных техногенному влиянию местообитаниях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование в период с 2001 по 2021 г. проводилось в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121031600198-2. Сбор данных в 2022 и 2023 гг. и результаты исследований, представленные в данной публикации, получены за счет средств Российского научного фонда (проект № 22-24-00468).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны С.С. Москвитину, Н.С. Москвитиной и С.И. Гашкову за постоянную помощь и поддержку при организации и проведении полевых работ в Томской области, Н.С. Москвитиной – за обсуждение текста рукописи и ценные замечания к нему.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работа соответствует требованиям законодательства Российской Федерации, а также международным требованиям к этическим стандартам. Все процедуры были прижизненными для птиц и не требовали их длительного изъятия из природы. После отлова, описания и мечения кольцами все птицы немедленно возвращались в природу. Исследуемый нами вид не включен в список угрожаемых видов птиц Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией МГУ по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии № 89-о от 22 марта 2018 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Логофет Д.О., Уланова Н.Г. От мониторинга популяции к математической модели: новая парадигма популяционного исследования // Журнал общ. биол. 2021. Т. 82. № 4. С. 243–269. <https://doi.org/10.31857/s0044459621040035>
2. Гриньков В.Г., Штернберг Х. От наблюдений за популяциями к оценке их состояния: опыт комплексного изучения демографических параметров западно-сибирской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Muscicapidae, Passeriformes) // Зоол. журн. 2023. Т. 102. № 8. С. 890–913. <https://doi.org/10.31857/S0044513423080056>
3. Noon B.R., Sauer J.R. Population models for passerine birds: structure, parameterization, and analysis // Wildlife 2001: Populations. Springer Netherlands, 1992. P. 441–464. https://doi.org/10.1007/978-94011-2868-1_34
4. Caswell H. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2-nd ed. Sinauer Associates, Inc., 2001. 722 p.
5. Паевский В.А. Демография птиц. Т. 125 / Под ред. Скарлато О.А. Л.: Наука, 1985. 285 с. (Труды Зоол. ин-та АН СССР).
6. Begon M., Mortimer M., Thompson D.J. Population ecology: A unified study of animals and plants. Oxford: Blackwell Science Ltd., 1996. 247 p.
7. Pianka E.R. Evolutionary ecology. 2011.
8. Vandermeer J.H., Goldberg D.E. Population Ecology: First Principles. Princeton & Oxford: Princeton University Press, 2013. 288 p.
9. Бельский Е.А. Экология птиц импактных регионов: Дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 274 с.
10. Berglund Å.M.M., Ingvarsson P.K., Danielsson H., Nyholm N.E.I. Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // Environmental Pollution. 2010. V. 158. № 5. P. 1368–1375. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.01.005>
11. Rainio M.J., Kanerva M., Salminen J.-P. et al. Oxidative status in nestlings of three small passerine species exposed to metal pollution // Science of The Total Environment. 2013. V. 454/455. P. 466–473. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.03.033>
12. Eeva T., Lehikoinen E. Recovery of breeding success in wild birds // Nature. 2000. V. 403. № 6772. P. 851–852. <https://doi.org/10.1038/35002672>
13. Рыбкин А.И., Рыбкина Д.О. Оценка уровня загрязненности хлорорганическими соединениями крови мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на территории крупного промышленного центра // Поволжский экологич. журн. 2006. № 1. С. 51–60.

14. Eeva T., Hakkarainen H., Belskii E. Local survival of pied flycatcher males and females in a pollution gradient of a Cu smelter // *Environmental Pollution*. 2009. V. 157. № 6. P. 1857–1861. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.01.015>
15. Eeva T., Lehikoinen E. Polluted environment and cold weather induce laying gaps in great tit and pied flycatcher // *Oecologia*. 2010. V. 162. № 2. P. 533–539. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1468-9>
16. Belskii E., Lyakhov A. Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter // *Environmental Pollution*. 2022. V. 302. Art. 119089. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119089>
17. Howe R.W., Davis G.J., Mosca V. The demographic significance of ‘sink’ populations // *Biological Conservation*. 1991. V. 57. № 3. P. 239–255. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(91\)90071-G](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90071-G)
18. Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford University Press, 1999. 313 p.
19. UN Department of Public Information. Earth Summit: Agenda 21: UN Conference on Environment and Development (1992: Rio de Janeiro, Brazil). New York: United Nations Department of Public Information, 1992. 351 p.
20. Fernández-Sánchez G., Rodríguez-López F. A methodology to identify sustainability indicators in construction project management – Application to infrastructure projects in Spain // *Ecological Indicators*. 2010. V. 10. № 6. P. 1193–1201. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.04.009>
21. Гаишков С.И. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Биолого-почвенный факультет: прошлое, настоящее и будущее: Мат-лы научн. конф., посвященной 125-летию основания ТГУ и 70-летию биолого-почвенного факультета (23–24 апреля 2003 г.) / Под ред. Кулижского С.П. Томск: ТГУ, 2003. С. 35–40. (Вестн. Том. гос. ун-та. Серия “Биологические науки”. Приложение № 8. Материалы научных конференций, симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ).
22. Куранов Б.Д. Сохраняемость мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* у восточной границы распространения // *Русский орнитологич. журн.* 2017. Т. 26. № 1425. С. 1291–1300.
23. Куранов Б.Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // *Зоол. журн.* 2018. Т. 97. № 3. С. 321–336. <https://doi.org/10.7868/S0044513418030066>
24. Lundberg A., Alatalo R.V. The pied flycatcher. London: T & AD Poyser Ltd., 1992. 267 p.
25. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала / Под ред. Зимина В.Б. М.: Наука, 2008. 266 с.
26. Натыканец В.В. Встречи мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и чернозобого дрозда *Turdus atrogularis* в окрестностях г. Братска (Иркутская обл.) в мае 2019 г // *Байкальский зоол. журн.* 2019. Т. 25. № 2. С. 123–124.
27. Натыканец В.В. Дополненный список видов птиц в г. Братске (Иркутская обл.) и его окрестностях, встреченных в конце мая – первой половине июня (2019, 2021 и 2022 гг.) // *Байкальский зоол. журн.* 2022. Т. 32. № 2. С. 51–57.
28. Nater C.R., Burgess M.D., Coffey P. et al. Spatial consistency in drivers of population dynamics of a declining migratory bird // *Journal of Animal Ecology*. 2023. V. 92. № 1. P. 97–111. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13834>
29. Järvinen A. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. 1989. V. 131. № 4. P. 572–577. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1989.tb04792.x>
30. Sanz J.J. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. 1997. V. 139. № 1. P. 107–114. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04509.x>
31. Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I. et al. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // *Peer J*. 2018. V. 6. № 8. Art. 6059. <https://doi.org/10.7717/peerj.6059>
32. Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M. Heritability of the extra-pair mating behaviour of the pied flycatcher in Western Siberia // *Peer J*. 2020. V. 8. Art. 9571. <https://doi.org/10.7717/peerj.9571>
33. Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M. Understanding extrapair mating behaviour: a case study of socially monogamous European Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Western Siberia // *Diversity*. 2022. V. 14. № 4. Art. 283. <https://doi.org/10.3390/d14040283>
34. Grant P.R., Grant B.R. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin’s finches // *Ecology*. 1992. V. 73. № 3. P. 766–784. <https://doi.org/10.2307/1940156>
35. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2021.
36. RStudio Team. RStudio: Integrated Development Environment for R / RStudio, PBC. Boston, MA, 2022.
37. Cormack R.M. Estimates of survival from the sighting of marked animals // *Biometrika*. 1964. V. 51. № 3/4. P. 429–438. <https://doi.org/10.1093/biomet/51.3-4.429>
38. Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model // *Biometrika*. 1965. V. 52. № 1/2. P. 225–248. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.225>

39. *Seber G.A.F.* A note on the multiple-recapture census // *Biometrika*. 1965. V. 52. № 1/2. P. 249–260. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.249>
40. *White G.C., Burnham K.P.* Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. 1999. V. 46. Sup. 1. P. S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
41. *Laake J.L.* RMark: An R interface for analysis of capture-recapture data with MARK: AFSC Processed Rep. / Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv. Seattle, WA, 2013. 25 p. N. 2013–01.
42. *Соколов Л.В.* Филопатрия и дисперсия птиц. Т. 230 / Под ред. Паевского В.А. Л.: Наука, 1991. 233 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР).
43. *Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R.* Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecological Monographs*. 1992. V. 62. № 1. P. 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
44. Program MARK: A gentle introduction / Ed. Cooch E.G., White G.C. 2019. 1201 p.
45. *Dennis B., Munholland P.L., Scott J.M.* Estimation of growth and extinction parameters for endangered species // *Ecological Monographs*. 1991. V. 61. № 2. P. 115–143. <https://doi.org/10.2307/1943004>
46. *Morris W., Doak D., Groom M.* et al. A practical handbook for population viability analysis // *The Nature Conservancy*, 1999. 80 p.
47. *Goodman L.A.* The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics*. 1969. V. 25. № 4. P. 659–681. <https://doi.org/10.2307/2528566>
48. *Eaton J.W., Bateman D., Hauberg S., Wehring R.* GNU Octave: A high-level interactive language for numerical computations. Edition 7 for Octave version 7.3.0. The Octave Project Developers, 2022. 1142 p.
49. *Benjamini Y., Hochberg Y.* Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*. 1995. V. 57. № 1. P. 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
50. *Wagenmakers E.-J., Farrell S.* AIC model selection using Akaike weights // *Psychonomic Bulletin & Review*. 2004. V. 11. № 1. P. 192–196. <https://doi.org/10.3758/bf03206482>
51. *Anderson D.R., Burnham K.P.* Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival: Report / U.S. Fish; Wildlife Service. 1976. № 128. 66 p.
52. *Sternberg H.* Pied flycatcher // *Lifetime reproduction in birds* / Ed. by Newton I. London: Acad. Press Ltd., 1989. Chap. Pied flycatcher. P. 55–74.
53. *Sternberg H., Grinkov V.G., Ivankina E.V.* et al. Evaluation of the size and composition of nonbreeding surplus in a pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: removal experiments in Germany and Russia // *Ardea*. 2002. V. 90. № 3. P. 461–470.
54. *Both C., Burger C., Ouweland J.* et al. Delayed age at first breeding and experimental removals show large nonbreeding surplus in Pied Flycatchers // *Ardea*. 2017. V. 105. № 1. P. 43–60. <https://doi.org/10.5253/arde.v105i1.a2>
55. *Sternberg H.* Der Fortpflanzungserfolg beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zum Partneralter // *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens*. 2004. V. 57. № 2. P. 45–54.

ESTIMATION OF DEMOGRAPHICS OF SELF-SUSTAINING GROUPS OF PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA* (PASSERIFORMES: MUSCIPAPIDAE) TAKING INTO ACCOUNT THE LONG-TERM DYNAMICS OF THE POPULATION BREEDING IN THE TOMSK OBLAST (WESTERN SIBERIA)

V. G. Grinkov^{a, b, *}, and H. Sternberg^c

^aMoscow State University, M.V. Lomonosova, 119234 Moscow, Russia

^bBiological Institute of Tomsk State University, 634050 Tomsk, Russia

^cWorking Group for Ornithological Population Research Braunschweig, 38104 Braunschweig, Germany

*e-mail: v.grinkov@gmail.com

Abstract — We present the main demographic parameters of the Western Siberian pied flycatcher population, nesting in natural habitats, at different stages of population dynamics. The average values, range, boundaries, and direction of changes in the survival of sexually mature individuals, fecundity, and the encounter probability at different ages were analyzed. Using matrix models of population structure and population dynamics, an estimate of the true survival rate of fledglings is given. The range of values of demographic parameters that characterize viable groups of the studied bird species is indicated.

Keywords: pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, population status, periods of population dynamics, demographic parameters, true survival of fledglings, matrix model, Western Siberia

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА ТРЕМАТОДЫ *PARACOENOGONIMUS OVATUS* (KATSURADA, 1914) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. А. Е. Жохов^{a, b, *}, А. В. Кожара^{a, b}

^a Лаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет,
Россия 625003 Тюмень, ул. Володарского, 6

^b Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 26.12.2023 г.

После доработки 09.03.2024 г.

Принята к публикации 12.04.2024 г.

Анализировали распространение трематоды *Paracoenogonimus ovatus* и ее первых промежуточных хозяев — живородок *Viviparus viviparus* и *V. contectus* — в Обь-Иртышском бассейне. До 90-х гг. XX в. распространение *P. ovatus* в этом регионе связывали с местами обитания *V. contectus*, который считается аборигенным видом в Западной Сибири. С середины 1990-х гг. в бассейне Оби начал распространяться европейский вид *V. viviparus*. До этого был известен всего один очаг заражения *P. ovatus*, ассоциированный с нахождением *V. viviparus* в Нижнем Иртыше. В настоящей работе описывается еще один такой очаг в р. Туре в районе г. Тюмени. У рыб из р. Туры отмечены в целом высокие экстенсивность и интенсивность инвазии. Прогнозируется дальнейшее расширение ареала *P. ovatus*, связанное с экспансией *V. viviparus*.

Ключевые слова: паразиты рыб, моллюски, *Viviparus*, Западная Сибирь, биоинвазии

DOI: 10.31857/S0367059724040076 EDN: BIRGDN

Среди паразитических видов-вселенцев трематоды представлены значительно меньшим числом примеров вселения, чем моногенеи, цестоды, нематоды или ракообразные, имеющие жизненный цикл без промежуточных хозяев или с одним промежуточным хозяином. Это связано с тем, что у трематод, как правило, сложный триксенный жизненный цикл, обязательным звеном в котором является моллюск. Натурализация трематоды-вселенца в новоприобретенном ареале возможна только после натурализации здесь моллюска-хозяина или при наличии подходящего моллюска из числа аборигенных видов. Поясним это на нескольких примерах. Трематода *Amurotrema dombrovskajae* Achmerow, 1959 была завезена в дельту Волги из бассейна Амура и смогла натурализоваться там благодаря тому, что нашла подходящего моллюска-хозяина [1, 2]. Расселение *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834 по водохранилищам волжского каскада шло вслед за расселением его хозяина — моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), но с отставанием в несколько лет [3]. Трематоду *Apophallus müehlingi* (Jägerskiöld, 1899) Lühe, 1909 давно отмечали у птиц Рыбинского водохранилища, которая заражала их в местах зимовки [4], но смогла натурализоваться здесь только

после появления в водохранилище гастроподы *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) — ее первого промежуточного хозяина [5, 6].

Для трематоды *Paracoenogonimus ovatus* характерен триксенный жизненный цикл. Первым промежуточным хозяином для нее служат только моллюски рода *Viviparus* (живородки), вторым — различные рыбы, окончательный хозяин — хищные и рыбацкие птицы, а также некоторые млекопитающие (домашняя кошка, волк, лисица, енотовидная собака) [7–9]. В тех водоемах, где обитают моллюски рода *Viviparus*, встречаемость и интенсивность инвазии рыб метацеркариями этой трематоды бывают очень высокими — до нескольких тысяч экземпляров на рыбу [7, 10]. Таким образом, *P. ovatus* — это узкоспецифичный паразит моллюсков рода *Viviparus* (*V. viviparus* L., 1758 и *V. contectus* Millet, 1813), а зараженность рыб его личинками служит надежным индикатором присутствия живородок в данном водоеме.

У малакологов нет единого мнения по поводу границы и структуры восточной части ареала моллюсков рода *Viviparus* в Западной Сибири [11, 12]. Аборигенным для Западной Сибири видом

с начала XX в. считается живородка *V. contectus*, которая известна из русла и поймы Средней Оби и ее притоков рек Шегарка, Парабель, Васюган [13], Копыловская Кеть [14]. Этот вид известен также из нескольких местообитаний в бассейне Нижнего Иртыша примерно с середины XX в. — реки Нерда и Пышма, оз. Шапкуль, Тюменская обл. [15, 16], озера Ананьевское и Кривое, Омская обл. [17, 18]. Присутствие живородки *V. contectus* в водоемах Средней Оби и Нижнего Иртыша создавало предпосылки для обитания здесь трематоды *P. ovatus*. Однако первое обнаружение *P. ovatus* у рыб в Обь-Иртышском бассейне относится к 1970-м годам [19–21]. Более ранние исследования паразитофауны рыб в Обь-Иртышском бассейне не выявили присутствия этого паразита [22–25].

На рубеже XX и XXI вв. в Обь-Иртышском бассейне появился *V. viviparus* в нескольких значительно удаленных друг от друга местах [12, 26, 27]. Появление второго вида моллюсков — промежуточного хозяина *Paracoenogonimus ovatus* — могло способствовать расширению ареала этой трематоды.

Цель данной работы — выявить присутствие и установить зараженность рыб в р. Туре метацеркариями трематоды *P. ovatus* спустя примерно 10 лет с момента появления здесь популяции моллюска-вселенца *V. viviparus*, а также оценить перспективы расширения ареала этой трематоды в бассейнах Верхней и Средней Оби на основе литературных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Молодь рыб была поймана мелкочейным неводом в р. Туре в августе 2023 г. в районе г. Тюмени в двух точках: в центре города у моста на ул. Профсоюзной (57°16' с.ш., 65°57' в.д.) и ниже города у пос. Антипино (57°07' с.ш., 65°45' в.д.). Всего исследовано 39 рыб 7 видов: судак, щука, ерш, плотва, язь, уклейка, лещ. У рыб измерена стандартная длина тела. Поскольку исследовали молодь рыб, метацеркарий подсчитывали во всей скелетной мускулатуре. При определении зараженности рыб рассчитывали экстенсивность инвазии рыб (ЭИ, %), индекс обилия (ИО, экз.), интенсивность инвазии (ИИ, мин. — макс.). Фотографии живых личинок трематод сделаны с помощью камеры Olympus LC30.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Метацеркариями *Paracoenogonimus ovatus* (рис. 1) были заражены все исследованные виды рыб из р. Туры (табл. 1). Самые высокие экстенсивность и интенсивность инвазии отмечены у плотвы и щуки, за ними следует лещ. Остальные виды заражены слабее. Хищные рыбы (щука, судак) также входят в число хозяев *P. ovatus*. Таким образом, в р. Туре в районе г. Тюмени сформировался новый для Обь-Иртышского бассейна очаг обитания трематоды *P. ovatus* (рис. 2.)

Количественные показатели инвазии молоди рыб *P. ovatus* в р. Туре в целом свидетельствуют

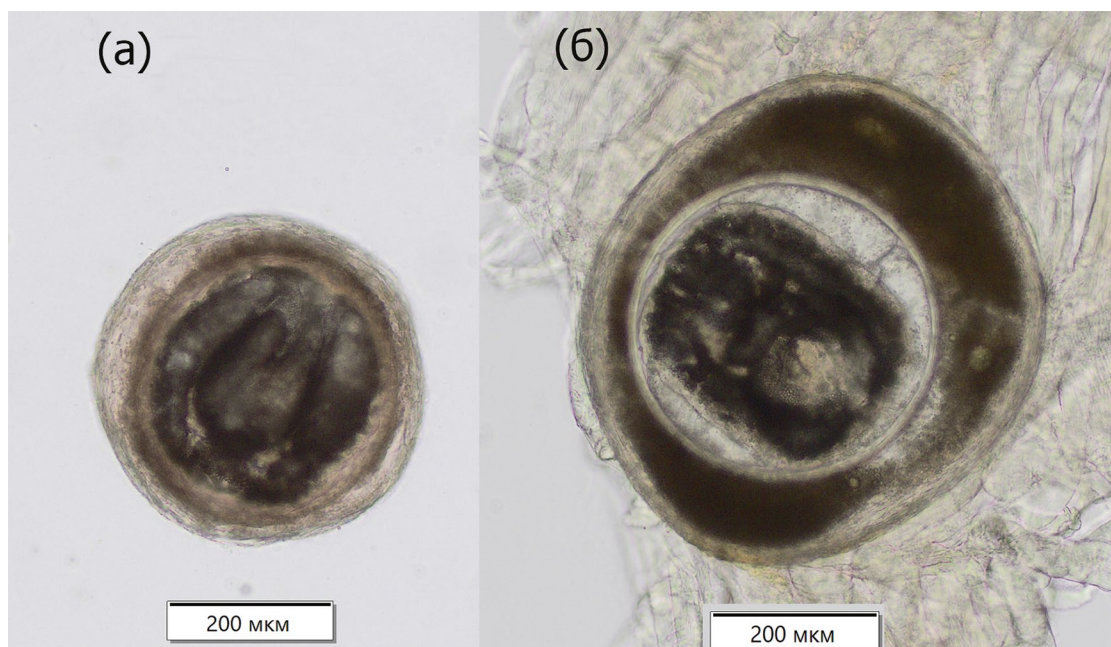


Рис. 1. Метацеркарии трематоды *Paracoenogonimus ovatus* в мышцах плотвы (а) и щуки (б) из р. Туры.

Таблица 1. Размеры рыб и параметры зараженности метацеркариями *Paracoenogonimus ovatus* в р. Туре

Вид рыбы	Кол-во рыб	Длина тела, см ($L_{st} \pm SD$)	ЭИ, %	ИО, экз.	ИИ, экз.
Плотва	10	9.5 ± 0.31	100	70.1	16–118
Ерш	10	6.8 ± 0.79	20	0.7	2–5
Язь	6	6.7 ± 0.37	16.7	0.33	2
Уклейка	5	11.7 ± 0.55	60	2	2–6
Лещ	5	10 ± 0.72	80	18.8	10–49
Щука	2	30; 35	100	404	96–712
Судак	1	12.5	—	—	20

об их высокой зараженности. Были заражены все исследованные виды рыб (см. табл. 1), тогда как в р. Иртыш в районе г. Тобольска *P. ovatus* был найден только у язя и отсутствовал у леща, плотвы и щуки [28–31]. В Средней Оби из трех видов рыб (язь, плотва, лещ) *P. ovatus* встречался у одного [32, 33]. В различных пунктах на реках Тобол и Иртыш количественные показатели зараженности рыб были значительно ниже, чем в р. Туре [30, 32, 33]. Возможно, что высокая зараженность рыб в р. Туре связана с низким уровнем воды в реке, сохраняющимся на протяжении ряда лет, и высокой численностью живородок. Оба эти фактора повышают вероятность контакта личинок трематоды с рыбами. В бассейне р. Васюган, где *P. ovatus* встречался в самой р. Васюган, ее притоках и озерах, зараженность рыб сопоставима с таковой в р. Туре, а индивидуальная интенсивность инвазии плотвы и язя в некоторых водоемах бассейна достигала нескольких сотен экземпляров [34].

Причиной появления очага *P. ovatus* в р. Туре, видимо, стали вселение и натурализация речной живородки *Viviparus viviparus*. Этот вид впервые обнаружен здесь в 2015 г. в черте г. Тюмени [27]. Моллюски *V. viviparus* в изобилии отмечались и нами на участках сбора молоди рыб. О нахождении в Туре другого вида живородок, *V. contectus*, данных нет.

Впервые в Обь-Иртышском бассейне *Paracoenogonimus ovatus* был обнаружен в Средней Оби (бассейн р. Васюган) в период с 1968 по 1973 г. у 8 видов рыб в русле реки, материковых и пойменных озерах [34]. Широкий спектр рыб-хозяев и водоемов, в которых обнаружен этот вид, высокие показатели зараженности рыб свидетельствуют о том, что *P. ovatus* давно существует в этом районе. Здесь же обитают живородки *Viviparus contectus* [13]. В другом притоке Средней Оби (р. Томь) *P. ovatus* у рыб не встречался [35]. Он впервые был найден здесь у ельца в 1978 г. [36]. В дальнейшем в этой реке наблюдался постепенный рост встречаемости

личинок *P. ovatus* у ельца: 7.1% – 1978 г., 17.9% – 2000 г., 38.8% – 2003 г. [21].

В бассейне Нижнего Иртыша из 44 исследованных озер были известны две находки *Paracoenogonimus ovatus* – у золотого и серебряного карасей из оз. Шапкуль и Кучак в таежно-болотной зоне Тюменской обл. [21, 37]. Авторы отмечают, что во всех озерах вода слабо- или среднеминерализованная, озера заморного типа. Отсюда следует, что не во всех озерах условия подходят для обитания *Viviparus contectus* и соответственно трематоды *P. ovatus*, и оба эти вида встречаются локально. Это подтверждают данные малакологов [17, 18, 38]. Исследования рыбацких птиц как окончательных хозяев *P. ovatus* проводили только в Барабинской и Кулундинской степях [39–41]. Из большого числа исследованных видов птиц *P. ovatus* был найден у болотного луны *Circus aeruginosus* L., 1758 [39], что говорит о редкости этой трематоды в озерных экосистемах.

После вселения живородки *Viviparus viviparus* в притоки Нижнего Иртыша [12, 27] *Paracoenogonimus ovatus* был найден у рыб (плотва, язь, лещ) в реках Алабуга, Тура, Тобол, Иртыш [31, 42–44]. Встречаемость паразита была низкая и не все из исследованных рыб были заражены. В р. Тобол *P. ovatus* найден у язя, но отсутствовал у плотвы, леща и щуки [28–30]. Узкий круг рыб-хозяев и низкие показатели зараженности рыб свидетельствуют о том, что в этой части бассейна Иртыша *P. ovatus* появился недавно, а популяции *V. viviparus*, как правило, еще малочисленны.

В Средней Оби зона распространения аборигенной популяции *Viviparus contectus* и *Paracoenogonimus ovatus* простирается примерно от г. Томска до г. Нефтеюганска и охватывает в основном левобережные притоки [13, 32, 34, 45]. Самой северной точкой обнаружения *P. ovatus* у рыб является пос. Сытомино Сургутского района ХМАО [32, 33]. Северо-западнее этой точки *P. ovatus* у рыб отсутствует [33]. Однако в промежутке от пос. Сытомино до таких

крупных притоков Оби, как р. Большой Юган (лево-бережный) и р. Чулым (правобережный), отсутствуют как живородки [46, 47], так и *P. ovatus* [48].

В Верхней Оби метацеркарии *Paracoenogonimus ovatus* найдены у язя, плотвы и леща в русле реки и протоках Малышевская, Нижняя Заломная,

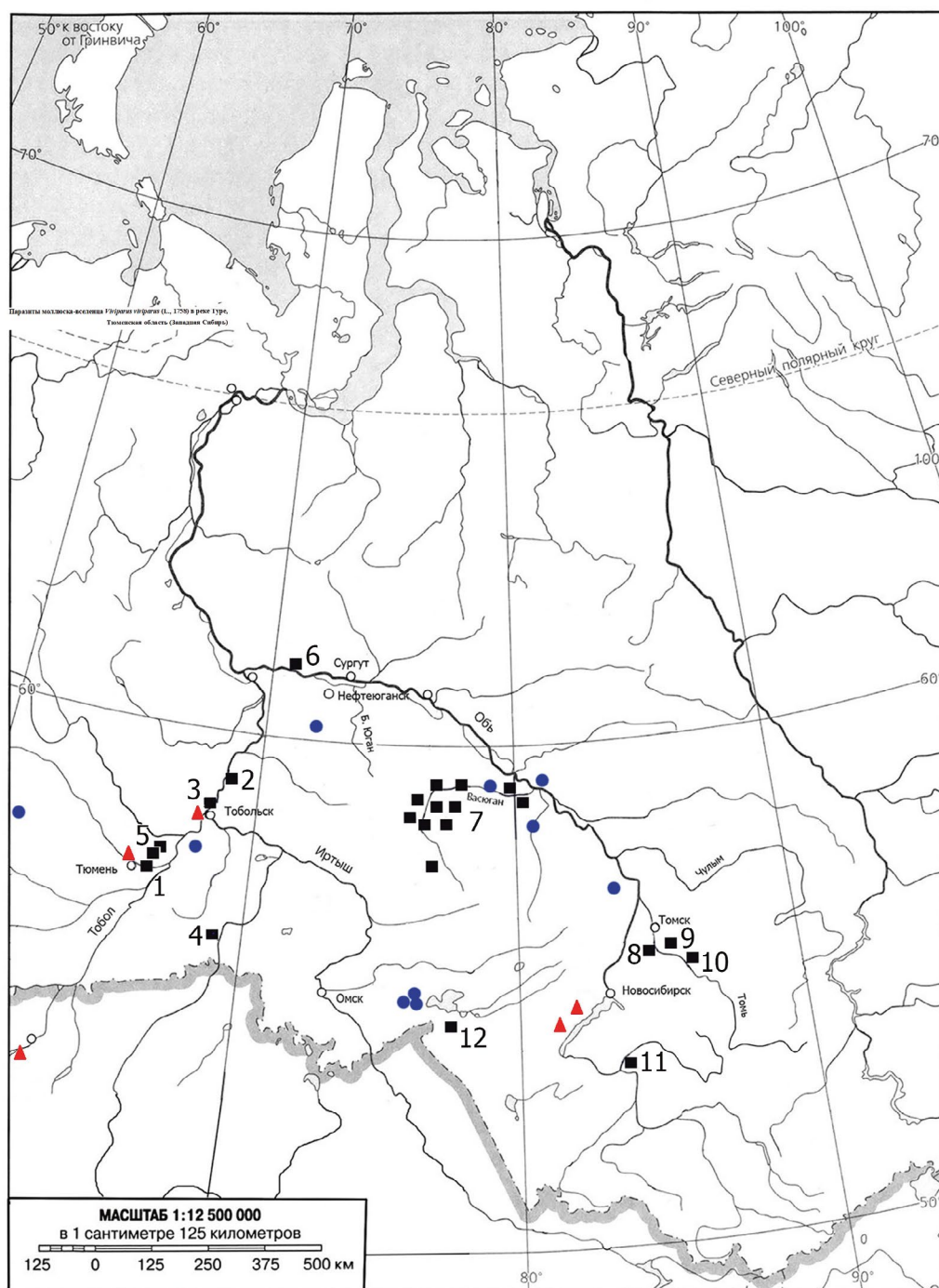


Рис. 2. Карта-схема мест находок трематоды *Paracoenogonimus ovatus* и моллюсков рода *Viviparus* в Обь-Иртышском бассейне: треугольники — места находок моллюсков *V. viviparus*; кружки — места находок моллюсков *V. contectus*; квадраты — места находок трематоды *P. ovatus* у рыб: 1 — г. Тюмень (данные авторов); 2 — р. Иртыш, пос. Горнослинкино [42, 43]; 3 — р. Тобол, г. Тобольск [31]; 4 — р. Алабуга, с. Гагарье [44]; 5 — оз. Шапкуль, оз. Кучак [20, 37]; 6 — р. Обь, п. Сытомино [32, 33]; 7 — бассейн р. Васюган (р. Васюган, оз. Тух-Эмтор, Дурное, Шароварное, Боровое, Двужерное, Ершовое, Дорожный Чвор, Карасевое, Старица) [34]; 8 — р. Томь, пос. Кафтанчиково [21]; 9 — р. Тугояковка [21]; 10 — р. Басандайка [21]; 11 — р. Обь в границах Каменского и Шелаболихинского районов Алтайского края [49]; 12 — оз. Кротово [19].

Степная, Соплякова, Хариха, Хазова в границах Каменского и Шелаболихинского районов Алтайского края [49]. Точные места поимки зараженных рыб в публикации не указаны. Можно было бы предположить, что рыбы, зараженные *P. ovatus*, проникли сюда из расположенного ниже по течению Новосибирского водохранилища, где численность живородки *Viviparus viviparus* очень высокая [50, 51]. Однако в самом водохранилище, что удивительно, *P. ovatus* у рыб отсутствует [52, 53], что связано, на наш взгляд, с недостаточной изученностью паразитофауны рыб этого большого водоема.

В многочисленных озерах степной и лесостепной зон Обь-Иртышского бассейна *Paracoenogonimus ovatus* не обнаружен [24, 25, 54]. В этой связи особый интерес вызывает находка *P. ovatus* у карася (1.5%, 1 экз.) в оз. Кротовая Ляга (бассейн р. Карасук) [55]. В этом и ближайших озерах живородки не обнаружены [56], но в изобилии встречаются моллюски рода *Bithynia*. В пойме р. Оби была найдена *Bithynia tentaculata* L., 1758, выделяющая церкарий *P. ovatus* [57]. Церкариями в опыте были заражены мальки рыб, у которых сформировались типичные метацеркарии *P. ovatus*. Это единственный зарегистрированный случай, когда для трематоды *P. ovatus* роль первого промежуточного хозяина выполняет моллюск рода *Bithynia*. Возможно, что в некоторых степных озерах Обь-Иртышского междуречья, где отсутствуют живородки, небольшие очаги *P. ovatus* поддерживаются моллюсками-битиниями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По имеющимся на сегодня данным аборигенный ареал трематоды *Paracoenogonimus ovatus*, связанный с моллюском *Viviparus contectus*, занимает только некоторые участки Средней и Верхней Оби (рис. 2), сплошного распространения в русле и пойме Оби, по-видимому, нет.

Изолированные аборигенные популяции *P. ovatus*, связанные с моллюском *V. contectus*, существуют в отдельных озерах Тюменской области. В русле Иртыша и его притоках формируется новый участок ареала трематоды *P. ovatus*, связанный с моллюском-вселенцем *Viviparus viviparus*. Его недавнее возникновение подтверждается низкими количественными показателями зараженности рыб. Этот новый участок ареала имеет тенденцию расширения вниз по течению Иртыша до слияния с Обью. Следует признать, что для такого обширного региона, как Обь-Иртышский бассейн с бесчисленными реками и озерами, имеется слишком мало информации о распространении живородок

и трематоды *Paracoenogonimus ovatus*. Действительный ареал этих видов может быть значительно шире, чем представляется сейчас, учитывая высокий инвазионный потенциал *Viviparus viviparus* [58].

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2), а также в рамках разделов государственного задания Минобрнауки (№ 121051100100-8 и 121051100109-1).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Соблюдены национальные и внутриорганизационные принципы планирования и проведения исследований с использованием животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гвоздев Е.В., Аганова А.И., Белякова Ю.В. Цикл развития трематоды *Amurotrema dombrowskajae* (Trematoda, Diplostomidae) // Паразитология. 1986. Т. 20. № 4. С. 288–293.
2. Sokolov S.G., Lebedeva D.I., Kalmykov A.P. Phylogenetic position of trematode *Amurotrema dombrowskajae* Achmerow, 1959 (Paramphistomidae: Cladorchiidae) based on partial 28S rDNA nucleotide sequences // Helminthologia. 2016. V. 53. № 2. P. 161–164.
3. Жохов А.Е. Каспийский вселенец *Aspidogaster litacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) в Верхней Волге: история вселения // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С. 38–42.
4. Шугин А.А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского заповед. 1961. Вып. 7. С. 309–362.
5. Тютин А.В., Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Медянцева Е.Н. Паразиты гидробионтов-вселенцев в бассейне Верхней Волги // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 4. С. 96–105. [Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russ. J. Biological Invasions. 2013. V. 4. № 1. P. 54–59. <https://doi.org/10.1134/S2075111713010098>]
6. Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Тютин А.В. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2018.

- № 2. С. 91–93. [Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematodes species in the upper Volga basin // Inland Water Biology. 2018. V. 11. № 2. P. 234–235. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020165>]
7. Судариков В.Е. Отряд Strigeidae (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // Трематоды животных и человека. М.: Наука, 1959. Т. 16. С. 219–634.
8. Семенова Н.Н., Иванов В.М. Структурные изменения трематодофауны позвоночных животных // Структурные изменения экосистем Астраханского биосферного заповедника, вызванные подъемом уровня Каспийского моря. Астрахань: Изд-во ООО Центр полиграфии по распространению научно-технической экономической и экологической документации, 2002. С. 130–141.
9. Калмыков А.П., Федорович В.В., Кашина Т.Г. и др. Паразитические плоские черви волка *Canis lupus* Linnaeus, 1758 и обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 дельты Волги // Materiály VIII mezinárodní vědecko – praktická konference “Vznik moderní vědecké – 2012”. Díl Biologické vědy. Ekologie. Zeměpis a geologie. Zemědělství: Praha: Publishing House “Education and Science”, 2012. S. 28–33.
10. Ostrowska K., Wiśniewski G., Piasecki W. Spatial distribution of skin and muscle metacercariae (Digenea) of roach, *Rutilus rutilus*, and bleak, *Alburnus alburnus* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), from an estuary lake in central Europe // Acta Ichthyol. Piscat. 2019. V. 49. № 4. P. 421–429.
11. Анистратенко В.В., Дегтяренко Е.В., Анистратенко О.Ю., Прозорова Л.А. Современное распространение брюхоногих моллюсков семейства Viviparidae (Caenogastropoda) в континентальных водоемах Евразии // Зоол. журнал. 2014. Т. 93. № 2. С. 211–220.
12. Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И. и др. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор // Российский журн. биол. инвазий. 2015. № 2. С. 2–19. [Vinarski M.V., Andreev N.I., Andreeva S.I. et al. Alien mollusk species in the aquatic ecosystems of Western Siberia: a review // Russ. J. Biological Invasions. 2015, V. 6. № 3. P. 137–147. <https://doi.org/10.1134/S2075111715030078>]
13. Иоганзен Б. Г., Новиков Е. А. К изучению пресноводных моллюсков бассейна Средней Оби // Вопросы малакологии Сибири: Мат-лы межвузовской научно-методической конф. по изучению пресноводных моллюсков Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1969. С. 39–43.
14. Внуковский В.В. К фауне моллюсков Сибири // Известия Зап.-Сиб. отдела Русс. геогр. об-ва. 1929. Т. VI. С. 51–55.
15. Юхнева В.С. Состав и биомасса моллюсков в некоторых озерах Тюменской области // Вопросы малакологии Сибири: Мат-лы межвузовской научно-методической конф. по изучению пресноводных моллюсков Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1969. С. 110–111.
16. Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е. Моллюски: Биоразнообразие, экология. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 230 с.
17. Лазуткина Е.А. Пресноводные гребнежаберные моллюски Западной Сибири (Gastropoda, Pectinibranchia): Дис. ... канд. биол. наук. Омск: ОГУ, 2004. 211 с.
18. Mozley A. The freshwater and terrestrial mollusca of Northern Asia // Trans. Royal Soc. Edinburgh. 1936. V. 58. Pt. 3. № 24. P. 605–695.
19. Скрипченко Э.Г., Соусь С.М., Никулина В.Н. Малоизвестные виды паразитов рыб водоемов лесостепной зоны Западной Сибири // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Новосибирск, 1971. Вып. 5. С. 121–128.
20. Осипов А.С., Альбетова Л.М., Шишов В.Я. Эпизоотическое состояние озер таежно-болотной зоны Тюменской области // Сборник научных трудов Государственного НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. 1981. Т. 171. С. 84–89.
21. Бочарова Т.А., Лигачева А.А. Многолетняя динамика зараженности личинками трематод мышц ельца сибирского (*Leuciscus leuciscus baicalensis*) из водоемов бассейна реки Томи // Вестник Томского гос. ун-та. Серия “Естественные науки”. 2004. № 11. С. 106–107.
22. Мосевич М.В. О паразитофауне рыб озер Обь-Иртышского бассейна // Известия ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 177–185.
23. Петрушевский Г.К., Мосевич М.В., Шупаков И.Г. Фауна паразитов рыб р. Оби и Иртыша // Известия ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 67–97.
24. Титова С.Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, 1965. 171 с.
25. Кашковский В.В., Размашкин Д.А., Скрипченко Э.Г. Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1974. 160 с.
26. Андреев Н.И., Андреева С.И., Винарский М.В. и др. *Viviparus viviparus* (L., 1758) (Mollusca: Gastropoda) – новый вид для фауны Новосибирского водохранилища // Современное состояние водных биоресурсов: Мат-лы междунар. конф. Новосибирск, 2008. С. 118–120.
27. Бабушкин Е.С., Винарский М.В. Первая находка речной живородки *Viviparus viviparus* в реке Тура (Тюменская область) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 1. С. 19–24.

28. Либерман Е.Л., Козлов С.А. Особенности паразитофауны *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) реки Тобол в зимний период жизненного цикла // Изв. Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20. № 2. С. 124–129.
29. Либерман Е.Л., Воронаева Е.Л. Новые данные о паразитофауне леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) Нижнего Иртыша (приобретенная часть ареала) // Российский журн. биологич. инвазий. 2018. № 2. С. 35–41. [Liberman E.L., Voropaeva E.L. New Data on Parasitic Fauna of Bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) of the Lower Irtysh (Acquired Part of the Range) // Russ. J. Biological Invasions. 2018. V. 9. № 3. P. 232–236. <https://doi.org/10.1134/S2075111718030098>]
30. Либерман Е.Л., Волосников Г.И. Метазойные паразиты сибирской плотвы *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) реки Тобол // Вестник Астраханского гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2020. № 1. С. 86–95.
31. Либерман Е.Л., Волосников Г.И. Динамика паразитофауны различных возрастных групп язя *Leuciscus idus* (L. 1758) Нижнего Иртыша // Вестник Астраханского гос. техн. ун-та. Серия: Рыбное хозяйство. 2021. № 3. С. 109–119. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-3-109-119>.
32. Ильин В.С., Пай И.С., Осипов А.С. Мышечные трематоды карповых рыб в различных водоемах Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов // Инновационное развитие АПК Северного Зауралья: Мат-лы региональной научно-практической конф. молодых ученых. Тюмень: Государственный аграрный ун-т Северного Зауралья. 2013. С. 305–307.
33. Осипов А.С., Смолин В.В., Смолина Н.В. Паразитарная опасность карповых рыб Нижней и Средней Оби как объектов рыболовства в 2016 г. // Наука и образование: новое время. 2018. № 3. С. 18–25.
34. Бочарова Т.А., Симакова А.В. Паразитофауна рыб водоемов бассейна реки Васюган. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2023. 306 с.
35. Титова С.Д. Паразиты рыб бассейна р. Томи // Труды Томского ун-та. 1946. Т. 97. С. 137–150.
36. Бочарова Т.А., Головки Г.И., Никулина В.Н. Изменение паразитофауны рыб реки Томи за период с 1945 по 1978 г. // Проблемы экологии. Томск: Изд-во ТГУ, 1983. С. 118–124.
37. Размашкин Д.А., Ширинов В.Я., Осипов А.С. Паразитофауна карася серебряного и карася золотого // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1984. Т. 226. С. 36–49.
38. Хохуткин И.М. Наблюдения над численностью болотной живородки в водоемах Среднего Урала // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Четвертое совещание по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1971. С. 76.
39. Быховская-Павловская И.Е. Трематоды птиц фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 407 с.
40. Филимонова Л.В., Шаляпина В.И. Трематоды водных и болотных птиц Северной Кулунды // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. Новосибирск: Наука, 1975. С. 35–52.
41. Ятченко Н.И. Гельминты диких утиных птиц юга Западной Сибири // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. С. 157–189.
42. Петрачук Е.С., Пай И.С., Осипов А.С., Янкова Н.В. Паразитофауна леща Обь-Иртышского бассейна // Молодой ученый. 2013. Т. 49. № 2. С. 98–100.
43. Пай И.С., Ильин В.С., Осипов А.С. Инвазия карповых рыб описторхидами в Средней Оби и Иртыше // Инновационное развитие АПК Северного Зауралья: Мат-лы региональной научно-практической конф. молодых ученых. Тюмень: ГАУ Северного Зауралья, 2013. С. 331–334.
44. Жукова Т.С., Глазунова Л.А. Трематодофауна плотвы, выловленной в реке Алабуга Казанского района Тюменской области // Молодой ученый. 2016. Т. 110. № 6. С. 146–149.
45. Симакова А.В., Бабкина И.Б., Бабкин А.М. Зараженность промысловых карповых рыб метацеркариями *Paracoenogonimus ovatus* в бассейне Средней Оби (Томская область, Россия) // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность. Международная научн. конф., посвящ. 150-летию Севастопольской биол. станции Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского и 45-летию НИС “Профессор Водяницкий”. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2021. С. 162–163.
46. Долгин В.Н., Масленников П.В. Пресноводная макрофауна бассейна р. Чулым // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Мат-лы Всероссийской конф. с международным участием, посвященной 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ. Томск, 2016. С. 37–40.
47. Бабушкин Е.С. Пресноводные моллюски бассейна реки Большой Юган (фауна и экология): Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2018. 208 с.
48. Титова С.Д. Паразиты рыб р. Чулыма // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1953. Вып. 17. С. 35–40.
49. Теряева И.Ю., Кухаренко Г.В. Результаты ихтиопаразитологических исследований в некоторых водных объектах Алтайского края // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Мат-лы Всероссийской конф. с международным участием, посвященной 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ. Томск, 2016. С. 116–118.
50. Визер А.М., Визер Л.С. Современное распространение и экология инвазийного вида моллюска *Viviparus viviparus* L. в Верхней Оби // Водные

- экосистемы Сибири и перспективы их использования: Мат-лы Всероссийской конф. с международным участием, посвященной 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ. Томск, 2016. С. 28–31.
51. Яныгина Л.В., Котовщиков А.В., Киприянова Л.М., Волгина Д.Д. Факторы пространственного распределения и оценка риска инвазии речной живородки *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) в водные экосистемы бассейна р. Оби // Сибирский экологич. журн. 2020. Т. 2. С. 205–216.
 52. Соусь С.М., Ростовцев А.А. Паразиты рыб Новосибирской области в 2-х ч. Ч. 2: Описаторхоз, меторхоз, дифиллоботриоз. Профилактика. Тюмень: Госрыбцентр, 2006. 166 с.
 53. Сотникова Е.Э., Морозко А.В., Дайтхе А.А. Состояние паразитофауны леща и плотвы на фоне экстремальных колебаний уровня воды в Верхней Оби в 2021 г. // Современное состояние водных биоресурсов: Мат-лы международной конф. Новосибирск, 2021. С. 203–208.
 54. Бочарова Т.А., Головки Г.И., Гундризер А.Н. Изменение паразитофауны рыб озера Малые Чаны за длительный период времени // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск: Изд-во ТГУ, 1988. С. 102–113.
 55. Соусь С.М. Фауна паразитов рыб озер и прудов юга Западной Сибири // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. Новосибирск: Наука, 1975. С. 183–196.
 56. Serbina E.A. Bithyniid abundance in the South of Western Siberia water-courses and water reservoirs (Russia) // Diversity. 2022. V. 14. № 10. Art. 791. <https://doi.org/10.3390/d14100791>.
 57. Сербина Е.А. Моллюск *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae) – новый промежуточный хозяин *Paracoenogonimus ovatus* (Trematoda: Prohemistomatidae) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Мат-лы межрегион. науч. конф. Новосибирск, 2002. С. 177–180.
 58. Кузменкин Д.В., Яныгина Л.В. Экологические факторы конхологической изменчивости живородки обыкновенной *Viviparus viviparus* (L., 1758) (Mollusca: Gastropoda) в Новосибирском водохранилище // Российский журн. биологич. инвазий. 2020. № 2. С. 63–73.

EXPANSION OF THE AREA OF THE TREMATODES *PARACOENOGONIMUS OVATUS* (KATSURADA, 1914) IN WESTERN SIBERIA

A. E. Zhokhov^{a, b, *} and A. V. Kozhara^{a, b}

^a AquaBioSafe Laboratory, Tyumen State University, Russia 625003 Tyumen

^b Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Russia 152742 Yaroslavl region, Nekouzsky district, pos. Borok

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Abstract – The distribution of trematodes *Paracoenogonimus ovatus* and its first intermediate hosts, viviparous *Viviparus viviparus* and *V. contectus* in the Ob–Irtysh basin were analyzed. Until the 1990s the spreading of *P. ovatus* in this region was associated with habitats of *V. contectus*, which is considered a native species in Western Siberia. Since the mid-1990s European species *V. viviparus* began to spread in the Ob basin. Before this, only one source of infection with *P. ovatus* was known associated with finding *V. viviparus* in the Lower Irtysh. This paper describes another such outbreak in the Tura River near the city of Tyumen. In fish from the Tura River, a generally high extent and intensity of invasion were noted. Further expansion of the range is predicted *P. ovatus* associated with expansion *V. viviparus*.

Keywords: fish parasites, shellfish, *Viviparus*, Western Siberia, bioinvasions

УДК 574.587

СОСТОЯНИЕ ЗООБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ОЗЕР БАННОЕ (СОЛОВЕЦКИЙ АРХИПЕЛАГ) И ХОЛМОВСКОЕ (БАССЕЙН РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА)

© 2024 г. А. П. Новоселов^a, *, С. Н. Артемьев^a, Е. Г. Пряничникова^b,
Г. А. Дворянкин^a, Н. Ю. Матвеев^a, Е. Н. Имант^a

^a Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова
УрО РАН, Россия 163020 Архангельск, просп. Никольский, 20

^b Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия 152742
Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

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

Поступила в редакцию 09.11.2023 г.

После доработки 29.02.2024 г.

Принята к публикации 26.03.2024 г.

Ключевые слова: макрозообентос, озера, Архангельская область, численность, биомасса, кормовая база, качество озерных вод

DOI: 10.31857/S0367059724040081, **EDN:** BASPDL

Животные донной фауны имеют широкий спектр экологических особенностей, достаточно крупные размеры, значительную продолжительность жизни, что способствует аккумуляции ими загрязняющих веществ, и приурочены к конкретным местообитаниям. В результате воздействия антропогенной нагрузки на водные экосистемы могут происходить изменения качественных и количественных показателей макрозообентосных сообществ [1, 2]. Поэтому зообентос — одна из групп организмов, используемых как биологические индикаторы при оценке качества воды [3]. Организмы зообентоса — удобный объект для мониторинга пресноводных экосистем [4]. Также зообентос — важный компонент кормовой базы бентосоядных рыб, и по уровню его развития можно судить о потенциальной рыбопродуктивности водоемов [5].

Макрозообентос озер Соловецкого архипелага изучен неполно. Первые сведения о видовом составе донных сообществ в озерах Соловецких островов были получены А.А. Захваткиным [6–8]. Исследования зообентоса проводили как комплексно, так и выборочно для отдельных групп донных животных. Результаты комплексных исследований зообентоса в 60-х годах прошлого столетия приведены в работе Г.Е. Новосельцева и В.И. Попченко [9]. Позднее были выявлены и исследованы островные эффекты в формировании бентосных сообществ озер Соловецких

островов [10]. О фауне моллюсков отдельно подготовлена обобщающая сводка [11]. По результатам исследований 2005 г. опубликован цикл работ, в которых проанализированы видовой состав и количественная структура локальных фаун моллюсков в озерах Большого Соловецкого острова [12–16].

Цель настоящей работы — сравнительный анализ макрозообентоса двух озер, испытывающих сходную антропогенную нагрузку и располагающихся на островной территории Соловецкого архипелага и материковой части бассейна р. Северная Двина Архангельской области. Макрозообентосные сообщества озер Банное и Холмовское изучены впервые.

Исследования выполнены летом 2022 г. на одном разрезе в оз. Банное и на четырех разрезах в оз. Холмовское. Отобрали и проанализировали 14 проб. Сбор и камеральную обработку материалов осуществляли в соответствии со стандартными методами [17]. Пробы грунта промывали через мельничный газ № 23 с длиной стороны ячейки 0.333 мм. Организмы зообентоса фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, нейтрализованным тетраборатом натрия (для большей сохранности донных организмов, имеющих кальциевые скелетные элементы) в пресной воде. Для таксономического определения использовали микроскопы МБС-12 и ADF U300,

взвешивание каждой группы организмов проводили на электронных весах AND GR-200 с точностью до 0.0001 г. При определении донных животных использовали общепринятые идентификаторы [18–20]. Класс качества вод определяли по [21].

Озеро Банное расположено на территории поселка Соловецкий. Водоем относится к категории очень малых озер, имеет высокую проточность. Прозрачность воды менее 1 м. На берегу ранее располагались предприятие по переработке кож и банное хозяйство. В настоящее время на берегу озера ведется активная рекреационная деятельность. Отбор проб был привязан к разным биотопам: ст. № 1 – глубокая часть озера с глубиной 2.3 м, дно илистое с большим количеством мягкой водной растительности; ст. № 2 – глубина 1.7 м, совершенно другой биотоп, характеризующийся песчано-илистым грунтом, чистый от растительности, место проточное.

Озеро Холмовское – пресноводный водоем, расположенный в южной части Приморского района Архангельской области. Площадь озера 10.6 км², длина – 8 км, наибольшая ширина – 1.5 км [22]. На берегах озера расположена деревня Холм. В озере расположено садковое хозяйство по разведению форели, что является источником поступления органических веществ в воду. Отбор проб производился на 4 разрезах в разных частях озера.

Озеро Банное. В озере по численности преобладали олигохеты в количестве 820 экз/м² (60.3%), личинки хирономид – 320 экз/м² (23.5%) и двустворчатые моллюски – 160 экз/м² (11.8%). Единично были отмечены личинки ручейников и мокрецов – 40 экз/м² (2.9%) и 20 экз/м² (1.5%) соответственно. В биомассе доминировали личинки хирономид 12.1 г/м² (83.8%); субдоминантами были олигохеты 1.6 г/м² (11.3%). Меньше было личинок мокрецов 0.1 г/м² (0.4%), ручейников – 0.4 г/м² (2.6%) и двустворчатых моллюсков – 0.3 г/м² (1.9%) (табл. 1).

Средние показатели зообентоса по численности составили 1360 экз/м², по биомассе – 14.45 г/м² (табл. 2). По уровню развития кормовой базы этот водоем может быть отнесен к категории высококормных для рыб-бентофагов [23], имеющих хорошие кормовые биотопы для бентосоядных рыб.

Озеро Холмовское. В озере доминировали личинки хирономид, составлявшие 303 экз/м²

(61.5%) от общей численности. Меньше было олигохет – 125 экз/м² (25.4%), двустворчатых (47 экз/м², или 9.6%) и брюхоногих (17 экз/м², или 3.5%) моллюсков. По биомассе (3.2 г/м², 77.9%) основная часть приходилось на личинок хирономид, доля двустворчатых моллюсков составила 0.33 г/м² (8.0%), брюхоногих моллюсков – 0.32 г/м² (7.8%), олигохет – 0.26 г/м² (6.3%).

Средние значения для всей обследованной акватории оз. Холмовское составили по численности 492 экз/м², по биомассе – 4.11 г/м². В соответствии с рыбохозяйственной классификацией [24] оз. Холмовское можно отнести к категории средnekормных водоемов для рыб-бентофагов.

Качество вод. По значениям индекса Гуднайт-Уотлея (ОИ), который используется для определения загрязнения водоема органическими веществами, воды оз. Банное в его глубоководной части можно отнести к категории грязных с IV классом качества вод по РД, воды в мелководной сточной части – к условно чистым (I класс качества вод). В оз. Холмовское максимальные значения индекса отмечены вблизи садкового форелевого хозяйства, минимальные – в кутовой части озера. В целом оз. Холмовское на момент исследования относилось к условно чистым водам с I классом качества вод по РД.

Среднее значение биотического индекса Вудивисса (ВІ) для оз. Банное составило 4.00 ± 2.00 , что соответствует альфа-мезосапробным водоемам и характеризует воды как умеренно загрязненные, для оз. Холмовское – олигосапробный водоем с чистыми водами [26]. Низкие значения индекса Шеннона в оз. Банное указывают на бедное видовое разнообразие макрозообентоса, в оз. Холмовское – на умеренное.

Таким образом, исследования макрозообентосных сообществ показали, что озера характеризуются относительно низким таксономическим богатством, количественные показатели имеют широкий диапазон, что свидетельствует о высокой микромозаичной изменчивости. Воды оз. Банное в период проведения исследования можно отнести к умеренно загрязненным, оз. Холмовское – к условно чистым.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование в оз. Холмовское выполнено в рамках государственного задания по теме

Таблица 1. Таксономический состав макрозообентоса озер и процентное соотношение его основных групп

Таксон	Оз. Банное		Оз. Холмовское	
	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²
Тип Annelida				
Класс Clitellata				
Oligochaeta	60.3	11.3	25.5	6.3
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (Claparède, 1862)	—	—	1.9	1.0
<i>Potamotheix hammoniensis</i> (Michaelson, 1901)	—	—	16.1	3.6
<i>Potamotheix moldaviensis</i> (Vejdovsky and Mrazek, 1902)	—	—	3.9	0.4
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen, 1879)	—	—	0.8	0.2
<i>Tubifex tubifex</i> (O. F. Müller, 1774)	60.3	11.3	2.8	1.2
Класс Insecta				
Diptera	25.0	84.2	61.6	77.8
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> (lv)	16.0	83.5	20.8	71.2
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (lv) (Kieffer, 1918)	—	—	4.5	0.2
<i>Procladius choreus</i> (lv) (Kieffer, 1924)	1.0	0.03	3.7	0.1
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>holochlorus</i> (lv) Kieffer, 1925	4.4	0.2	1.5	0.1
<i>Polypedilum scalenum</i> (lv) (Schränk, 1803)	—	—	0.7	0.03
<i>Cladopelma viridula</i> (lv) (Linnaeus, 1767)	—	—	0.7	0.03
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> (lv)	—	—	2.0	0.1
<i>Monodiamesa</i> gr. <i>bathypheila</i> (lv)	—	—	5.2	5.3
<i>Mallochhelea inermis</i> (lv) (Kieffer, 1909)	2.1	0.03	—	—
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> (lv)	—	—	21.1	0.7
Chironomidae gen.sp. (pp)	—	—	1.5	0.1
Ceratopogonidae gen. sp. (lv)	1.5	0.4	—	—
Trichoptera	2.9	2.6	—	—
Trichoptera gen. sp.(lv)	2.9	2.6	—	—
Тип Mollusca				
Bivalvia	11.8	1.9	9.6	8.0
<i>Euglesa</i> sp. juv	—	—	5.4	4.2
<i>Euglesa</i> sp.	—	—	2.5	2.9
<i>Euglesa</i> sp.1	—	—	1.4	0.5
<i>Euglesa</i> sp.2	—	—	1.2	0.8
<i>Euglesa</i> sp.3	—	—	1.8	2.3
Pisidiidae gen. sp.	11.8	1.9	—	—
Gastropoda	—	—	3.4	7.9
<i>Planorbis</i> sp.	—	—	3.4	7.9

Таблица 2. Количественные показатели макрозообентоса озер и характеристика экологического состояния водной экосистемы по донным организмам (приведены средние значения показателей, а также ошибка средней арифметической)

Показатели	Озеро	
	Банное	Холмовское
Число таксонов	5 ± 2	8 ± 3
Численность (N), экз/м ²	1360 ± 640	492 ± 216
Биомасса (B), г/м ²	14.45 ± 3.48	4.13 ± 0.84
Биотический индекс Вудивисса (BI)	4.00 ± 2.00	5.50 ± 2.50
Олигохетный индекс Гуднайт–Уотлея (ОИ)	41.00	29.11 ± 5.30
Индекс Шеннона (H _N), бит/экз.	1.27 ± 0.21	2.26 ± 0.26
Индекс Шеннона (H _B), бит/г	0.77 ± 0.54	1.30 ± 0.51

“Изучение изменений в экосистеме р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского Северо-Востока России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (гос. № 122011800593-4), в оз. Банное — при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 22-14-20045 “Оценка современного состояния пресноводных экосистем Соловецкого архипелага (фундаментальный и прикладной аспекты)”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При использовании животных в качестве объектов исследования соблюдались применимые этические нормы. В исследовании опыты/эксперименты над животными не проводились. Организмы зообентоса отбирали из естественных местообитаний и сразу фиксировали, а затем использовали при анализе.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Новоселов А.П., Имант Е.Н., Артемьев С.Н. и др. Современное состояние планктонных и бентосных сообществ устьевой области р. Северная Двина // *Экология*. 2022. № 3. С. 211–220. <https://doi.org/10.31857/S0367059722030088>
2. Яныгина Л.В. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2014. 39 с.
3. Новоселов А.П., Студёнов И.И., Козьмин А.К. и др. Видовое разнообразие и динамика показателей кормовой базы рыб оз. Лача. Ч. 2. Зообентос // *Arctic Environmental Research*. 2017. Т. 17. № 3. С. 233244.
4. Баканов А.И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем. Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 278–282.
5. Перова С.Н., Щербина Г.Х. Макрозообентос Рыбинского и Горьковского водохранилищ — как кормовая база рыб-бентофагов // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Мат-лы Междунар. конф. Борок, 2003. С. 99–100.
6. Захваткин А.А. К познанию Соловецких озёр. Соловки: Изд-во Бюро печати УСЛОН (Материалы Соловецкого отд. Арх. общества краеведения. Вып. 4), 1926.
7. Захваткин А.А. Изменчивость *Limnea stagnalis* L. в Соловецких озёрах // К познанию фауны Соловецких островов: Мат-лы Соловецкого отд. Арх. общества краеведения. Вып. 7. Соловки: Изд-во Бюро печати УСЛОН, 1927. С. 7–17.
8. Захваткин А.А. Соловецкие озёра: краткий гидро-биологический очерк // Материалы Соловецкого отд. Арх. общества краеведения. Вып. 9. Соловки: Изд-во Бюро печати УСЛОН, 1927. 142 с.
9. Новосельцев Г.Е., Попченко В.И. Донная фауна озёр Большого Соловецкого острова. Материалы по комплексному изучению Соловецких озёр. Петрозаводск: Карелия, 1972. С. 68–83.
10. Соколова С.У., Беспалая Ю.В., Болотов И.Н., Аксенова О.В. Островные эффекты в бентосных сообществах озёр Соловецких островов // Материалы научно-практической конференции по водным ресурсам (включая биологические ресурсы) Соловецкого архипелага. Архангельск, 2014. С. 63–65.
11. Беспалая Ю.В. Пресноводные моллюски водоемов Соловецких островов Белого моря: итоги пятилетних исследований // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага: Мат-лы V Всероссийской науч. конф. Архангельск, 2010. С. 6–7.
12. Беспалая Ю.В., Болотов И.Н. Локальные фауны моллюсков Европейского Севера России: озёра острова Большой Соловецкий // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки. 2006. № 2. С. 36–46.
13. Беспалая Ю.В., Болотов И.Н., Зубриль Н.А. Топические группировки моллюсков в озёрах острова Большой Соловецкий (Соловецкий архипелаг. Белое море. Северо-Запад России) // Биология внутренних вод. 2009. № 2. С. 79–89.
14. Беспалая Ю.В. Структура и видовое разнообразие топических группировок моллюсков в озёрах Соловецких островов и Онежского полуострова (Северо-Запад России) // *Экология*. 2011. № 2. С. 126–133.
15. Усачева О.В. Особенности видового разнообразия малакоценозов озёр Соловецких островов и материковых водоемов // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага: Мат-лы III Всероссийской науч. конф. Архангельск, 2008, С. 73–75.
16. Усачева О.В. Моллюски в каналах северной подсистемы Святого озера острова Большой Соловецкий // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага: Мат-лы IV Всероссийской науч. конф. Архангельск, 2009. С. 67–68.
17. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. Абакумова В.А. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.
18. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.2. Зообентос / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.

19. Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. 2019 с.
20. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 154 с.
21. РД 52.24.309-2016 “Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши”. М.: ГХИ. Росгидромет, 2016.
22. Быков В.М., Ермолин Б.В. Радиоактивность донных отложений озер Лачи и Холмовского тайги Архангельской области // Труды Архангельского центра Русского географического общества. Вып. 5. Архангельск: Соломбальская типография, 2017. С. 205–211.
23. Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1968. Т. 67. С. 205–225.
24. Timm T.A. Guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of northern and central Europe // Lauterbornia. 2009. V. 66. 235 p.

STATE OF ZOOBENTHIC COMMUNITIES IN LAKES BANNOE (SOLOVETSKY ARCHIPELAGO) AND KHOLMOVSKOE (NORTHERN DVINA RIVER BASIN)

A. P. Novoselov^{a,*}, S. N. Artemyev^a, E. G. Pryanichnikova^b, G. A. Dvoryankin^a,
N. Yu. Matveev^a, and E. N. Imant^a

^a Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
Russia 16300 Arkhangelsk

^b Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Russia 152742 Yaroslavl region, Nekouzsky district, pos. Borok

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

Keywords: macrozoobenthos, lakes, Arkhangelsk region, abundance, biomass, food supply, quality of lake waters