

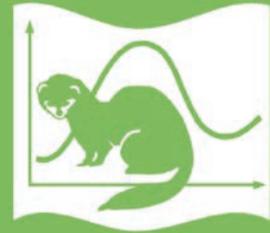
ISSN 0367-0597

Номер 4

Июль - Август 2023



ЭКОЛОГИЯ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2023

Стохастические и детерминистические процессы в формировании таксономического, функционального и филогенетического разнообразия сообществ: обзор современных представлений <i>В. Д. Леонов</i>	245
Уровни вторжения чужеродных растений в местообитаниях разных типов на Среднем Урале <i>Д. В. Веселкин, Д. И. Дубровин, А. А. Коржиневская, Е. Н. Подгаевская, Л. А. Пустовалова, Т. Г. Ивченко, Н. В. Золотарева</i>	261
Влияние климата на таксономическое разнообразие сосудистых растений в Среднем Поволжье <i>Л. С. Шарая, А. В. Иванова, П. А. Шарый, Н. В. Костина, Г. С. Розенберг</i>	271
За 50 лет застарения отвала золы содержание азота и фосфора изменилось в эмбриоземе, но не изменилось в растениях <i>А. А. Бетехтина, О. А. Некрасова, А. П. Учаев, П. С. Некрашевич, А. В. Малахеева, Т. А. Радченко, Д. И. Дубровин, Т. А. Петрова, Д. В. Веселкин</i>	281
Почвенные нематоды северных лугов и агроценозов как биоиндикаторы степени трансформации почвенных экосистем <i>Е. М. Матвеева, А. А. Сушук, Д. С. Калинкина</i>	291
Влияние инвазивного дождевого червя <i>Eisenia nana</i> (Lumbricidae) на содержание водорастворимых форм катионов (NH_4^+ , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) в почве <i>К. А. Бабий, С. Ю. Князев, Д. В. Соломатин, Е. В. Голованова</i>	302
Распределение трофического ресурса у совместно обитающих видов мышевидных грызунов в условиях высокогорной зоны Республики Дагестан <i>М. Ш. Магомедов, М. М. Магомедова</i>	311

Краткие сообщения

Распределение генетических линий <i>Parisotoma notabilis</i> (Collembola) в градиенте урбанизации <i>А. В. Стрючкова</i>	318
---	-----

УДК 574.42

СТОХАСТИЧЕСКИЕ И ДЕТЕРМИНИСТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ФОРМИРОВАНИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО, ФУНКЦИОНАЛЬНОГО И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ: ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

© 2023 г. В. Д. Леонов^а, *

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

*e-mail: v.d.leonov@gmail.com

Поступила в редакцию 05.12.2022 г.

После доработки 15.03.2023 г.

Принята к публикации 21.03.2023 г.

Оценка биологического разнообразия и процессов, которые его определяют, — важная составляющая экологических исследований и природоохранной деятельности. В обзоре перечислены основные обобщающие теории и изложена современная концепция механизмов формирования экологических сообществ. Дано представление о детерминистических (абиотическом и биотическом факторах среды) и стохастических (экологическом дрейфе, расселении, видообразовании) процессах, которые участвуют в формировании таксономического, функционального и филогенетического аспектов разнообразия. Приведены примеры воздействия тех или иных процессов (влияние отдельных факторов среды, биотических взаимодействий, ограничения расселения) на α - и β -компоненты каждого из аспектов биоразнообразия, что позволяет оценить вклад тех или иных процессов в формирование биоразнообразия изучаемых локальных сообществ.

Ключевые слова: биоразнообразие, экологическая ниша, нейтральная теория, метасообщество, региональный пул видов, расселение, фильтр среды, альфа (α)- и бета (β)-разнообразие

DOI: 10.31857/S0367059723040054, EDN: RQCVLG

Определение механизмов формирования экологических сообществ и закономерностей изменения биологического разнообразия — одна из главных задач экологии как биологической науки, изучающей жизнь на надорганизменном уровне организации [1–3]. Знание этих механизмов открывает перед человечеством перспективы в области защиты и сохранения существующих сообществ, а также создания и поддержания искусственных экосистем, основанных на природных принципах [4]. Понимание этих механизмов помогает предсказать, как сообщества могут трансформироваться в результате изменений климата [5], в том числе и на заповедных территориях [6], прогнозировать инвазии чужеродных видов, их масштабы и последствия для экосистем [7].

В первых фундаментальных исследованиях экологи уже стремились объяснить наблюдаемое разнообразие и установить процессы, которые его формируют [8–13]. К настоящему времени разработано много частных концепций регуляции состава сообществ, а также предложен ряд подходов, которые их объединяют [14, 15].

Само по себе биологическое разнообразие — это сложный феномен, включающий несколько измерений (рис. 1). Традиционно биоразнообразие определяют в контексте таксономического разнообразия (~видового богатства) и обилия видов (соотношения их численности). Однако виды, входящие в состав сообществ, во-первых, различаются и выполняют разные экологические функции, поэтому потеря одних видов влечет за собой иные последствия для экосистем, нежели потеря других, во-вторых, виды имеют разную эволюционную историю, а значит, вносят разный вклад в существующее разнообразие сообществ [16, 17]. Для наиболее полной оценки биологического разнообразия, помимо его таксономического аспекта, необходимо учитывать функциональное и филогенетическое разнообразие [18]. Ввиду того, что механизмы формирования сообществ могут по-разному влиять на разные аспекты биоразнообразия, функциональное и филогенетическое разнообразие могут не коррелировать с таксономическим [19].

Цель данного обзора — описать наиболее общие концепции, объясняющие формирование разнообразия сообществ, и привести примеры

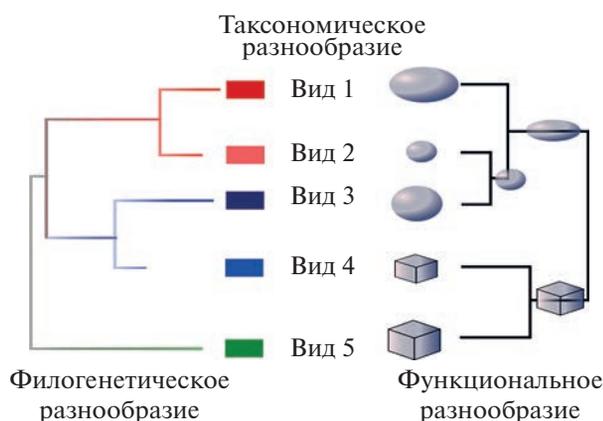


Рис. 1. Аспекты биологического разнообразия.

оценки роли отдельных процессов, исходя из наблюдаемых паттернов таксономического, функционального и филогенетического разнообразия.

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ

Основные теории

Экология – сравнительно молодая наука, но за время ее существования предложено множество частных механизмов, действие которых определяет состав и численность видов в локальных сообществах, и количество таких механизмов составляет как минимум несколько сотен [20]. Несмотря на такое количество, можно выделить несколько наиболее важных обобщающих теоретических моделей, которые призваны объяснить формирование и современное состояние сообществ, изучаемых экологами (табл. 1).

Виды, входящие в состав локальных сообществ, могут иметь разные экологические ниши, представляющие собой набор биотических и абиотических характеристик местообитания, в которых виды могут выживать и сосуществовать длительное время [9, 11, 12]. Экологическое сообщество определяется особенностями видов, которые позволяют им добывать ресурсы, избегать хищников, выдерживать конкуренцию и выживать в определенных условиях окружающей среды [21]. В соответствии с правилом конкурентного исключения виды с одинаковыми экологическими нишами не могут сосуществовать в одном местообитании [10].

С другой стороны, многие наблюдаемые сообщества не соответствуют теории ниш, согласно которой виды сосуществуют потому, что значительно различаются и поэтому избегают конкуренции и исключения. Ярким примером является “загадка разнообразия почвенной фауны”: например, микробо- и детритофаги среди оribатид (весьма насыщенная видами функциональная

группа, представители которой потребляют схожие ресурсы) способны длительное время поддерживать стабильные популяции в ограниченном пространстве [25, 26]. Нейтральная модель биоразнообразия предполагает, что виды сосуществуют благодаря тому, что схожи по своим экологическим характеристикам и не имеют конкурентного преимущества друг перед другом, в результате чего сообщество контролируется случайными процессами: демографической стохастичностью динамики популяций – экологическим дрейфом, расселением и видообразованием, которые противостоят процессам вымирания [14, 27]. При этом экологически идентичные виды способны сосуществовать длительное время, если в расчете на одну особь у них сохраняется близкая вероятность размножиться, вымереть, заселить свободное пространство и эволюционировать [28].

Теория “метасообществ” объединяет перечисленные выше частные механизмы, учитывая взаимодействие между локальными сообществами, иерархическую организацию экологических систем и сложную разномасштабную структуру процессов, которые влияют на формирование разнообразия. Связанные между собой процессами расселения локальные сообщества формируют метасообщество и региональный пул видов, окружающая среда фильтрует расселяющиеся виды в локальных сообществах, при этом виды могут взаимодействовать друг с другом в процессе разделения ниш, сосуществовать согласно нейтральной теории, но также могут поддерживаться в локальных сообществах иммиграцией, если ее темпы достаточно велики [23]. Теория метасообществ представляет собой взгляд на локальное сообщество как на часть системы более высокого порядка и использует для объяснения наблюдаемого локального разнообразия сообщества процессы, которые работают в разных масштабах [24].

Наиболее общее описание процессов, под влиянием которых формируются локальные сообщества, предложил Марк Велленд в монографии “The theory of ecological communities” [15]. В рамках этого обобщения локальные сообщества формируются под воздействием четырех основных процессов высокого порядка – фильтра окружающей среды, расселения особей, экологического дрейфа и видообразования (рис. 2). Каждый из этих процессов на уровне экологических сообществ аналогичен одной из четырех сил, действующих в эволюции: отбору, миграции, дрейфу и мутациям. Эти высокоуровневые процессы, как и частные низкоуровневые, можно разделить на стохастические и детерминистические в зависимости от определенности состояния системы (локального сообщества) в результате их влияния.

Детерминистические механизмы не предполагают случайности в формировании локальных со-

Таблица 1. Описание наиболее общих концепций, объясняющих наблюдаемое разнообразие сообществ

Теория	Задействованные процессы высокого уровня (по М. Велленду [15])	Описание
Экологические ниши	Отбор видов в сообщество: абиотический и биотический фильтры	Локальные сообщества сформированы видами, которые приспособлены к среде обитания, длительному сосуществованию друг с другом и имеют экологические отличия – занимают разные экологические ниши [21]. Разделение ниш между видами – основополагающий механизм поддержания биоразнообразия [12]
Нейтральная теория	Экологический дрейф, расселение, видообразование	Локальные сообщества сформированы случайными событиями расселения видов и стохастическими демографическими колебаниями – экологическим дрейфом. Все виды сообщества имеют одинаковые свойства демографической динамики. Разнообразие локальных сообществ – результат баланса между расселением, видообразованием и дрейфом [14, 22]
Метасообщество	Расселение, абиотический и биотический фильтры	Локальные сообщества являются частью региональной системы высшего порядка – метасообщества и связаны между собой через расселение множества потенциально взаимодействующих видов. Разнообразие локальных сообществ формируется ограничением расселения, разделением экологических ниш видов, постоянной иммиграцией в сообщество с неблагоприятными условиями из окружающих сообществ, где существует стабильная популяция, и нейтральным сосуществованием видов [23, 24]
Теория экологических сообществ М. Велленда	Отбор – абиотический и биотический фильтры, расселение особей, экологический дрейф, видообразование	Взаимодействие детерминистических и стохастических процессов определяет состав сообщества. Любой частный экологический процесс регуляции состава сообщества можно свести к одному из четырех процессов высшего порядка – фильтру среды, расселению, экологическому дрейфу, видообразованию [15]

обществ. Состав и соотношение видов в них определены свойствами среды обитания и качествами видов, которые должны быть приспособлены к условиям среды и друг к другу. Стохастические механизмы предполагают формирование локальных сообществ под воздействием случайных процессов – случайных событий расселения и экологического дрейфа, в результате чего невозможно предсказать точный состав локальных сообществ, но можно оценить множество будущих состояний и вероятность каждого из них.

При этом экологическая нейтральность, часто привлекаемая для объяснения паттернов биоразнообразия изучаемых сообществ, подразумевает, что организмы одной функциональной или экологической группы на индивидуальном уровне идентичны по вероятности рождения, смерти, миграции и видообразования [14]. Это весьма широкое определение не исключает сложных экологических взаимодействий между особями видов в сообществе. В основном экологическая нейтральность подразумевает, что популяции ви-



Рис. 2. Наблюдаемые паттерны биоразнообразия – результат взаимодействия стохастических и детерминистических процессов (по [3], с изменениями и дополнениями).

дов должны подчиняться одним и тем же экологическим правилам демографической динамики. При этом детерминированные процессы в сообществах могут быть экологически нейтральными и наоборот [29].

Детерминистические механизмы. Отбор

Детерминистические процессы определяют состав сообществ путем отбора видов, способных выжить в конкретном местообитании. М. Велленд [15] выделяет “отбор” как основной детерминистический механизм высшего порядка, принимающий участие в формировании локального сообщества. Отбор регулирует присутствие тех или иных видов в сообществе на основе различий в приспособленности особей разных видов. Отбор можно разделить на два основных процесса: абиотическую фильтрацию и биотические взаимодействия. Несмотря на то, что эти процессы могут приводить к одинаковым последствиям для сообществ — исключению видов, не соответствующих абиотическому и биотическому окружению, они действуют на разных масштабах, и эти процессы необходимо различать [30]. Виды, присутствующие в сообществе, приспособлены к условиям окружающей среды (абиотический фильтр, фильтр окружающей среды, фильтр местообитания) и существованию с другими видами сообщества (т.е. способны выдержать конкуренцию, пресс паразитов, хищников — биотические взаимодействия, биотический фильтр). Состав сообщества в рамках этой концепции имеет неслучайный характер и зависит от условий среды [31].

В отношении динамики популяций видов, присутствующих в сообществе, отбор может быть частотно-зависимым. При положительном частотно-зависимом отборе приспособленность вида возрастает по мере увеличения его численности. Например, некоторые виды растений способны изменять эдафические условия, делая их менее подходящими для других видов. При отрицательном частотно-зависимом отборе приспособленность вида падает с увеличением относительного обилия вида (например, хищник с большей вероятностью будет охотиться на наиболее многочисленную добычу, ограничивая ее численность и высвобождая часть ресурсов для других видов той же экологической группы). Обсуждение этих двух типов отбора в контексте экологии сообществ важно, поскольку они приводят к разным результатам — отрицательный частотно-зависимый отбор поддерживает разнообразие видов (фенотипов, генотипов) в сообществе (например, сложные биотические взаимодействия), в то время как положительный частотно-зависимый отбор снижает разнообразие [15].

Фильтр окружающей среды (абиотический фильтр) является первым механизмом, определя-

ющим появление видов регионального пула в локальных сообществах [32]. Согласно этой концепции, видовой состав сообществ определяется комплексом абиотических факторов среды, толерантностью видов по отношению к этим факторам — набором признаков, которые позволяют выживать в определенных условиях, способностью к размножению и поддержанию стабильной популяции в условиях локального сообщества. Фильтр окружающей среды не только прямо влияет на выживание видов в локальном сообществе, но и модифицирует взаимодействия между видами [33]. Например, суровые условия окружающей среды, с одной стороны, отбирают в сообщество экологически близкие виды, способные выжить в таких условиях, с другой, препятствуют доминирующим видам захватить подавляющее количество ресурсов, что могло бы привести к исчезновению других видов [34, 35]. Пространственная и временная неоднородность абиотических факторов среды (сезонность, вариация эдафических условий), как правило, повышает разнообразие сообществ в случае, если виды не испытывают ограничений в расселении [36].

Взаимодействия между видами (биотический фильтр). Если особи вида способны существовать в конкретных абиотических условиях, они должны выжить в условиях конкуренции с другими видами, выдержать пресс паразитов и хищников. Взаимодействие видов (биотическая фильтрация) регулирует конечное количество видов, обитающих в локальном сообществе, за счет конкурентного исключения и других биотических взаимодействий [37]. Состав современных сообществ и появление в них новых видов подвержены “эффекту приоритета”, при котором уже имеющиеся в сообществе виды оказывают положительное или отрицательное влияние на появление новых видов путем модификации нишевого пространства или его существенного сокращения [38].

Характер биотических взаимодействий зависит от суровости абиотических факторов, неоднородности (гетерогенности) среды и нарушений, вызванных разными причинами [39]. Важность экологического содействия как одного из основных биотических взаимодействий возрастает с увеличением суровости среды и снижением продуктивности сообществ, тогда как интенсивность конкуренции падает. Например, с нарастанием суровости условий среды в альпийских сообществах биомасса, рост и размножение альпийских видов растений выше в окружении других растений [40]. Это происходит по причине изменения лимитирующих факторов: в экстремальных условиях лимитирующими являются климатические факторы (температура, ветер) и развитость почвенного покрова, в то время как в умеренных условиях основным лимитирующим фактором становится доступность ресурсов, что по-

рождает конкуренцию. Таким образом, на формирование конечного состава сообщества сильное влияние оказывают и положительные биотические взаимодействия, например средообразующая деятельность некоторых видов по отношению к другим [41].

Когда новые виды не встречаются с естественными сдерживающими факторами (оказываются более конкурентными, чем существующие виды, имеют специфические защитные приспособления, не сталкиваются с прессом хищников и паразитов), они становятся инвазивными и значительно влияют на разнообразие локальных сообществ. Их появление может приводить к исчезновению нативных видов сообщества и замещению их другими видами [33, 42].

Фильтр окружающей среды отражает фундаментальную экологическую нишу вида, а биотические взаимодействия — реализуемую экологическую нишу. В экспериментальных исследованиях часто тяжело установить влияние конкретного процесса, поскольку и абиотический фильтр, и биотические взаимодействия могут приводить к отсутствию определенных видов в локальном сообществе [30].

Стохастические механизмы

Стохастические механизмы формирования сообществ связаны прежде всего со случайными событиями, влияние которых в итоге приводит к некоторому состоянию сообщества в рассматриваемый момент времени. Виды случайно появляются в сообществе и исчезают, а наблюдаемое соотношение их обилия может быть обусловлено случайными колебаниями — экологическим дрейфом [14].

Многие процессы на разных уровнях организации биологических систем носят случайный характер, являясь одним из источников наблюдаемого разнообразия живой природы: ошибки при копировании ДНК, процессы формирования иммунитета и путей передачи нервных импульсов, выработка новых моделей поведения [43]. Случайные (вероятные, но непредсказуемые) события — это не просто шум, а одно из фундаментальных свойств природы. Таким образом, “случайность” во многом лежит в основе формирования живой и неживой природы. Среди стохастических процессов, участвующих в формировании экологических сообществ, выделяют случайное расселение особей на новые территории, экологический дрейф и видообразование [15].

Расселение видов и колонизация новых территорий — важные фундаментальные экологические процессы. Расселение видов подразумевает перемещение особей между локальными сообществами [3]. Этот процесс является основополагаю-

щим для многих частных экологических концепций, особенно первичной сукцессии и теории островной биогеографии [13]. В паре с видообразованием расселение — это процесс, в результате которого в сообществе появляются новые виды [15]. При этом если детерминистические процессы стремятся сократить число видов в сообществе, то расселение видов способствует появлению новых видов и увеличивает биологическое разнообразие локальных сообществ [3, 44]. В результате расселения локальные сообщества перестают быть независимыми и объединяются во взаимосвязанную систему [15].

Распространение видов в целом невозможно считать абсолютно случайным. Однозначно стохастическое расселение видов зависит только от размера популяции: виды с большей численностью имеют большую вероятность расселиться, но поскольку виды регионального пула отличаются по своим способностям к расселению, вероятность расселения одних видов может быть существенно выше, чем других. Расселение может быть активным или пассивным, и, вероятно, истинно стохастическим можно считать именно пассивное расселение [45].

Виды, которые не в состоянии поддерживать стабильную (самовоспроизводящуюся) популяцию внутри какого-либо сообщества, тем не менее могут поддерживать свою численность при постоянной иммиграции из окружающих сообществ [46]. Высокая интенсивность расселения и отсутствие ограничений приводят к увеличению локального разнообразия сообществ (α -разнообразия), в то время как различия между локальными сообществами снижаются (уменьшается β -разнообразие) [47].

Экологический дрейф — результат случайных изменений в сообществе, связанных с рождением и смертью особей и колебаниями численности видов, вызванных случайными причинами [3]. Экологический дрейф можно наблюдать на уровне случайных событий рождения и смертности особей, случайного определения (и соотношения) полов в популяциях и различий в жизнеспособности особей в популяции [48]. Влияние дрейфа на сообщество тем выше, чем меньше размер популяций видов, входящих в сообщество [48, 49]. Экологический дрейф может приводить к исчезновению небольших изолированных популяций, что упрощает структуру сообщества [50]. Этот процесс имеет тенденцию снижать разнообразие внутри сообществ и таким образом увеличивать различия (β -разнообразие) между схожими в остальном сообществами, что особенно выражено в регионах с большим пулом видов [31, 51].

Видообразование. Определение видообразования как стохастического процесса условно. К числу стохастических процессов относятся гене-

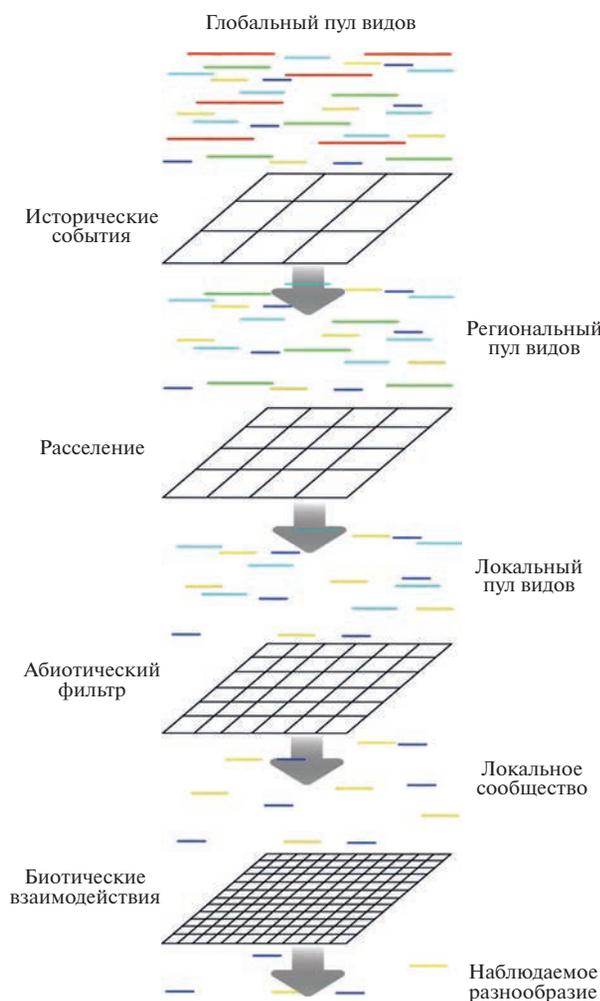


Рис. 3. Процессы, определяющие разнообразие локальных сообществ, в виде экологических фильтров (по [54, 55], с изменениями).

тический дрейф, поток генов и появление мутаций, в то время как отбор носит детерминистический характер и зависит от функциональных свойств видов. Видообразование играет важную роль в формировании регионального пула видов, являющегося источником разнообразия локальных сообществ [52]. В меньшем масштабе, например на изолированных океанических островах, этот процесс становится важным источником локального разнообразия [15]. Регионы с более высокими темпами видообразования (или низкими темпами вымирания) имеют более крупные пулы видов, что увеличивает влияние экологического дрейфа: в регионах с более крупным пулом видов экологический дрейф будет вносить больший вклад в разницу между локальными сообществами [31]. Видообразование, которое происходит независимо в разных локальных сообществах, увеличивает разнообразие этих сообществ и по-

вышает разницу между локальными сообществами одного региона [15].

Биологическое разнообразие — результат взаимодействия детерминистических и стохастических процессов

В формировании сообществ участвуют все описанные выше процессы, но установить относительный вклад каждого из них часто не просто [33]. Определение роли того или иного процесса в наблюдаемой структуре сообщества зависит от пространственной и временной охвата исследований, конкретного сообщества и истории его развития [53]. Описанные выше процессы можно представить как несколько фильтров разного масштаба (рис. 3), которые определяют состав наблюдаемых локальных сообществ [54].

На разнообразии локальных сообществ оказывают влияние геологическая история региона и крупные события планетарного масштаба. Появление Панамского перешейка около 3 млн лет назад и Великий межамериканский обмен привели к значительным изменениям в фауне млекопитающих Южной Америки. Ныне около половины южно-американских видов имеют североамериканское происхождение, при этом многие виды южно-американских сумчатых не выдержали конкуренции с плацентарными млекопитающими [56]. В то же время фауна Австралии, не имевшая в своей истории подобных по масштабу событий, сохранила значительную самобытность фауны до прихода людей [57]. Геологическая и эволюционная истории региона, масштабные катастрофические события, видообразование и вымирание видов формируют региональный пул видов крупных регионов — большое количество видов, популяции которых присутствуют в локальных местообитаниях, объединенных процессами расселения [58].

Расселение видов и появление их в локальных сообществах региона — следующий процесс, который определяет локальное разнообразие. Обмен особями между локальными сообществами и появление в сообществе новых видов из регионального пула модифицируют влияние фильтра среды и экологического дрейфа в формировании сообществ [3, 31]. Расселение способствует насыщению локальных сообществ видами и появлению новых видов уже существующих популяций, уменьшая относительное влияние экологического дрейфа, увеличивая роль абиотического фильтра и особенно биотических взаимодействий [59]. Появление новых видов в локальных сообществах может как стабилизировать их динамику, так и вывести их из состояния равновесия [60, 61].

Биотические взаимодействия и абиотический фильтр, по-видимому, действуют в разных пространственных масштабах. Биотические взаимо-

действия, например конкуренция, наблюдаются на уровне взаимодействия между особями, в то время как абиотический фильтр определяет состав видов, входящих в сообщество, в более крупном масштабе [62]. Но некоторые биотические взаимодействия, например симбиоз, могут влиять на состав сообщества и в более крупных масштабах [63]. Виды могут исчезать из сообщества не только под воздействием фильтра среды, но и в результате случайных событий и экологического дрейфа [15].

В результате видовой состав современных локальных сообществ зависит от расселения видов и существующих барьеров расселения, а также от того, обладают ли виды определенными свойствами, позволяющими им выжить в условиях окружающей среды и сосуществовать с другими видами в сообществе. В случае слабого действия фильтра среды (как абиотических факторов, так и биотических взаимодействий) в формировании сообществ увеличивается роль стохастических процессов и наоборот [31]. Относительная важность стохастических процессов растет с увеличением продуктивности сообществ. Также предполагается, что более благоприятные для жизни условия, большая доступность ресурсов и, таким образом, ослабление влияния фильтра среды и биотических взаимодействий лежат в основе положительной связи между увеличением продуктивности сообществ с уменьшением географической широты и увеличением биоразнообразия [64].

Как отмечено выше, при изучении и оценке влияния данных процессов на формирование сообществ велика роль пространственного и временного масштабов исследований, а также конкретных целей и задач [65]. Роль тех или иных процессов изменяется с развитием сообщества. Например, при восстановительной сукцессии после пожаров состав мхов и сосудистых растений в сообществе в первые годы определяется случайными процессами, роль которых постепенно падает, а детерминистических возрастает [66]. Однако если исследователь сосредоточен на изучении конкретного локального сообщества и процессов, которые протекают внутри него в данный момент времени, для объяснения наблюдаемых паттернов биоразнообразия может хватить нескольких низкоуровневых процессов, при этом для интерпретации результатов будет не важно, что некий низкоуровневый процесс порождает процесс высокого порядка [67].

АСПЕКТЫ РАЗНООБРАЗИЯ

Виды, представленные в сообществе, не являются функционально равнозначными и эволюционно эквивалентными, поэтому сообщества, включающие сходное количество видов (сходное таксономическое разнообразие), тем не менее

могут иметь разное функциональное (ввиду экологических особенностей видов и их неравнозначности в выполнении экологических функций) и филогенетическое (из-за разной эволюционной истории видов) разнообразие [68, 69]. Так как виды имеют разные экологические, функциональные и физиологические особенности, описанные выше процессы могут по-разному влиять на различные аспекты биоразнообразия [70].

Функциональное разнообразие определяется как разнообразие функциональных признаков организмов, присутствующих в сообществе [71]. Функциональные признаки (*traits*, *traits*) – это особенности организмов, в отношении которых предполагается или известно, что они влияют на приспособленность организмов: их рост, размножение и выживание [72]. Функциональные особенности определяют многомерное пространство признаков, в котором существуют виды (например, масса тела, диета, форма и размер клюва, листовая поверхность) [73]. Функциональные признаки видов определяют отношения между организмами и их биотической и абиотической средой, определяют экологическую нишу вида, т.е. его способность переносить определенные условия. Некоторые функциональные признаки определяют не только способность организмов выживать в конкретных условиях (*response traits*), но и возможность оказывать влияние на окружающую среду (*effect traits*). Такие признаки могут влиять на другие виды, представленные в сообществе, например через трофические взаимодействия (хищник – жертва, паразитизм), мутуалистические отношения либо такие экологические процессы, как круговорот питательных веществ, опыление, потребление опада и т.п. [71].

Оценка функционального разнообразия дает представление об устойчивости экосистем [74]. Функциональная избыточность, означающая, что популяции разных видов выполняют аналогичную или одинаковую функцию в сообществе, характерна для наиболее устойчивых к потере таксономического биоразнообразия сообществ [75]. В то же время популяции функционально избыточных сообществ более восприимчивы к экологическому дрейфу.

Виды вносят уникальный вклад в филогенетическое разнообразие сообществ, которое отражает их уникальную эволюционную историю [76]. Оценка филогенетического разнообразия основана на измерении длины ветвей филогенетического древа сообщества и учитывает эволюционную историю входящих в него видов [77]. Филогенетическое разнообразие часто предлагают использовать как косвенную меру для оценки функционального разнообразия, поскольку в отношении многих признаков предполагают эволюционное наследование, а в отношении более близких в

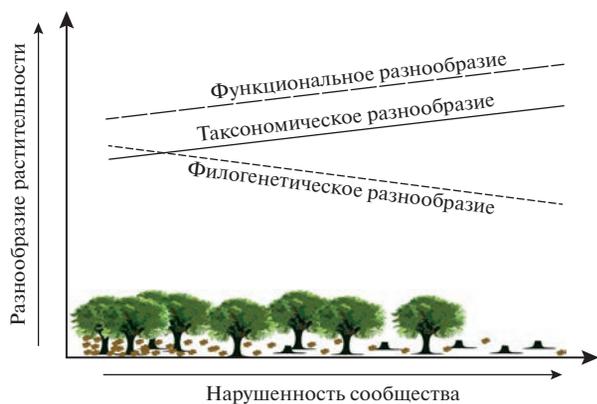


Рис. 4. Изменения аспектов разнообразия растительности напочвенного яруса в градиенте вырубki: увеличение количества неспециализированных видов приводит к снижению филогенетического разнообразия (по [89]).

эволюционном плане видов — экологическое сходство [78–80]. Помимо этого, взаимодействия между видами и их функциональные особенности зависят от комплекса признаков, часть из которых может быть не известна исследователям. Филогенетическое разнообразие в этом случае может служить мерой косвенной оценки функционального разнообразия [81]. Но филогенетическое разнообразие ценно само по себе и отражает в целом морфологические, экологические, генетические и физиологические различия, которые накопились между видами в ходе эволюции [82].

Функциональное разнообразие может не коррелировать с филогенетическим, если функциональные признаки находятся под сильным стабилизирующим отбором или из-за интенсивных конкурентных взаимоотношений между эволюционно близкими (и функционально похожими) видами [83, 84]. Оценка этого аспекта биоразнообразия важна для его сохранения во всей полноте, поскольку филогенетическое разнообразие отражает уникальную эволюционную историю видов. Например, потеря сравнительно небольшого числа видов может критически сказаться на филогенетическом разнообразии, если потерянные виды были единственными представителями своей клады в сообществе [85]. Оценка филогенетического разнообразия важна в качестве одного из критериев природоохранной деятельности для оценки экосистем [86].

Функциональный и филогенетический аспекты разнообразия могут не коррелировать с таксономическим, поскольку ограничение расселения и фильтр окружающей среды по-разному влияют на эти компоненты разнообразия, а виды и сообщества имеют разную эволюционную историю [73]. Например, таксономическое разнообразие птиц лесов Центральной Европы положительно и

наиболее сильно коррелирует с увеличением площади лесных массивов, возрастом древостоя и его составом, в то время как филогенетическое разнообразие уменьшается, а функциональное имеет положительную, но не столь выраженную корреляцию с этими факторами [87]. Все три аспекта биоразнообразия могут по-разному меняться при сукцессионных изменениях (рис. 4). На ранней стадии сукцессии видовое богатство увеличивается, но не наблюдается увеличения функционального и филогенетического разнообразия — виды имеют высокий уровень функционального сходства. На поздней стадии сукцессии не происходит дальнейшего увеличения видового богатства, но наблюдается рост функционального разнообразия за счет замены функционально избыточных видов, что свидетельствует о возрастающей роли биотических взаимодействий [88].

ОПРЕДЕЛЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ ФОРМИРОВАНИЯ ЛОКАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Оценка функционального и филогенетического разнообразия по отношению к таксономическому позволяет лучше понять, в какой степени формирование сообщества обусловлено стохастическими или детерминистическими механизмами [88, 90]. Процессы, участвующие в формировании биологического разнообразия локальных сообществ, действуют на разных иерархически организованных пространственных масштабах [65]. Согласно описанным выше теоретическим моделям, биологическое разнообразие с точки зрения пространственной организации делится на региональный пул видов (региональное разнообразие — γ -разнообразие), разнообразие локальных сообществ (локальное разнообразие — α -разнообразие) и изменение биологического разнообразия между локальными сообществами (β -разнообразие) [91]. Совместные оценки таксономического, функционального и филогенетического α - и β -разнообразия дополняют друг друга при определении процессов, которые влияют на формирование локальных сообществ в градиенте факторов среды, и позволяют определить те процессы, которые в наибольшей степени объясняют наблюдаемые паттерны разнообразия [19, 92].

Биотические взаимодействия, абиотический фильтр и экологический дрейф действуют на локальном уровне и определяют α -разнообразие локальных сообществ, тогда как изменение факторов среды в региональном масштабе, исторические и эволюционные процессы могут в значительной степени влиять на β -разнообразие [69, 93]. Например, таксономическое, функциональное и филогенетическое α -разнообразие локальных сообществ может оставаться неизменным, несмотря на существенное изменение видового

состава, функциональных признаков или филогенетического древа от сообщества к сообществу, что демонстрирует влияние того или иного процесса на формирование локальных сообществ в региональном масштабе — изменение в локальных сообществах в градиенте факторов среды или в результате ограниченного расселения [17, 19].

Детерминистические механизмы: фильтр среды и биотические взаимодействия

Поскольку функциональные признаки позволяют видам адаптироваться к условиям окружающей среды, то фильтр окружающей среды преимущественно влияет на функциональную структуру сообществ, в то время как таксономический и филогенетический аспекты разнообразия могут не отражать влияния факторов [17]. Если роль абиотического фильтра в формировании сообщества велика (например, суровость условий среды), то в сообщество будут отобраны виды, обладающие сходными чертами, которые позволяют им выживать в определенных условиях, и мы будем наблюдать функционально кластеризованное (“*clustered*”) сообщество, функциональное α -разнообразие которого снижено (рис. 5) по отношению к таксономическому разнообразию [73]. Если велика роль биотического фильтра (интенсивны биотические взаимодействия, например конкуренция), то ожидается, что сообщество будет сформировано наиболее функционально разнообразными видами, сильные различия признаков которых будут способствовать сосуществованию благодаря лучшему разделению ресурсов, и мы будем наблюдать функционально сверхразнообразное (“*overdispersed*”) сообщество. В случае выраженной гетерогенности локального сообщества (вследствие нарушений или присутствия участков с разной продуктивностью) могут одновременно наблюдаться высокие уровни таксономического и функционального α -разнообразия [71, 90].

Если функциональные признаки эволюционно сохраняются, т.е. существует филогенетический сигнал по отношению к функциональным признакам, будет наблюдаться корреляция между функциональным и филогенетическим разнообразием [69, 79, 94]. Степень эволюционного консерватизма ниши и уровень филогенетического сигнала могут различаться в отношении факторов среды, из-за чего закономерности изменения рассматриваемых аспектов разнообразия могут отличаться в градиентах отдельных факторов [19]. При конвергенции функциональных признаков в филогенетически не связанных таксонах или низком эволюционном консерватизме функциональных признаков между филогенетическим и функциональным аспектами разнообразия ожидается обратная зависимость [71].

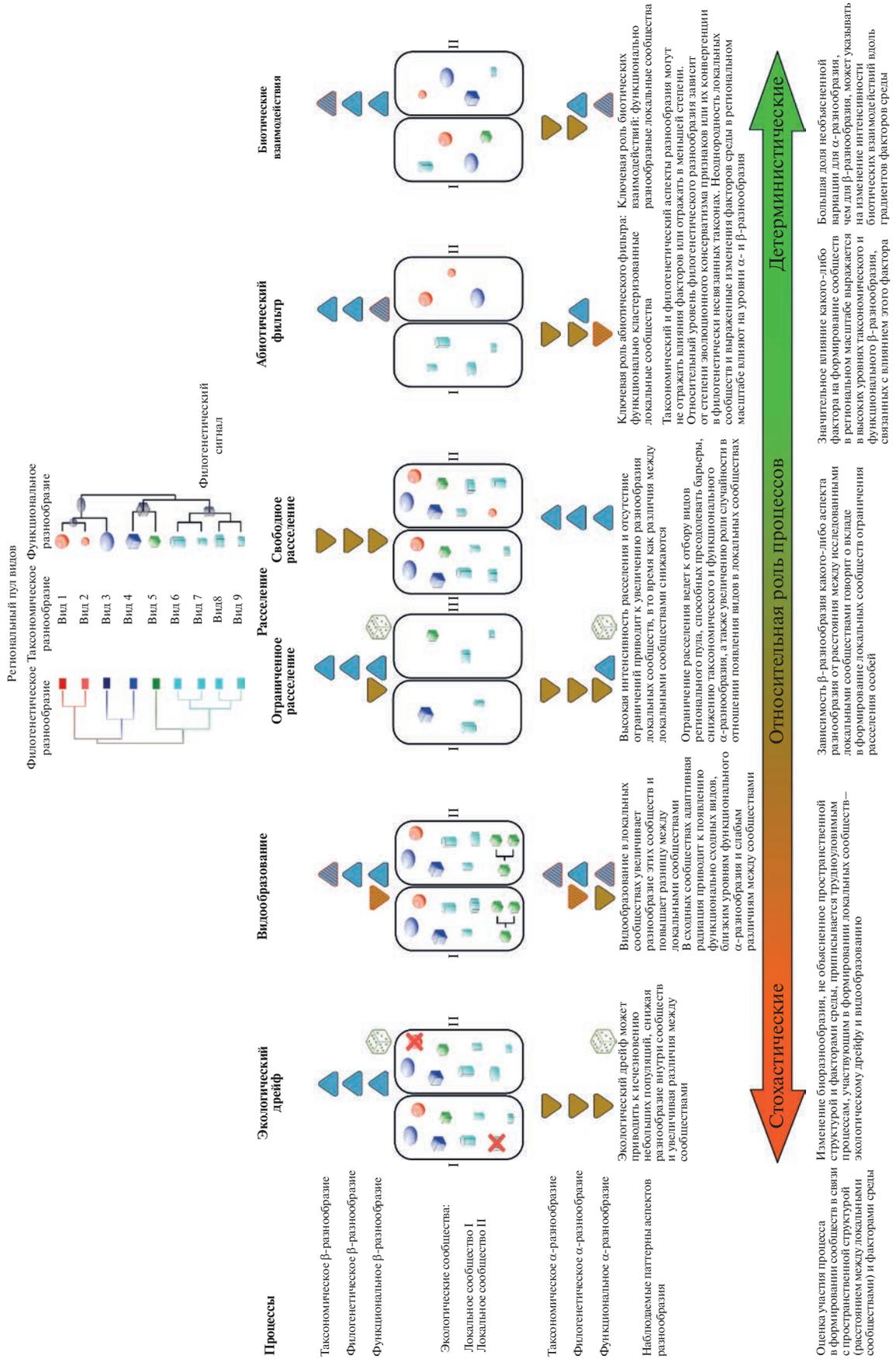
Абиотический и биотический фильтры влияют на формирование локальных сообществ, “пропуская” виды с определенными функциональными признаками, что должно отразиться на уровне функционального, филогенетического и таксономического β -разнообразия. Если какой-либо фактор значительно влияет на формирование сообществ в региональном масштабе, то ожидается высокое таксономическое и функциональное β -разнообразие, связанное с влиянием этого фактора [19]. Если влияние фильтра окружающей среды не столь выражено, то серьезного изменения функционального разнообразия не ожидается, но могут отмечаться высокие темпы изменения таксономического разнообразия из-за влияния стохастических процессов или интенсивных биотических взаимодействий [90]. Большая доля необъясненной факторами среды вариации для α -разнообразия, чем для β -разнообразия, может указывать на изменение интенсивности биотических взаимодействий вдоль градиентов факторов среды [19].

Благоприятные локальные условия и высокий уровень первичной продуктивности могут ослабить конкуренцию за ресурсы и снизить темпы вымирания видов, что в конечном итоге приводит к функциональной избыточности и снижению функционального α -разнообразия локальных сообществ по сравнению с таксономическим и филогенетическим аспектами разнообразия [90]. В этом случае наблюдается увеличение функционального β -разнообразия в градиенте факторов, которые обуславливают степень благоприятности условий среды, по сравнению с таксономическим β -разнообразием [19].

Стохастические механизмы. Расселение

Случайное, но ограниченное в силу разных причин расселение видов может влиять на разнообразие локальных сообществ и определять пространственно-структурированные паттерны изменения биоразнообразия [93]. Если перемещение видов не ограничено какими-либо барьерами или расстоянием, то виды можно найти во всех локальных сообществах, в которых они могут существовать. В этом случае фильтр окружающей среды и биотические взаимодействия определяют распространение видов [27]. Свободное расселение видов регионального пула приводит к увеличению таксономического и функционального α -разнообразия локальных сообществ, в то же время уменьшая различия (β -разнообразие) между локальными сообществами [90].

Существующие препятствия к расселению (например, сложный рельеф) даже без изменения факторов среды могут влиять на изменение функционального и филогенетического разнообразия локальных сообществ, уменьшая таксономиче-



←
Рис. 5. Влияние процессов формирования локальных сообществ на α - и β -компоненты различных аспектов разнообразия: ▲ и ▼ — увеличение и уменьшение наблюдаемого аспекта разнообразия соответственно; ▲▼ — как увеличение, так уменьшение уровня аспекта разнообразия в зависимости от условий (рассматриваемой группы организмов, неоднородности локального сообщества, выраженности градиента факторов в регионе и различий между локальными сообществами); ▲ и ▼ — аспекты разнообразия, в отношении которых воздействие рассматриваемого процесса выражено наиболее сильно по сравнению с другими; ⚡ — существенное влияние случайных причин в определении аспекта разнообразия, ввиду чего тенденции в изменении тяжело прогнозировать.

ское α -разнообразие и приводя к формированию локальных сообществ, виды в которых обладают случайным набором функциональных признаков или функционально сходны по способности к расселению [90]. Ограничение расселения может влиять на определенные функциональные группы, более явно проявляясь в функциональном и филогенетическом β -разнообразии [70]. В этом случае ограничение расселения будет действовать как экологический фильтр, отбирая в сообщества виды, функционально сходные по своим способностям к расселению [71]. Зависимость β -разнообразия от пространственной структуры (расстояния между исследованными локальными сообществами) говорит о значительном вкладе в формирование локальных сообществ ограничения расселения особей [19].

Влияние расстояния между исследуемыми биотопами (определяемого пространством разнообразия) на изменение аспектов биологического разнообразия, помимо ограничений расселения, может свидетельствовать о существовании не учтенных в исследовании пространственно-структурированных факторов. Влияние учтенных в исследовании пространственно-структурированных факторов окружающей среды (например, изменения температуры с широтой) может выражаться в одновременном влиянии ограничения расселения и пространственно-структурированных факторов на разнообразие сообществ [95].

Стохастические механизмы.

Видообразование и экологический дрейф

Необъясненное пространственной структурой и факторами среды изменение биоразнообразия приписывается трудноуловимым процессам, которые тем не менее участвуют в формировании локальных сообществ — экологическому дрейфу, видообразованию, а также не учтенным в модели, но влияющим на аспекты разнообразия факторам среды.

Видообразование

Видообразование — один из источников пополнения регионального пула видов наряду с масштабными событиями расселения. Несмотря на то, что видообразование происходит достаточно медленно и региональный пул видов можно считать сравнительно постоянным в современ-

ных исследованиях, в некоторых случаях его влияние невозможно игнорировать. Например, заполнение свободных экологических ниш на изолированных островах в большой мере достигается за счет видообразования, в то время как вблизи материка обычно благодаря расселению и иммиграции [96].

Видообразование, происходящее независимо в разных локальных сообществах, повышает α -разнообразие локальных сообществ и определяет случайные различия между этими сообществами — β -разнообразие [15]. Широкая адаптивная радиация может выражаться в низком уровне филогенетического разнообразия по отношению к другим аспектам разнообразия и высоком уровне эндемизма [90]. В экологически сходных локальных сообществах адаптивная радиация может приводить к появлению набора функционально сходных видов, близким уровням функционального α -разнообразия и слабым различиям между сообществами [97]. Темпы видообразования и влияние на аспекты разнообразия зависят от условий, в которых оно протекает: изолированности локального сообщества, его гетерогенности, силы действия абиотического фильтра и биотических взаимодействий, а также конкретной рассматриваемой группы организмов, которой свойственны собственные темпы видообразования и возможности давать широкую адаптивную радиацию [96, 98, 99].

Экологический дрейф

В изолированных локальных сообществах, не связанных расселением, обилие видов случайно и независимо “дрейфует” в каждом из локальных сообществ, что ведет к изменению их видового состава и различиям между сообществами (т.е. к увеличению β -разнообразия). В небольших сообществах значение экологического дрейфа возрастает: его воздействие влечет за собой случайное исчезновение видов, что существенно уменьшает локальное разнообразие. Случайное влияние экологического дрейфа позволяет видам доминировать даже там, где им не вполне благоприятствуют условия среды, что ослабляет наблюдаемую связь между составом сообществ и факторами среды. В общем виде экологический дрейф, как правило, может стать причиной уменьшения локального разнообразия и исчезновения видов, и ввиду случайности таких изменений увеличива-

ет различия между сообществами – β -разнообразие [15].

В случае экологического дрейфа мы имеем дело со случайными изменениями состава сообществ, которые трудно предсказать. Эти случайные изменения могут определять не связанные с другими процессами (расселением, видообразованием, фильтром среды) различия между исследуемыми сообществами.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОЦЕССОВ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ: ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ

В обзоре изложены представления о формировании экологических сообществ в контексте одной из механистических обобщающих теорий, в наиболее явном виде формализованной Марком Веллендом [15]. Этот класс теорий основан на нашем понимании экологических и биологических процессов (фильтры среды, ограниченное и свободное расселение, видообразование, экологический дрейф), которые обуславливают формирование паттернов биологического разнообразия.

Другой класс теорий базируется на представлении, что наблюдаемые паттерны определяются наличием статистических ограничений в формировании сообществ. Данные теории не включают явных предположений о вкладе биологических или экологических процессов в формирование локальных сообществ [100]. Одним из таких подходов является Maximum Entropy Theory of Ecology (METE) [101]. Он учитывает информацию о четырех параметрах сообществ для прогнозов их состояния: общая площадь сообщества, общее количество особей, общее количество видов и общая скорость метаболизма всех особей. Эти переменные используются для формирования биологических ограничений системы, и прогнозируемые состояния сообществ должны иметь плотность особей, среднее количество особей на вид и среднюю скорость метаболизма, соответствующие исходным ограничениям [101, 102]. METE рассчитывает наиболее вероятное состояние сообществ согласно этим ограничениям.

В литературе отмечается хорошая эмпирическая поддержка прогнозов METE для распределения обилия видов (*species-abundance distribution* – *SAD*), закономерностей, связанных с пространственным распределением особей видов, взаимосвязи между видами и территорией (*species-area relationship* – *SAR*) и вклада видов в метаболизм сообщества [102–104]. Однако в экосистемах с изменяющимися во времени переменными состояниями предсказания METE часто не соответствуют наблюдаемым данным. Развернутая Maximum Entropy Theory of Ecology – *DynaMETE* – предусматривает учет механизмов и экологических процессов

(например, природных и антропогенных нарушений или быстрого видообразования на островах), которые ответственны за изменение сообществ во времени, с чем классическая теория METE справлялась не очень хорошо, так как в классическом виде предполагает относительно статичное состояние сообществ. Как и классическая METE, *DynaMETE* включает два функциональных признака видов – скорость метаболизма (или размер тела) и численность видов. Но в этот подход можно включить другие функциональные признаки видов и связанные с ними факторы среды. Можно учесть и филогенетическое разнообразие на основании индексов расстояния между видами на филогенетическом древе [105].

Интеграция биологических процессов и экологических механизмов формирования экологических сообществ и статистических подходов к прогнозированию состояния экосистем, вероятно, позволит создать новую синтетическую теорию экологических сообществ, снабженную мощным математическим инструментарием, который даст возможность предсказывать паттерны различных аспектов разнообразия и оценивать роль тех или иных экологических процессов в формировании сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходимо помнить, что описанные выше механизмы формирования локальных сообществ – удобные механистические модели, которые облегчают наше понимание устройства, формирования и изучение таких сложных систем, как экологические сообщества. Представленная схема взаимодействия процессов в виде иерархически-организованных фильтров, безусловно, полезна, но многие описанные выше процессы действуют скорее, одновременно. Например, фильтры являются абстракциями экологических процессов и игнорируют тот факт, что эти процессы постоянно взаимодействуют сложным образом [33]. Сообщества могут быть одновременно ограничены фильтром среды и интенсивными биотическими взаимодействиями, ввиду чего функциональные признаки, связанные с фильтрацией среды, будут функционально избыточными, а черты, связанные с биотическими взаимодействиями, разнообразными [106]. Однако описанные теории позволяют выдвигать и тестировать гипотезы, которые уточняют наши представления о формировании сообществ и роли факторов среды, которые определяют существующие паттерны биоразнообразия.

Важное свойство теории экологических сообществ Марка Велленда [15] – ее инклюзивность, благодаря чему предложенные ранее отдельные концепции и механизмы формирования экологических сообществ рассматриваются как порождающие четыре процесса формирования сообществ

высшего порядка и могут быть сведены к ним. Необходимо учитывать пространственный и временной масштаб исследований. Влияние многих факторов на состав локального сообщества можно установить только при проведении крупномасштабных региональных исследований [19, 107] или при изучении сообществ в разных масштабах [108]. Влияние многих процессов может ускользать от экологов, поскольку мы сосредотачиваем свою исследовательскую работу и интерпретацию полученных результатов на уровне объекта исследования – локального сообщества [67]. С другой стороны, в зависимости от задач исследования при изучении локальных сообществ вне контекста их взаимосвязи с другими сообществами для объяснения наблюдаемого разнообразия может быть достаточно только низкоуровневых процессов, проявление которых можно установить в наблюдаемом локальном сообществе.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-74-00101 “Роль факторов среды в формировании сообществ почвенных орибатид (Acari: Oribatida) Европы”, <https://rscf.ru/project/22-74-00101/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гиляров М.С., Винберг Г.Г., Чернов Ю.И.* Экология – задачи и перспективы // *Природа*. 1977. № 5. С. 3.
2. *Courchamp F., Dunne J.A., Le Maho Y.* et al. Fundamental ecology is fundamental // *Trends Ecol. Evol.* 2015. V. 30. № 1. P. 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.005>
3. *Vellend M.* Conceptual synthesis in community ecology // *Q. Rev. Biol.* 2010. V. 85. № 2. P. 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
4. *Hinterman E., Moccia A., Baber S.* et al. MarsGarden: Designing an ecosystem for a sustainable multiplanetary future // *Acta Astronaut.* 2022. V. 195. P. 445–455. <https://doi.org/10.1016/j.actaastro.2022.03.011>
5. *Wiens J.A., Stralberg D., Jongsomjit D.* et al. Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2009. V. 106. P. 19729. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901639106>
6. *Semenchuk P., Moser D., Essl F.* et al. Future representation of species' climatic niches in protected areas: A case study with Austrian endemics // *Front. Ecol. Evol.* 2021. V. 9:685753. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.685753>
7. *Arnan X., Angulo E., Boulay R.* et al. Introduced ant species occupy empty climatic niches in Europe // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. № 1. P. 3280. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82982-y>
8. *Clements F.E.* Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916. 512 p.
9. *Elton C.S.* Animal Ecology. New York: The Macmillan Company, 1927. 207 p.
10. *Gause G.F.* The struggle for existence. Baltimore: The Williams & Wilkins Company, 1934. 163 p.
11. *Grinnell J.* The niche-relationships of the California thrasher // *The Auk. American Ornithological Society*. 1917. V. 34. № 4. P. 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
12. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks. Population studies: Animal ecology and demography // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantative Biology*. 1957. V. 22. P. 415–427.
13. *MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1967. 203 p.
14. *Hubbell S.* The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, Oxford: Princeton University Press, 2001. V. 32. 448 p.
15. *Vellend M.* The theory of ecological communities (MPB-57). Princeton, Oxford: Princeton University Press, 2016. 248 p.
16. *Faith D.P.* Phylogenetic diversity, functional trait diversity and extinction: avoiding tipping points and worst-case losses. // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2015. V. 370. № 1662. P. 20140011. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0011>
17. *Mouchet M.A., Villéger S., Mason N.W.H.* et al. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules // *Funct. Ecol.* 2010. V. 24. № 4. P. 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
18. *Jarzyńska M.A., Jetz W.* Detecting the multiple facets of biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* 2016. V. 31. № 7. P. 527–538. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.04.002>
19. *Arnan X., Cerda X., Retana J.* Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants // *PEERJ*. 2015. V. 3. <https://doi.org/10.7717/peerj.1241>
20. *Palmer M.W.* Variation in species richness: Towards a unification of hypotheses // *Folia Geobot. Phytotaxon.* 1994. V. 29. № 4. P. 511–530. <https://doi.org/10.1007/BF02883148>
21. *Chase J.M., Leibold M.A.* Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. Chicago, London: University of Chicago Press, 2009. 221 p. <https://doi.org/10.7208/9780226101811>
22. *Bell G.* Neutral Macroecology // *Science*. 2001. V. 293. № 5539. P. 2413–2418. <https://doi.org/10.1126/science.293.5539.2413>
23. *Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N.* et al. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology // *Ecol. Lett.* 2004. V. 7. № 7. P. 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
24. *Logue J.B., Mouquet N., Peter H.* et al. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory // *Trends Ecol. Evol.* 2011. V. 26. № 9. P. 482–491. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.009>
25. *Anderson J.M.* The enigma of soil animal species diversity // *Progress in Soil Zoology: Proceedings of the 5th International Colloquium on Soil Zoology Held in Prague September 17–22, 1973*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1975. P. 51–58. https://doi.org/10.1007/978-94-010-1933-0_5
26. *Walter D.E., Proctor H.C.* Mites: Ecology, Evolution and Behaviour. Wallingford - New York - Sydney: CABI Publishing, 2013. 494 p. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7164-2_1

27. *Hubbell S.P.* Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Funct. Ecol.* 2005. V. 19. № 1. P. 166–172. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>
28. *Гилларов А.М.* В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // *Журнал общей биологии.* 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401. EDN MUKAWP
29. *Zombie ideas in ecology: “neutral” = “stochastic”* [Electronic resource] // *Oikos Blog.* 2012. URL: <https://oikosjournal.wordpress.com/2012/01/23/zombie-ideas-in-ecology-neutral-stochastic/> (accessed: 10.11.2022).
30. *Kraft N.J.B., Adler P.B., Godoy O.* et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor // *Funct. Ecol.* 2015. V. 29. № 5. P. 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
31. *Chase J.M., Myers J.A.* Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2011. V. 366. № 1576. P. 2351–2363. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0063>
32. *Boet O., Arnan X., Retana J.* The role of environmental vs. biotic filtering in the structure of European ant communities: A matter of trait type and spatial scale // *PLOS ONE.* 2020. V. 15. № 2. P. e0228625. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228625>
33. *Cadotte M.W., Tucker C.M.* Should environmental filtering be abandoned? // *Trends Ecol. Evol.* 2017. V. 32. № 6. P. 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
34. *Grime J.P., Pierce S.* The evolutionary strategies that shape ecosystems. John Wiley & Sons, Ltd., 2012. 263 p.
35. *Weihner E., Keddy P.A.* Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns // *Oikos.* 1995. V. 74. № 1. P. 159–164. <https://doi.org/10.2307/3545686>
36. *Questad E.J., Foster B.L.* Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities // *Ecol. Lett.* 2008. V. 11. № 7. P. 717–726. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01186.x>
37. *Bauer B., Berti E., Ryser R.* et al. Biotic filtering by species’ interactions constrains food-web variability across spatial and abiotic gradients // *Ecol. Lett.* 2022. V. 25. № 5. P. 1225–1236. <https://doi.org/10.1111/ele.13995>
38. *Fukami T.* Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2015. V. 46. № 1. P. 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>
39. *Piculell B.J., Hoeksema J.D., Thompson J.N.* Interactions of biotic and abiotic environmental factors in an ectomycorrhizal symbiosis, and the potential for selection mosaics // *BMC Biol.* 2008. V. 6. № 1. P. 11. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-23>
40. *Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P.* et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress // *Nature.* 2002. V. 417. № 6891. P. 844–848. <https://doi.org/10.1038/nature00812>
41. *Callaway R.M.* Positive interactions and interdependence in plant communities. Dordrecht: Springer, 2007. 404 p.
42. *Arnan X., Andersen A.N., Gibb H.* et al. Dominance–diversity relationships in ant communities differ with invasion // *Glob. Change Biol.* 2018. V. 24. № 10. P. 4614–4625. <https://doi.org/10.1111/gcb.14331>
43. *Noble D.* The role of stochasticity in biological communication processes // *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 2021. V. 162. P. 122–128. <https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2020.09.008>
44. *Vandvik V., Goldberg D.E.* Distinguishing the roles of dispersal in diversity maintenance and in diversity limitation // *Folia Geobot.* 2005. V. 40. № 1. P. 45–52. <https://doi.org/10.1007/BF02803043>
45. *Lowe W.H., McPeck M.A.* Is dispersal neutral? // *Trends Ecol. Evol.* 2014. V. 29. № 8. P. 444–450. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.05.009>
46. *Heinrichs J.A., Lawler J.J., Schumaker N.H.* Intrinsic and extrinsic drivers of source-sink dynamics // *Ecol. Evol.* 2016. V. 6. № 4. P. 892–904. <https://doi.org/10.1002/ece3.2029>
47. *Mouquet N., Loreau M.* Community patterns in source-sink metacommunities // *Amer. Nat.* 2003. V. 162. № 5. P. 544–557. <https://doi.org/10.1086/378857>
48. *Melbourne B.A., Hastings A.* Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity // *Nature.* 2008. V. 454. № 7200. P. 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature06922>
49. *Legendre S., Clobert J., Møller A.P.* et al. Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations: The case of passerines introduced to New Zealand // *Amer. Nat.* 1999. V. 153. № 5. P. 449–463. <https://doi.org/10.1086/303195>
50. *Lehmann L., Perrin N.* On metapopulation resistance to drift and extinction // *Ecology.* 2006. V. 87. № 7. P. 1844–1855. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1844:-OMRTDA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1844:-OMRTDA]2.0.CO;2)
51. *Gilbert B., Levine J.M.* Ecological drift and the distribution of species diversity // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2017. V. 284. № 1855. P. 20170507. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0507>
52. *Vellend M., Srivastava D.S., Anderson K.M.* et al. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities // *Oikos.* 2014. V. 123. № 12. P. 1420–1430. <https://doi.org/10.1111/oik.01493>
53. *Gan H., Zak D.R., Hunter M.D.* Scale dependency of dispersal limitation, environmental filtering and biotic interactions determine the diversity and composition of oribatid mite communities // *Pedobiologia.* 2019. V. 74. P. 43–53. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2019.03.002>
54. *Lambers H., Oliveira R.S.* Plant physiological ecology. Cham: Springer International Publishing, 2019. 736 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>
55. *Götzenberger L., de Bello F., Bråthen K.A.* et al. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects // *Biol. Rev.* 2012. V. 87. № 1. P. 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
56. *Cione A.L., Gasparini G.M., Soibelzon E.* et al. The great american biotic interchange: A south american perspective. Dordrecht: Springer, 2015. 97 p.
57. *Ebach M.C.* Handbook of Australasian biogeography. Boca Raton: CRC Press, 2017. 404 p.

58. *Cornell H.V., Harrison S.P.* What are species pools and when are they important? // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2014. V. 45. № 1. P. 45–67.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091759>
59. *Ron R., Fragman-Sapir O., Kadmon R.* Dispersal increases ecological selection by increasing effective community size // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2018. V. 115. № 44. P. 11280–11285.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1812511115>
60. *Gallien L., Zimmermann N.E., Levine J.M.* et al. The effects of intransitive competition on coexistence // *Ecol. Lett.* 2017. V. 20. № 7. P. 791–800.
<https://doi.org/10.1111/ele.12775>
61. *Henriksson A., Wardle D.A., Trygg J.* et al. Strong invaders are strong defenders – implications for the resistance of invaded communities // *Ecol. Lett.* 2016. V. 19. № 4. P. 487–494.
<https://doi.org/10.1111/ele.12586>
62. *Swenson N.G., Enquist B.J., Pither J.* et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. // *Ecology.* 2006. V. 87. № 10. P. 2418–2424.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2418:-tpapos\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2418:-tpapos]2.0.co;2)
63. *Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D.* et al. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling // *Biol. Rev.* 2013. V. 88. № 1. P. 15–30.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
64. *Chase J.M.* Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments // *Science.* 2010. V. 328. № 5984. P. 1388–1391.
<https://doi.org/10.1126/science.1187820>
65. *Mahon M.B., Penn H.J., Campbell K.U.* et al. Differential patterns of taxonomic and functional diversity for two groups of canopy arthropods across spatial scales // *bioRxiv.* 2022. P. 2022.08.03.502641.
<https://doi.org/10.1101/2022.08.03.502641>
66. *Mären I.E., Kapfer J., Aarrestad P.A.* et al. Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient // *Ecology.* 2018. V. 99. P. 148–157.
<https://doi.org/10.1002/ecy.2052>
67. *Fox J.* Book review: The theory of ecological communities by Mark Vellend [Electronic resource] // *Dynamic Ecology.* 2016. URL: <https://dynamicecology.wordpress.com/2016/12/19/book-review-the-theory-of-ecological-communities-by-mark-vellend/> (accessed: 09.11.2022).
68. *Hooper D.U., Chapin III F.S., Ewel J.J.* et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // *Ecol. Monogr.* 2005. V. 75. № 1. P. 3–35.
<https://doi.org/10.1890/04-0922>
69. *Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A.* et al. Phylogenies and community ecology // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. № 1. P. 475–505.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.-150448>
70. *Meynard C.N., Devictor V., Mouillot D.* et al. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2011. V. 20. № 6. P. 893–903.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x>
71. *de Bello F., Carmona C.P., Dias A.T.C.* et al. Handbook of trait-based ecology: From theory to R tools. Cambridge: Cambridge University Press, 2021. 308 p.
<https://doi.org/10.1017/9781108628426>
72. *Violle C., Navas M.L., Vile D.* et al. Let the concept of trait be functional! // *Oikos.* 2007. V. 116. № 5. P. 882–892.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
73. *Mazel F., Thuiller W.* Functional and phylogenetic diversity-area relationships // *The species-area relationship: Theory and application* / Eds. Triantis K.A., Whittaker R.J., Matthews T.J. Cambridge: Cambridge University Press, 2021. P. 107–132.
<https://doi.org/10.1017/9781108569422.009>
74. *Naem S.* Species redundancy and ecosystem reliability // *Conserv. Biol.* 1998. V. 12. № 1. P. 39–45.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96379.x>
75. *Biggs C.R., Yeager L.A., Bolser D.G.* et al. Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis // *Ecosphere.* 2020. V. 11. № 7. P. e03184.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
76. *Owen N.R., Gumbs R., Gray C.L.* et al. Global conservation of phylogenetic diversity captures more than just functional diversity // *Nat. Commun.* 2019. V. 10. № 1. P. 859.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-08600-8>
77. *Faith D.P.* Conservation evaluation and phylogenetic diversity // *Biol. Conserv.* 1992. V. 61. № 1. P. 1–10.
[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
78. *Головатюк Л.В., Шитиков В.К., Зинченко Т.Д.* Анализ связи филогенетического разнообразия донных сообществ с минерализацией равнинных рек бассейна Нижней Волги // *Экология.* 2022. № 2. С. 129–139.
<https://doi.org/10.31857/S0367059722010048>
79. *Blomberg S.P., Garland Jr T.* Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. № 6. P. 899–910.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
80. *Potapov A.M., Scheu S., Tiunov A.V.* Trophic consistency of supraspecific taxa in below-ground invertebrate communities: Comparison across lineages and taxonomic ranks // *Funct. Ecol.* 2019. V. 33. № 6. P. 1172–1183.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13309>
81. *Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D.* et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity // *PLOS ONE.* 2009. V. 4. № 5. P. e5695.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005695>
82. *Gerhold P., Cahill J.F., Jr. Winter M.* et al. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better) // *Funct. Ecol.* 2015. V. 29. № 5. P. 600–614.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12425>
83. *Devictor V., Mouillot D., Meynard C.* et al. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world // *Ecol. Lett.* 2010. V. 13. № 8. P. 1030–1040.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>
84. *Prinzing A., Reiffers R., Braakhekke W.G.* et al. Less lineages – more trait variation: phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse // *Ecol. Lett.* 2008. V. 11. № 8. P. 809–819.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01189.x>

85. *Faith D.P., Richards Z.T.* Climate change impacts on the tree of life: Changes in phylogenetic diversity illustrated for *Acropora* corals // *Biology*. 2012. V. 1. № 3. P. 906–932.
<https://doi.org/10.3390/biology1030906>
86. *Cadotte M.W., Dinnage R., Tilman D.* Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability // *Ecology*. 2012. V. 93. № sp8. P. S223–S233.
<https://doi.org/10.1890/11-0426.1>
87. *Bełcik M., Lenda M., Amano T.* et al. Different response of the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of birds to forest fragmentation // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. № 1. P. 20320.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-76917-2>
88. *Purschke O., Schmid B.C., Sykes M.T.* et al. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes // *J. Ecol.* 2013. V. 101. № 4. P. 857–866.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12098>
89. *Hupperts S.F., Webster C.R., Froese R.E.* et al. Increasing ground-layer plant taxonomic diversity masks declining phylogenetic diversity along a silvicultural disturbance gradient // *Can. J. For. Res.* 2020. V. 50. P. 1259–1267.
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0055>
90. *Pavoine S., Bonsall M.B.* Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach // *Biol. Rev.* 2011. V. 86. № 4. P. 792–812.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>
91. *Ricotta C., Szeidl L.* Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy // *Theor. Popul. Biol.* 2009. V. 76. № 4. P. 299–302.
<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2009.10.001>
92. *Jones H.P., Barber N.A., Gibson D.J.* Is phylogenetic and functional trait diversity a driver or a consequence of grassland community assembly? // *J. Ecol.* 2019. V. 107. № 5. P. 2027–2032.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13260>
93. *Dambros C., Zuquim G., Moulatlet G.M.* et al. The role of environmental filtering, geographic distance and dispersal barriers in shaping the turnover of plant and animal species in Amazonia // *Biodivers. Conserv.* 2020. V. 29. № 13. P. 3609–3634.
<https://doi.org/10.1007/s10531-020-02040-3>
94. *Pagel M.* Inferring the historical patterns of biological evolution // *Nature*. 1999. V. 401. № 6756. P. 877–884.
<https://doi.org/10.1038/44766>
95. *Jones M.M., Tuomisto H., Borcard D.* et al. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality // *Oecologia*. 2008. V. 155. № 3. P. 593–604.
<https://doi.org/10.1007/s00442-007-0923-8>
96. *Emerson B.C., Gillespie R.G.* Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 23. № 11. P. 619–630.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.005>
97. *Losos J.B., Jackman T.R., Larson A.* et al. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards // *Science*. 1998. V. 279. № 5359. P. 2115–2118.
<https://doi.org/10.1126/science.279.5359.2115>
98. *Barajas-Barbosa M.P., Craven D., Weigelt P.* et al. Assembly of functional diversity in an oceanic island flora // *bioRxiv*. 2022. P. 2022.03.04.482684.
<https://doi.org/10.1101/2022.03.04.482684>
99. *Weigelt P., Daniel Kissling W., Kisel Y.* et al. Global patterns and drivers of phylogenetic structure in island floras // *Sci. Rep.* 2015. V. 5. № 1. P. 12213.
<https://doi.org/10.1038/srep12213>
100. *McGlenn D.J., Xiao X., Kitzes J.* et al. Exploring the spatially explicit predictions of the Maximum Entropy Theory of Ecology // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2015. V. 24. № 6. P. 675–684.
<https://doi.org/10.1111/geb.12295>
101. *Harte J.* *Maximum Entropy and Ecology: A Theory of Abundance, Distribution, and Energetics.* Oxford University Press, 2011. 264 p.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199593415.-001.0001>
102. *Harte J., Newman E.A., Rominger A.J.* Metabolic partitioning across individuals in ecological communities // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2017. V. 26. № 9. P. 993–997.
<https://doi.org/10.1111/geb.12621>
103. *Harte J., Zillio T., Conlisk E.* et al. Maximum entropy and the state-variable approach to macroecology // *Ecology*. 2008. V. 89. № 10. P. 2700–2711.
<https://doi.org/10.1890/07-1369.1>
104. *Harte J., Smith A.B., Storch D.* Biodiversity scales from plots to biomes with a universal species – area curve // *Ecol. Lett.* 2009. V. 12. № 8. P. 789–797.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01328.x>
105. *Harte J., Umemura K., Brush M.* DynaMETE: a hybrid MaxEnt-plus-mechanism theory of dynamic macroecology // *Ecol. Lett.* 2021. V. 24. № 5. P. 935–949.
<https://doi.org/10.1111/ele.13714>
106. *Weiher E., Freund D., Bunton T.* et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2011. V. 366. № 1576. P. 2403–2413.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>
107. *Le Bagousse-Pinguet Y., Gross N., Maestre F.T.* et al. Testing the environmental filtering concept in global drylands // *J. Ecol.* 2017. V. 105. № 4. P. 1058–1069.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12735>
108. *Thakur M.P., Phillips H.R.P., Brose U.* et al. Towards an integrative understanding of soil biodiversity // *Biol. Rev.* 2020. V. 95. № 2. P. 350–364.
<https://doi.org/10.1111/brv.12567>

УДК [581.524.2+581.526.65]:574.1(470.54)

УРОВНИ ВТОРЖЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ В МЕСТООБИТАНИЯХ РАЗНЫХ ТИПОВ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2023 г. Д. В. Веселкин^а, Д. И. Дубровин^а, А. А. Коржиневская^а, Е. Н. Подгаевская^а,
Л. А. Пустовалова^а, Т. Г. Ивченко^б, Н. В. Золотарева^{а, *}

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

^бБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия 197022 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2

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

Поступила в редакцию 03.03.2023 г.

После доработки 29.03.2023 г.

Принята к публикации 31.03.2023 г.

Целью работы было оценить уровни вторжения чужеродных растений в разных естественных и антропогенных местообитаниях Среднего Урала при двух вариантах проявления урбанизации: в черте крупного города и на пригородных территориях. Проанализировано 965 геоботанических описаний, выполненных в естественных (болотных, пойменных, петрофитных, луговых, лесных) и антропогенных (пустыри, скверы, селитебные территории) местообитаниях. Естественные местообитания обследованы в черте крупного города и его пригородной зоне (на расстояниях 30–40 км от города). Характеристиками уровней вторжения были число и доля чужеродных (адвентивных) видов в описании. И в пригородных, и в городских условиях меньше всего чужеродных видов было в болотных местообитаниях (в среднем 0–0.6 вида в описании), а больше всего – в антропогенных местообитаниях (в среднем 9.8–17.6 видов). За городом средние значения числа чужеродных видов в естественных местообитаниях (исключая болота) варьировали в диапазоне 1.0–2.8 вида в описании, в городе – в диапазоне 3.8–6.2 вида. Средние доли чужеродных видов в естественных местообитаниях (исключая болота) за городом составили 1.8–5.6%, в городе – 8.1–16.2%, а в антропогенных местообитаниях – 22.8–32.8%. Пригородные и городские пустыри не различались по числу (10.3 и 12.9 видов в описании) и долям (25.3 и 30.2%) чужеродных видов. Установленные на пригородных территориях уровни вторжения сравнимы с уровнями, указываемыми для Европы.

Ключевые слова: инвазии растений, инвазибельность, чужеродные растения, адвентизация, EUNIS, урбанизация, уровни вторжения чужеродных растений

DOI: 10.31857/S0367059723040121, **EDN:** RSVXTH

Из основных этапов внедрения чужеродных растений в аборигенные сообщества во вторичных ареалах – занос, колонизация, натурализация (приживание), широкое распространение – первые три этапа преимущественно зависят от свойств чужеродных видов, а последний в том числе от свойств местообитаний, в которые происходит внедрение.

Свойство местообитаний или сообществ быть подверженными или устойчивыми к вторжению чужеродных растений обозначается как инвазибельность [1–3]. Количественной характеристикой инвазибельности обычно считают число [4–7] или долю [6–9] чужеродных видов в конкретном описании, местообитании или сообществе. Иногда признаки “число/доля чужеродных видов” относят к характеристике “уровень вторжения” (“invasion level”, “level of invasion”) [5, 8–12], а инвазибельность понимается как характеристика относительного или потенциального участия чужеродных растений в данном типе местообита-

ний или сообществ при выровненных внешних условиях (урбанизации, удаленности от человеческого жилья и мест распространения пропагул чужеродных растений, нарушенности и т.п.) [3]. Поэтому “уровни инвазибельности” рассчитываются математически более сложно, чем уровни вторжения [2, 3, 8, 13–15]. Например, инвазибельность может определяться на основе оценок не только числа, но и обилия или встречаемости чужеродных видов [2, 13–15].

Если уровень вторжения охарактеризован долей чужеродных растений, он идентичен показателю “индекс адвентизации” [16], использовавшемуся при анализе ситуаций и процессов на охраняемых [17–19] и иных [20] территориях.

Уровни вторжения и инвазибельности в масштабе сообществ в отличие от многочисленных оценок адвентизации флор и ценофлор, в отношении которых есть сотни публикаций, на пространных российской части Евразии оценены фрагментарно [2, 15, 17–24]. По аналогии с пока-

зателем доли чужеродных растений во флорах [25–28] можно ожидать высокой географической изменчивости уровней вторжения и инвазibilityности. Учитывая связь инвазibilityности с антропогенными нарушениями [8, 9, 29, 30] и фрагментацией [31–33], можно также ожидать высокой экологической изменчивости уровней вторжения и инвазibilityности.

Уровни трансформации флор вследствие вторжения чужеродных растений изменяются в российской части Евразии в диапазоне от 1.5–22% (флоры заповедников: [25]) до 14–50% (урбано-флоры: [27, 28]) и 40–50% (сегетальные флоры: [26]). Уровни инвазibilityности в масштабе местообитаний и сообществ из-за предполагаемой региональной и экологической специфики, а также из-за недостаточности имеющихся сведений прогнозировать сложно. На частичное заполнение этого пробела направлены наши усилия.

Цель работы – охарактеризовать уровни вторжения чужеродных растений в разных естественных и антропогенных местообитаниях Среднего Урала при двух вариантах проявления урбанизации: в черте крупного города и на пригородных территориях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район. Екатеринбург – крупный город площадью около 1.1 тыс. км² [34], четвертый по численности населения в России (1.5 млн жителей [35]), находится на границе Европы и Азии (56°51′ с.ш., 60°36′ в.д.) и значительно удален от морей и океанов. Город расположен в восточных предгорьях Среднего Урала, рельеф холмисто-увалистый с высотами 250–300 м. Климат умеренно континентальный, средняя температура января –12.6°C, июля +19.0°C. Среднегодовое количество осадков 450–500 мм; наибольшее их количество приходится на теплую часть года – 300–350 мм. Снежный покров устанавливается в начале ноября, его средняя высота 40–50 см. В регионе обычны резкие колебания температур и формирование погодных аномалий: оттепели зимой и заморозки летом. Согласно ботанико-географическому районированию, г. Екатеринбург расположен в подзоне южной тайги, где преобладают сосновые с листовенницей травяные, травяно-кустарничковые и зеленомошные леса на дерново-подзолистых почвах и буроземах [36].

Территория г. Екатеринбурга сильно загрязнена из-за большого числа промышленных предприятий и высокой плотности автотранспортной сети [37–39], а растительность города испытывает сильное рекреационное воздействие [40]. Хорошо выделяются сильно преобразованные центральные и менее преобразованные периферийные районы. Районы города, окружающие промышленные предприятия и застроенные жилыми кварталами, практически лишены естественной растительности. Лесопарки и городские леса –

менее преобразованные территории, представленные преимущественно сосновыми лесами.

Город Екатеринбург – центр крупной городской агломерации площадью около 13 тыс. км² с населением около 2.3 млн жителей, включающей города-спутники Верхняя Пышма, Берёзовский, Дегтярск, Первоуральск, Ревда, Среднеуральск, Арамилы, Сысерть, Полевской и другие населенные пункты. Это обуславливает антропогенную преобразованность ландшафтов, местообитаний и сообществ в пригородной зоне.

Флора собственно города (в пределах городской черты Екатеринбурга) хорошо изучена [41] и включает много чужеродных видов, но их распределение по группам местообитаний охарактеризовано преимущественно на уровне ценофлор или парциальных флор, т.е. на уровне γ-разнообразия [42, 43]. Уровни вторжения установлены для ограниченного круга типов местообитаний – лесопарков [23, 44], фрагментов насаждений с аборигенными и чужеродными видами деревьев [45].

Местообитания. Уровни вторжения определяли применительно к местообитаниям, а не сообществам, учитывая, что типы местообитаний унифицируются строже и однозначнее, чем типы сообществ. Определение уровней вторжения и уровней инвазibilityности для типов местообитаний – стандартный подход, часто реализуемый при анализе больших массивов данных как на уровне сообществ [8, 9], так и на уровне флор [46, 47]. Для обеспечения возможности интеграции наших данных с данными других авторов при выборе и определении широты используемых категорий местообитаний опирались на EUNIS habitat classification [48], понимая условность такого подхода по отношению к территориям в азиатской части Евразии.

Исследовали следующие 7 типов естественных местообитаний: 1) болотные местообитания – низинные и верховые болота с древесным ярусом и без деревьев (EUNIS X04, D5); 2) пойменные местообитания – в основном пойменные умеренные леса, образованные видами рода *Salix*, *Padus*, *Alnus* (EUNIS G1.1); 3) луга – вторичные суходольные луга (EUNIS E2, E3); 4) естественные лиственные леса с умеренным почвенным увлажнением, образованные видами рода *Betula* (EUNIS G1); 5) искусственные посадки деревьев – в основном *Pinus sylvestris* (EUNIS G3.4F); 6) естественные хвойные (с *Pinus sylvestris*) леса с умеренным почвенным увлажнением (EUNIS G3); 7) петрофитные местообитания – петрофитные степи класса *Festuco-Brometea* (EUNIS E1.2), поляны с синантропной растительностью у подножия скальных останцов (EUNIS E 5.1), сосновые леса на скальных выходах (EUNIS G3.4).

Кроме того, исследовали три типа антропогенных местообитаний, возникающих и существующих в результате целенаправленной человеческой деятельности: 8) пустыри – сильно нарушенные и постоянно нарушаемые местообитания с искусственным или сильно турбированным грунтом и

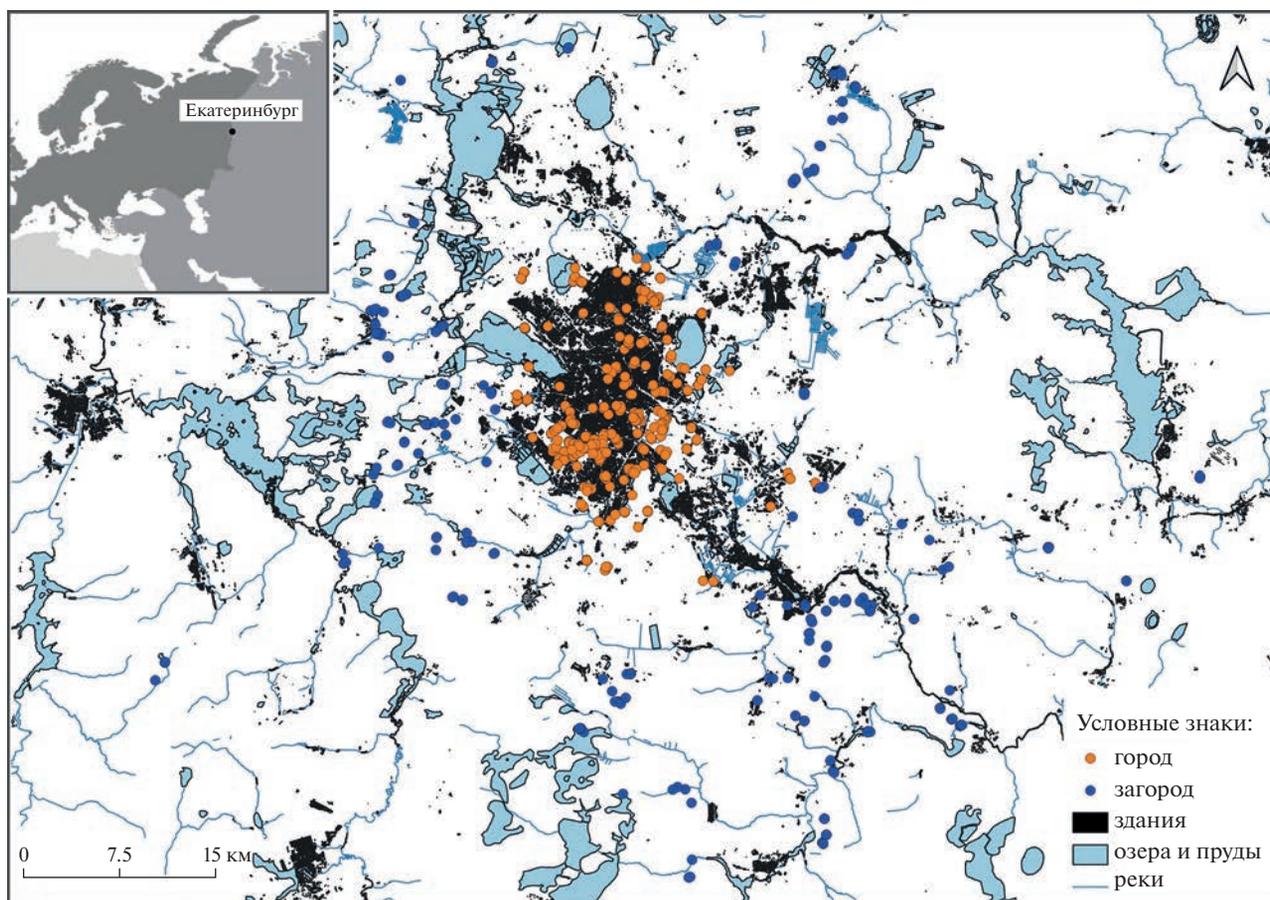


Рис. 1. Схема расположения местообитаний, в которых выполняли описания, в черте г. Екатеринбурга (оранжевые точки) и на пригородных территориях (синие точки). Каждая точка может маркировать несколько близко расположенных описаний.

сорной травяной растительностью (EUNIS E5.1, J1); 9) скверы – целенаправленно созданные в рекреационных и декоративных целях пространства с посадками древесных растений и участками травяной растительности (газонами), исключая участки клумбовых посадок (EUNIS X11, X22, X23); 10) селитебные – частично управляемые местообитания во дворах жилых домов, включая газоны, но исключая участки клумбовых посадок (EUNIS I2).

Местообитания 1–8 различались по проявлению урбанизации (рис. 1). Их подбирали внутри городской черты Екатеринбурга (городские или урбанизированные местообитания) и на пригородных участках (неурбанизированные местообитания), расположенных от городской черты на расстояниях не более 30–40 км. Пустыри на пригородных участках выбирали у дорог, а также вблизи населенных пунктов и на их окраинах. Местообитания 9–10 расположены только в черте Екатеринбурга.

Описания. Всего проанализировали 965 геоботанических описаний (табл. 1). Между разными типами местообитаний число описаний различалось почти на порядок, но для каждого типа местообитаний число описаний урбанизированных

и неурбанизированных вариантов было близким. Описания выполняли в 2013–2022 гг. на площадях 20×20 м в сообществах с древесным (кустарниковым) ярусом и на площадях 10×10 м в сообществах без древесного и кустарникового ярусов. Иногда описания были неквадратной формы. Регистрировали видовой состав травяно-кустарникового, кустарникового и древесного ярусов. Описания начинали выполнять со второй декады июня и по первую декаду августа. Для рандомизации стремились случайно назначать конкретные описываемые сообщества во времени (от начала к концу сезона) и по исполнителям, чтобы один человек не описывал только один тип местообитаний.

При выполнении описаний фиксировали все виды вегетирующих растений, встреченные на площади 100 или 400 м². Виды, уверенно идентифицируемые в полевых условиях, регистрировали. Виды, не идентифицируемые в полевых условиях, гербаризировали и определяли в лабораторных условиях.

Аборигенные и чужеродные виды. Все виды растений отнесли к одной из двух категорий – аборигенные или чужеродные. Под чужеродными,

Таблица 1. Число описаний в разных типах местообитаний

Типы местообитаний	Уровни урбанизации		Сумма описаний
	неурбанизированные пригородные местообитания	урбанизированные местообитания в черте г. Екатеринбурга	
Болотные	30	28	58
Пойменные	35	31	66
Луга	30	33	63
Лиственные леса	30	28	58
Посадки деревьев	26	26	52
Хвойные леса	184	226	410
Петрофитные	36	6	42
Пустыри	33	28	61
Скверы	Нет	55	55
Селитебные	Нет	100	100
Всего	424	541	965

или адвентивными, понимали виды, не свойственные местной флоре, занос которых на данную территорию не связан с естественным ходом флорогенеза, а является результатом прямой или косвенной деятельности человека [49]. По времени проникновения в регион — на археофиты и неофиты — адвентивные растения не разделяли. Основным источником, по которому разграничивали аборигенные и чужеродные виды, — конспект флоры Свердловской области [50–57].

Анализ данных. Различия средних значений числа и долей чужеродных видов в описаниях между разными типами (группами) местообитаний анализировали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Парные различия между вариантами оценивали с помощью критерия Тьюки. В тексте приведены размахи между средними значениями в разных типах местообитаний. Другие обозначения: CV — коэффициент вариации; CI — доверительный интервал.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Встречаемость чужеродных видов в описании. Чужеродные растения полностью отсутствовали только на пригородных болотах (рис. 2). Во всех других типах местообитаний, как в городе, так и за городом, преобладали описания, в которых был зарегистрирован хотя бы один чужеродный вид. Вне города хотя бы один чужеродный вид встретился в 53–77% описаний в пойменных, луговых, лесных и петрофитных местообитаниях, в 92% описаний — в посадках деревьев и в 100% — на пустырях. В городских местообитаниях чужеродные растения встречались почти во всех (96–98%; поймы и луга, лиственные леса, скверы) или во всех (100%; хвойные леса и посадки деревьев, пустыри, петрофитные и селитебные местообитания) описаниях. В черте города чужеродные расте-

ния были зарегистрированы менее чем в половине описаний только на болотах (39% описаний).

Число чужеродных видов в описании. Абсолютный размах числа чужеродных видов во всем массиве и в городских местообитаниях был от 0 до 35 видов в описании, в пригородных местообитаниях — от 0 до 23 видов. Максимальное наблюдавшееся число чужеродных видов в естественном, т.е. неантропогенном, местообитании: за городом — 12 видов (в сосновом лесу), в городе — 21 вид (в лиственном лесу).

Исключая болота, естественные местообитания не сильно различались по среднему числу чужеродных видов. За городом число чужеродных видов в поймах, на лугах, в лесах, посадках и петрофитных местообитаниях варьировало в диапазоне 1.0–2.8 вида в описании (рис. 3). Парные различия между большинством этих местообитаний по критерию Тьюки отсутствовали ($P = 0.0737–0.9991$ в однофакторном ANOVA, в который включили только пригородные участки). На уровнях значимости $P = 0.0112–0.0336$ по критерию Тьюки различались только средние числа чужеродных видов, с одной стороны, в лиственных лесах и поймах, где их было относительно мало (в среднем 1.0–1.2 вида в описании), и, с другой стороны, в посадках, где их было относительно много (в среднем 2.8 вида).

В городском окружении числа чужеродных видов в поймах, на лугах, в лесах, посадках и петрофитных местообитаниях варьировали в диапазоне 3.8–6.2 вида в описании и по критерию Тьюки не различались ($P = 0.0770–0.9969$ в однофакторном ANOVA, в который включили только городские участки). И в городской черте, и в пригородной зоне меньше всего чужеродных видов было на болотах (в среднем 0–0.6 вида в описании), а больше всего — в антропогенных местообитаниях (в среднем 9.8–17.6 видов), из них максимальное количество — в селитебных местообитаниях.

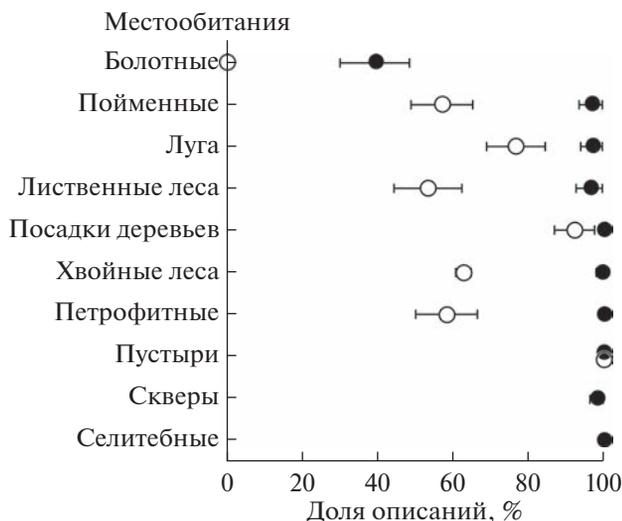


Рис. 2. Доли ($\pm 95\%$ CI) описаний хотя бы с одним чужеродным видом в местообитаниях разных типов за городом (○) и в городском окружении (●).

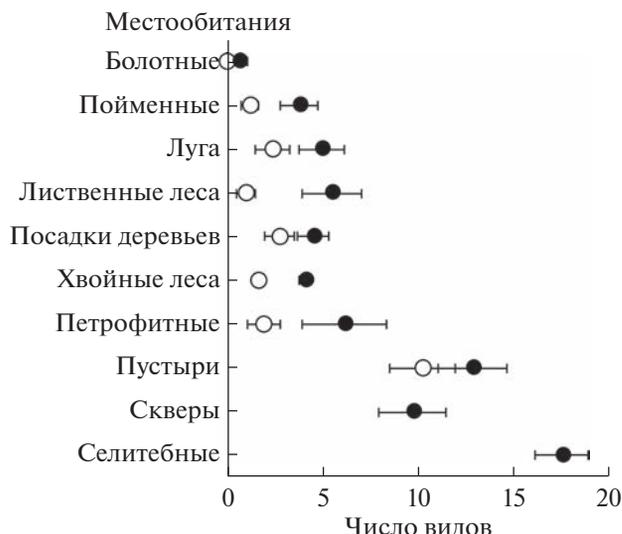


Рис. 3. Средние числа ($\pm 95\%$ CI) чужеродных видов в местообитаниях разных типов за городом (○) и в городском окружении (●).

Таким образом, и в городе, и за городом выделили следующие группы местообитаний по возрастанию участия чужеродных растений: болота – все прочие естественные местообитания – антропогенные местообитания. Различия уровней вторжения между разными типами естественных пригородных местообитаний были меньше по амплитуде, чем различия уровней вторжения между тремя обозначенными группами. Влияние урбанизации проявлялось в том, что в одноименных местообитаниях в городе было на 2–4 чужеродных вида больше, чем за городом. Внутри типов местообитаний число чужеродных видов за городом было более изменчиво (коэффициент вариации для естественных местообитаний, исключая болота, $CV = 69.5–132.8\%$), чем в городе ($CV = 34.7–73.0\%$).

Доли чужеродных видов варьировали в целом сходно с числом чужеродных видов в описании (рис. 4). Абсолютный размах доли чужеродных видов во всем массиве и в городских местообитаниях был от 0 до 56%, в пригородных местообитаниях – от 0 до 49%. Максимальная наблюдавшаяся доля чужеродных видов в естественном, т.е. неантропогенном, местообитании за городом – 22% (на лугу), в городе – 42% (в пойменном местообитании).

Естественные местообитания за городом по доле чужеродных видов, за исключением болот, где эти виды отсутствовали, подразделились на леса (хвойные и лиственные с долями чужеродных видов 1.8–2.7%) и прочие местообитания (поймы, луга, искусственные посадки деревьев и петрофитные местообитания с долями чужеродных видов 3.3–5.6%). По критерию Тьюки в однофакторном ANOVA, в который включили только пригородные участки, различия между лесами и прочими местообитаниями были на уровнях значимости $P = 0.0004–0.0300$. Однако доли чу-

жеродных видов в поймах, на лугах, в искусственных посадках деревьев и петрофитных местообитаниях не различались ($P = 0.1117–0.9998$ по критерию Тьюки).

В городском окружении по доле чужеродных видов естественные местообитания (за исключением болот) были в основном гомогенны (14.0–16.2%; поймы, луга, лиственные леса и петрофитные местообитания; $P = 0.0608–0.9998$ по критерию Тьюки в однофакторном ANOVA, в который включили только городские участки). Невысокие значения доли чужеродных видов в городе были в хвойных лесах и посадках (8.1–8.7%), т.е. они были меньше, чем в поймах, на лугах и в лиственных лесах ($P = 0.0001–0.0024$ по критерию Тьюки).

В антропогенных местообитаниях в целом средние доли чужеродных видов варьировали в диапазоне 22.8–32.8%.

По признаку доли чужеродных видов, как и по их абсолютному числу выделили три группы местообитаний: болота – прочие естественные местообитания (хотя и не абсолютно гомогенные, но все же близкие между собой) – антропогенные местообитания. Влияние урбанизации проявлялось в том, что в одноименных местообитаниях в городе доля чужеродных видов была в 2–8 раз больше, чем за городом. Внутри типов местообитаний доли чужеродных видов за городом были более изменчивы (коэффициент вариации для естественных местообитаний, исключая болота, $CV = 70.0–124.9\%$), чем в городе ($CV = 36.5–73.9\%$).

Характерные диапазоны участия чужеродных видов в составе сообществ. Ожидаемо, что между средним числом и средней долей чужеродных видов существует сильная сопряженность (рис. 5; $r = 0.97$, $n = 18$, $P \ll 0.0001$). Средние оценки числа и долей чужеродных видов в местообитаниях разных типов использовали для определения ка-

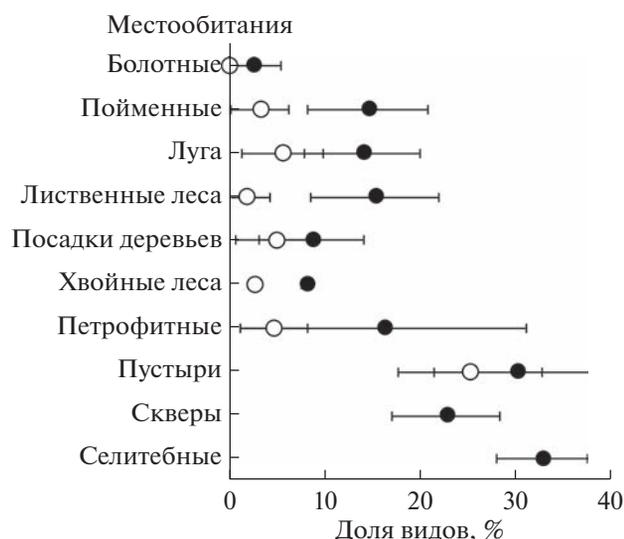


Рис. 4. Средние доли ($\pm 95\%$ CI) чужеродных видов в местообитаниях разных типов за городом (○) и в городском окружении (●).

чественно различающихся уровней вторжения (см. рис. 5). Выделили четыре дифференцированных друг от друга кластера значений числа и доли чужеродных видов.

Кластер I: число чужеродных видов — ноль, доля чужеродных видов — ноль. Это пригородные болота с полным отсутствием чужеродных видов.

Кластер II: число чужеродных видов — 1–3 в описании, доля чужеродных видов — 1–7%. Сюда попали все естественные пригородные местообитания и городские болота, образующие на графике компактное скопление точек в левом нижнем углу диаграммы.

Кластер III: число чужеродных видов — 4–7 в описании, доля чужеродных видов — 8–20%. Это естественные местообитания в городском окружении. В кластере значения гомогенны по признаку числа чужеродных видов, но видна дифференцировка по доле чужеродных видов.

Кластер IV: число чужеродных видов — более 7 в описании, доля чужеродных видов — более 20%. Это антропогенные местообитания — как пригородные, так и городские. В кластере значения различаются по числу чужеродных видов, но гомогенны по их доле.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные свидетельствуют о том, что пригородные местообитания на Среднем Урале подвержены проникновению чужеродных видов растений. Большинство естественных местообитаний в радиусе 30–40 км от г. Екатеринбурга заняты растительными сообществами, в которых есть хотя бы один, а чаще — от 1 до 3 чужеродных видов. При выборе местообитаний для обследования мы старались соблюдать требования рандомизации (хотя, разумеется, с ограничениями,

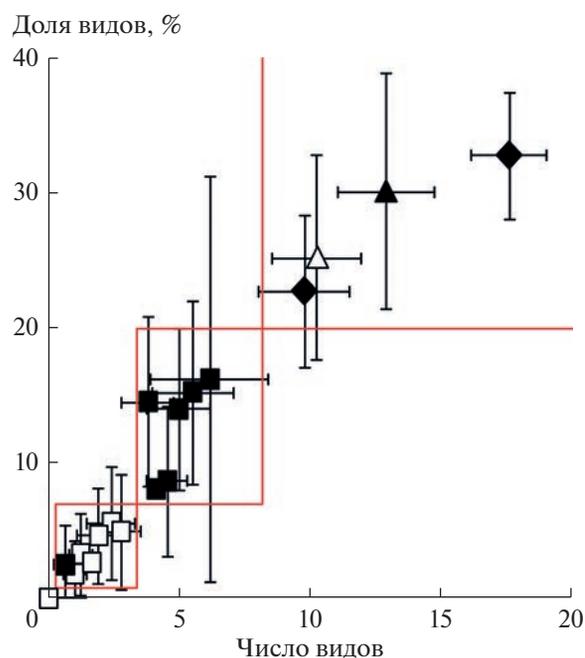


Рис. 5. Связь между средними числами и средними долями чужеродных видов в местообитаниях разных типов за городом (не заливные символы) и в городском окружении (заливные символы); для оценок по обеим осям приведены размахи в виде $\pm 95\%$ CI. Квадраты — естественные местообитания, треугольники — пустыри, ромбы — скверы и селитебные местообитания. Красными линиями ограничены кластеры наблюдений, обсуждаемые в тексте как относительно однородные.

обусловленными требованиями логистики и бюджетом времени). Поэтому мы полагаем, что полученные оценки уровней вторжения в пригородные местообитания в целом близко отражают реальное распространение чужеродных растений.

Можно ли считать зарегистрированные в пригородных местообитаниях уровни вторжения средними региональными значениями? Немногочисленные сведения о встречаемости чужеродных растений в локалитетах Среднего Урала, расположенных не в пригородной зоне г. Екатеринбурга, позволяют считать, что местообитания в радиусе 30–40 км от города, по-видимому, не репрезентативны для региона в целом. В его окрестностях уровни вторжения чужеродных растений выше, чем в более отдаленных локалитетах. На отдаленных от города особо охраняемых территориях чужеродные растения встречаются только на антропогенно нарушенных участках, вблизи жилья, но не в лесах [18, 58]. С другой стороны, в раннесукцессионных постагрогенных лесах Среднего Урала доля чужеродных видов может составлять 2–3% [20].

Возможность сравнить уровни вторжения чужеродных растений в местообитаниях разных типов на Среднем Урале и в географически отдаленных регионах позволяет работа [8]. В ней приведены доли неофитов и археофитов в классифицированных по EUNIS местообитаниях в Чешской Республике и Великобритании (оценки, приведенные для

Каталонии, мы не использовали). Часть местообитаний можно однозначно сопоставить с изученными нами. Для сравнения со своими данными, которые представляют долю чужеродных растений, мы сложили доли неофитов и археофитов, опубликованные в [8]. Значения уровней вторжения, установленные для пригородных местообитаний на Среднем Урале (СУ) и в Европе (Е), оказались в основном близкими: болота – 0% (СУ) и 0.1–0.2% (Е); луга – 5.6% (СУ) и 3.8–6% (Е); лиственные леса – 1.8% (СУ) и 1.7–4% (Е); хвойные леса – 2.7% (СУ) и 1–25.1% (Е); пустыри – 25.3% (СУ) и 27.8% (Е). Следовательно, уровни вторжения в некоторых типах местообитаний пригородных пространств в окрестностях г. Екатеринбурга и в Европе сопоставимы. Этот результат отчасти неожиданный. Для пригородных районов Екатеринбурга можно было ожидать более низких уровней вторжения, чем в Европе, учитывая различия в суровости климата, давности и интенсивности антропогенного освоения этих территорий.

Нельзя исключить, что влияние полуторамиллионного города сказывается на встречаемости чужеродных растений не только собственно в городе, но и на расстояниях до 30–40 км от него. В пользу возможности такого влияния свидетельствует большая трансформированность флоры г. Екатеринбурга, в которой из 960 зарегистрированных видов 313 чужеродные [41]. Таким образом, велика вероятность, что зарегистрированные в пригородных местообитаниях вблизи города уровни вторжения не характеризуют их региональное значение.

Уровни вторжения в разных местообитаниях. И на пригородных участках, и в городском окружении мы не обнаружили сильных различий между естественными местообитаниями по средним уровням вторжения. Только болота однозначно более закрыты для чужеродных растений, чем другие естественные местообитания. Различия уровней вторжения между прочими типами естественных местообитаний нельзя считать твердо установленными. Например, относительно малое число чужеродных видов в лиственных лесах по сравнению с прочими типами местообитаний обнаружено только за городом, но не в городском окружении. Другой пример: низкие уровни вторжения в хвойных лесах подтвердились только по доле чужеродных растений, но не по абсолютному числу в описании.

Подобно некоторым опубликованным результатам [8, 12], мы рассчитывали построить более детальный рейтинг сообществ по уровням вторжения, чем тот, который получился. Например, мы допускали, что повышенные уровни вторжения могут быть в поймах [8] или искусственных посадках деревьев. Интересно, что в г. Берлине, в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, на городских территориях также не установлено большой детализации уровней вторжения, а выявлены только две группы местообитаний: 1) водно-болотные угодья и леса с низкими уров-

нями вторжения; 2) дворы, пустыри и зеленые городские пространства (скверы) с высокими уровнями вторжения [30]. Низкие уровни вторжения на болотах и высокие уровни в антропогенных местообитаниях, видимо, универсальные закономерности, установленные, например, в результате обобщения материалов 52 тыс. описаний в Европе [8]. Но в этой же работе [8] показано, что в приречных местообитаниях, как правило, много неофитов и археофитов, в то время как в г. Екатеринбурге и его окрестностях такой закономерности не выявлено.

На настоящем этапе исследований оптимально можно выделять три группы местообитаний по возрастанию уровней вторжения: болота – прочие естественные местообитания – антропогенные местообитания. На эти различия, обусловленные свойствами самих местообитаний или формирующихся в них сообществ, накладывается влияние внешних факторов, каким в нашей работе была урбанизация.

Уровни вторжения в зависимости от урбанизации. Уровни вторжения в естественных местообитаниях в черте города до 5–8 раз выше, чем в пригороде, а в антропогенных местообитаниях в разы выше, чем в естественных. Этот результат ожидаем, поскольку положительная зависимость между преобразованностью местообитаний в городах и адвентизацией растительности – обычная картина, наблюдающаяся в разных пространственных масштабах [7, 30, 59]. Показано, что урбанизация способствует увеличению долей археофитов и неофитов, но ее влияние меньше, чем влияние типов местообитания [3]. Мы количественно не сравнивали, как уровни вторжения зависят от урбанизации и принадлежности к разным местообитаниям, но, судя по рис. 3–5, можно предположить, что влияние этих факторов примерно сопоставимо. Механизмы, приводящие к увеличению встречаемости чужеродных растений вследствие урбанизации, хорошо изучены. Они сводятся к тому, что (1) в городах больше источников пропагул (зачатков) чужеродных растений [30, 60, 61] и (2) в городах больше нарушенных местообитаний, предоставляющих благоприятные условия для закрепления чужеродных растений [31, 62–64]. Ранее было показано, что в лесопарках г. Екатеринбурга доля чужеродных видов подлеска положительно коррелирует со степенью урбанизации [22], а доля чужеродных видов трав увеличивается вследствие краевого эффекта [23].

Показатели уровня вторжения: число и доля чужеродных видов – что лучше? Мы использовали в качестве характеристики уровня вторжения два показателя – число и долю чужеродных видов в описании. Какой из них больше подходит для количественного выражения и сравнения уровней вторжения? Несмотря на сильную взаимную обусловленность (см. рис. 5), интерпретации этих двух показателей различаются. Число чужеродных видов в описании показывает, какая часть из их регионального или ценотического пула смогла

проникнуть и закрепиться в исследуемом местообитании/сообществе. Следовательно, число чужеродных видов в описании в первую очередь зависит от размера видовой пула и досягаемости местообитания для зачатков чужеродных растений. Доля чужеродных видов зависит не только от числа чужеродных видов (прямо), но и от числа аборигенных видов в описании (обратно). Поэтому второй показатель больше, чем первый, учитывает благоприятность условий в местообитании и больше обусловлен потенциальным ценотическим фильтром на пути закрепления чужеродных растений в сообществах.

Несомненно, что доля чужеродных видов в описании предпочтительнее при необходимости сравнения (1) разнородных местообитаний/сообществ с разными средними уровнями видовой богатства или (2) описаний, выполненных по разным методикам, например описаний разной площади.

Судя по нашим результатам, чувствительность двух показателей вторжения в смысле способности выделять гомогенные группы типов местообитаний примерно одинакова (см. рис. 5). Только по числу чужеродных видов можно было бы обсуждать пять групп местообитаний: пригородные болота — прочие пригородные естественные местообитания и городские болота — естественные описания в городской черте — пустыри и скверы — дворы. Только по доле чужеродных видов можно было бы обсуждать также пять кластеров типов местообитаний: пригородные болота — прочие пригородные естественные местообитания и городские болота — хвойные леса и посадки деревьев в городской черте — прочие естественные местообитания в городской черте — антропогенные местообитания в городе и за городом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты можно выразить в виде следующих утверждений. На пригородных территориях чужеродные растения встречаются постоянно. В некоторых типах естественных местообитаний в пригороде доля чужеродных видов сопоставима со значениями этих показателей, указанными для Чешской Республики и Великобритании. Очевидно, это связано с успешным распространением чужеродных растений по территории городской агломерации г. Екатеринбург.

Для большинства типов естественных сообществ не удалось установить особенностей уровня вторжения или выявлены лишь небольшие особенности. Фактически мы только установили, что низкий уровень вторжения характерен для болот по сравнению с прочими естественными местообитаниями. Все остальные различия между группами местообитаний относятся к сравнениям “урбанизированные местообитания по сравнению с неурбанизированными” и “естественные местообитания по сравнению с антропогенными”. Вывод о низкой дифференциации типов естественных местообитаний по уровням вторжений не аб-

солютен. Требуется более детальный анализ уровней вторжения в разных местообитаниях с учетом таких характеристик, как наличие, возраст, видовое богатство и сомкнутость древесного яруса; видовое богатство или обилие травяно-кустарничкового яруса.

Наши данные подтверждают, что урбанизация обуславливает значительное и однонаправленное в разных типах местообитаний увеличение уровня вторжения. Это заключение вполне предсказуемо, хотя априорно для района нашего исследования степень различия между урбанизированными и неурбанизированными условиями по числу чужеродных видов была не известна.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-20149, <https://rscf.ru/project/22-24-20149/> (проект финансируется совместно РНФ и Правительством Свердловской области).

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility // *Journal of Ecology*. 2000. V. 88. P. 528–536. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
2. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. и др. Уровень полнотности и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // *Журн. общ. биол.* 2009. Т. 70. № 4. С. 328–338.
3. Chytrý M., Wild J., Pyšek P. et al. Projecting trends in plant invasions in Europe under different scenarios of future land-use change // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. V. 21. P. 75–87. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00573.x>
4. Daehler C.C. Invisibility of tropical islands by introduced plants: partitioning the influence of isolation and propagule pressure // *Preslia*. 2006. V. 78. P. 389–404.
5. Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*. 2006. V. 30. № 3. P. 409–431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
6. Von der Lippe M., Kowarik I. Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban–rural gradients // *Diversity and Distributions*. 2008. V. 14. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00401.x>
7. Aronson M.F.J., Handel S.N., La Puma I.P. et al. Urbanization promotes alien woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region // *Urban Ecosyst*. 2015. V. 18. № 1. P. 31–45. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0382-z>
8. Chytrý M., Jarošík V., Pyšek P. et al. Separating habitat invisibility by alien plants from the actual level of invasion // *Ecology*. 2008. V. 89. № 6. P. 1541–1553. <https://doi.org/10.1890/07-0682.1>. PMID: 18589519
9. Chytrý M., Pyšek P., Wild J. et al. European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats // *Diversity and Distributions*. 2009. № 15. P. 98–107. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00515.x>

10. Chytrý M., Pyšek P., Tichý L. et al. Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats // *Preslia*. 2005. № 77. P. 339–354.
11. Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // *Journal of Ecology*. 2005. V. 93. P. 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x>
12. González-Moreno P., Pino J., Carreras D. et al. Quantifying the landscape influence on plant invasions in Mediterranean coastal habitats // *Landscape Ecology*. 2013. V. 28. № 5. P. 891–903. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9857-1>
13. Акатов В.В., Акатова Т.В., Загурная Ю.С. и др. Инвазивность растительных сообществ: прогноз на основе анализа ценологических параметров // *Новые технологии*. 2009. № 3. С. 112–119.
14. Guo H.-D., Zhang L., Zhu L.-W. Earth observation big data for climate change research // *Advances in Climate Change Research*. 2015. V. 6. P. 108–117. <https://doi.org/10.1016/j.accre.2015.09.007>
15. Чадаева В.А., Пшегусов Р.Х. Закономерности адвентивизации придорожных сообществ юга Российского Причерноморья // *Уч. зап. Казанского ун-та. Серия: Естественные науки*. 2021. Т. 163. № 1. С. 115–136. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2021.1.115-136>
16. Силаева Т.Б. Значение флористических данных для оценки степени биологического загрязнения среды // *Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы*. СПб., 2000. С. 307–311.
17. Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург: Гощицкий, 2005. 192 с.
18. Горчаковский П.Л., Телегова О.В. Сравнительная оценка уровня синантропизации растительного покрова особо охраняемых природных территорий // *Экология*. 2005. № 6. С. 403–408. [Gorchakovskii P.L., Teleгова O.V. Comparative assessment of the level of plant cover synanthropization in specially protected areas // *Russ. J. of Ecology*. 2005. V. 36. № 6. P. 365–370.]
19. Назаренко М.Н. Синантропизация флоры и растительности национальных парков “Зюраткуль” и “Таганай” // *Вестник Тамбовского ун-та. Серия: Естественные и технические науки*. 2009. Т. 14. № 2. С. 436–440.
20. Пустовалова Л.А., Никонова Н.Н. Антропогенная трансформация постаграрных лесов юго-восточной части Свердловской области [Электронный ресурс] // *Вестник Оренбургского гос. педагогического ун-та. Электронный научный журнал*. 2018. № 4(28). С. 37–43. <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2018.28.3>
21. Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы варьирования числа адвентивных видов в травяных сообществах Западного Кавказа // *Экология*. 2010. № 5. С. 344–351. [Akaton V.V., Akatova T.V., Eskina T.G. Factors of variation in the number of adventive species in herbaceous communities of the Western Caucasus // *Russ. J. of Ecology*. 2010. V. 41. № 5. P. 386–392. doi: 10.1134/S1067413610050048]
22. Веселкин Д.В., Коржиневская А.А. Пространственные факторы адвентивизации подлеска в лесопарках крупного города // *Изв. РАН. Сер. географич.* 2018. № 4. С. 54–64. <https://doi.org/10.1134/S2587556618040167>
23. Веселкин Д.В., Коржиневская А.А., Подгаевская Е.Н. Краевой эффект для травяно-кустарничкового яруса урбанизированных южно-таежных лесов // *Экология*. 2018. № 6. С. 411–420. <https://doi.org/10.1134/S0367059718060136>
24. Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Pustovalova L.A. High canopy cover of invasive *Acer negundo* L. affects ground vegetation taxonomic richness // *Scientific Reports*. 2021. V. 11. Art. 20758. P. 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00258-x>
25. Морозова О.В., Царевская Н.Г. Участие чужеродных видов сосудистых растений во флорах заповедников Европейской России // *Изв. РАН. Сер. географич.* 2010. № 4. С. 54–62.
26. Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лунева Н.Н. и др. Межрегиональные особенности таксономического состава сеgetальных флор // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022. Т. 183. № 1. С. 174–187. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2022-1-174-18>
27. Сенатор С.А., Костина Н.В., Саксонов С.В. Зависимость видового разнообразия урбанофлор от ряда факторов // *Вестн. Удмурт. ун-та. Серия: Биология. Наука о Земле*. 2013. № 2. С. 23–29.
28. Третьякова А.С., Веселкин Д.В., Сенатор С.А. и др. Факторы богатства флор городов Урало-Поволжского региона // *Экология*. 2018. № 3. С. 165–173. [Tretyakova A.S., Veselkin D.V., Senator S.A. et al. Factors of richness of urban floras in the Ural-Volga region // *Russ. J. of Ecology*. 2018. V. 49. № 3. P. 201–208. <https://doi.org/10.1134/S1067413618030098>] <https://doi.org/10.7868/S0367059718030010>
29. Pyšek P., Chytrý M., Perg J. et al. Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats // *Preslia*. 2012. V. 84. № 3. P. 575–629.
30. Kowarik I., von der Lippe M., Cierjacks A. Prevalence of alien versus native species of woody plants in Berlin differs between habitats and at different scales // *Preslia*. 2013. V. 85. № 2. P. 113–132.
31. McDonald R.I., Urban D.L. Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont // *Biol. Invasions*. 2006. V. 8. № 5. P. 1049–1060. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5227-5>
32. Загурная Ю.С. Площадь и степень синантропизации и адвентивизации фрагментов широколиственных лесов Западного Предкавказья // *Экологический вестник Северного Кавказа*. 2010. Т. 6. № 4. С. 80–84.
33. Vilà M., Corbin J.D., Dukes J.S. et al. Linking plant invasions to environmental change // *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Eds. Canadell J., Pataki D., Pitelka L. Berlin: Springer, 2006. P. 115–124.
34. Приказ Министерства строительства и развития инфраструктуры Свердловской области № 746-П. URL: <http://www.pravo.gov66.ru/33322/> (accessed on 20.12.2022).
35. Итоги Всероссийской переписи населения 2020 г. URL: https://rosstat.gov.ru/vpn_popul (accessed on 20.12.2022).
36. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. 612 с.
37. Veselkin D.V. Urbanization increases the range, but not the depth, of forest edge influences on *Pinus sylvestris* bark pH // *Urban Forestry & Urban Greening*. 2023. V. 79. 127819. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127819>

38. Антропов К.М., Вараксин А.Н. Оценка загрязнения атмосферного воздуха г. Екатеринбурга диоксидом азота методом Land Use Regression // Экологические системы и приборы. 2011. № 8. С. 47–54.
39. Стурман В.И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // Вестник Удмуртского ун-та. Серия: Биология. Науки о земле. 2008. № 2. С. 15–29.
40. Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л. и др. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // Лесоведение. 2015. № 5. С. 346–355.
41. Tretyakova A.S., Yakimov B.N., Kondratkov P.V. et al. Phylogenetic diversity of urban floras in the Central Urals // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021. V. 9. № MAR. P. 663244. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.663244>
42. Третьякова А.С. Распределение видового состава растений в естественных и антропогенных местообитаниях г. Екатеринбурга // Ботан. журн. 2014. Т. 99. № 11. С. 1277–1282.
43. Третьякова А.С. Закономерности распределения чужеродных растений в антропогенных местообитаниях Свердловской области // Российский журн. биол. инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 117–128.
44. Веселкин Д.В., Коржиневская А.А., Подгаевская Е.Н. Состав и численность адвентивных и инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2018. № 42. С. 102–118. [Veselkin D.V., Korzhinevskaya A.A., Podgayevskaya E.N. The species composition and abundance of alien and invasive understory shrubs and trees in urban forests of Yekaterinburg // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018. V. 42. P. 102–118. <https://doi.org/10.17223/9988591/42/5>. In Russian, English Summary] <https://doi.org/10.17223/19988591/42/5>
45. Veselkin D.V., Dubrovin D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // *Russ. J. of Ecology*. 2019. V. 50. № 5. P. 413–421. <https://doi.org/10.1134/S1067413619050114>
46. Lososová Z., Chytrý M., Tichý L. et al. Native and alien floras in urban habitats: a comparison across 32 cities of central Europe // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. № 21. P. 545–555. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00704.x>
47. Fenouillas P., Ah-Peng C., Amy E. et al. Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island // *Austral Ecology*. 2021. № 46. P. 1025–1037. <https://doi.org/10.1111/aec.13048>
48. EUNIS habitat classification. URL: <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eunis-habitat-classification-1> (accessed on 20.12.2022).
49. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
50. Князев М.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. I: Споровые и голосеменные растения // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. 10. № 4. С. 11–41.
51. Князев М.С., Подгаевская Е.Н., Третьякова А.С. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. VI: Двудольные растения (Fabaceae – Lobeliaceae) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2020. Т. 14. № 3. С. 190–331. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10077>
52. Князев М.С., Третьякова А.С., Золотарева Н.В. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. II: Однодольные растения // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2017. Т. 11. № 3. С. 4–108.
53. Князев М.С., Третьякова А.С., Золотарева Н.В. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. III: Двудольные растения (Aristolochiaceae–Monotropaceae) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. 12. № 2. С. 6–101. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10013>
54. Князев М.С., Третьякова А.С., Золотарева Н.В. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. IV: Двудольные растения (Empetraceae–Droseraceae) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2019. Т. 13. № 2. С. 130–196. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10046>
55. Князев М.С., Чкалов А.В., Третьякова А.С. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. V: Двудольные растения (Rosaceae) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2019. Т. 13. № 4. С. 305–352. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10046>
56. Князев М.С., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. 7: Двудольные растения (Asteraceae, Asteroideae) // Разнообразие растительного мира. 2021. № 4 (11). С. 5–33. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2021-4-5-33>
57. Князев М.С., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. и др. Конспект флоры Свердловской области. Ч. 8: Двудольные растения (Asteraceae, Asteroideae) // Разнообразие растительного мира. 2022. № 1 (12). С. 28–66. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2022-1-28-66>
58. Пустовалова Л.А., Веселкин Д.В. Быстрые изменения растительных сообществ природных парков вследствие рекреационного использования // Экология. 2020. № 5. С. 323–331. [Pustovalova L.A., Veselkin D.V. Rapid changes in plant communities of natural parks due to recreational use // *Russ. J. of Ecology*. 2020. V. 51. № 5. P. 399–407. <https://doi.org/10.1134/S10674136200501001> <https://doi.org/10.31857/S0367059720050108>
59. Deuschewitz K., Lausch A., Kühn I. et al. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany // *Global Ecol. Biogeogr.* 2003. V. 12. № 4. P. 299–311. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00025>
60. Pyšek P. Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison // *J. Biogeogr.* 1998. V. 25. № 1. P. 155–163. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.251177.x>
61. Hui C., Richardson D.M., Visser V. Ranking of invasive spread through urban green areas in the world's 100 most populous cities // *Biol. Invasions*. 2017. V. 19. № 12. P. 3527–3539. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1584-0>
62. Spellerberg I.F. Ecological effects of roads and traffic: a literature review // *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 1998. V. 7. № 5. P. 317–333.
63. Nemes K.T., Allen C.R., Alai A. et al. Woody invasions of urban trails and the changing face of urban forests in the Great Plains, USA // *Am. Midl. Nat.* 2011. V. 165. № 2. P. 241–256. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-165.2.241>
64. Pauchard A., Alaback P.B. Edge type defines alien plant species invasions along Pinus contorta burned, highway and clearcut forest edges // *Forest Ecol. Manag.* 2006. V. 223. № 1–3. P. 327–335. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.11.020>

УДК 574;551.4;634.1

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2023 г. Л. С. Шарая^{а, *}, А. В. Иванова^а, П. А. Шарый^б, Н. В. Костина^а, Г. С. Розенберг^а

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

^бИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Россия 142290 Московская обл., Пущино, ул. Институтская, 2

*e-mail: l_sharaya@mail.ru

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 01.02.2023 г.

Принята к публикации 06.02.2023 г.

Анализ связей между богатством трех таксономических рангов сосудистых растений в Среднем Поволжье и климатом показал, что климатом объясняется 74% дисперсии числа видов и семейств, 76% – родов. Таксономические показатели флористической выборки на 25 исследовательских площадках по 100 км² сравнивали с характеристиками климата и функциями от них. Построены модели множественной регрессии для трех таксономических рангов (число семейств, родов и видов), по ним рассчитаны карты. Ведущими предикторами были климатические показатели начала весны и зимних месяцев. Выявлена существенная зависимость богатства видов, родов и семейств от некоторых функций климатических показателей, обычно не используемых в анализах. Смысл этих функций обсуждается в контексте их влияния на процессы снеготаяния ранней весной.

Ключевые слова: видовое богатство, богатство родов, богатство семейств, связь с климатом, множественная регрессия

DOI: 10.31857/S0367059723040108, **EDN:** RSQJYU

При изучении таксономического разнообразия используются как абсолютные показатели (число видов, родов, семейств), так и относительные (отношение долей разных таксонов друг к другу). Значения таксономических показателей применяют для исследования зависимости состава флор от экологических факторов. Таким образом накапливаются знания по экологии флористического богатства.

Пространственные распределения числа видов (ЧВ), числа родов (ЧР) и числа семейств (ЧС) сосудистых растений могут не совпадать. Например, число видов растений во Флориде меньше, чем в Калифорнии (2654 против 5100), но ЧС больше – 173 против 146 [1]. В литературе чаще рассматривают связь ЧВ растений с факторами среды, в то время как количество исследований по связи числа надвидовых таксонов растений с факторами среды значительно меньше [1–4]. Исключение составляет глобальный масштаб, в котором трудно подсчитать ЧВ растений на площадках ~10⁴ км² и здесь обычно ограничиваются ЧС [5, 6]. Обзоры по пространственным градиентам разнообразия представлены в работах [3, 6–9].

Связь ЧВ или ЧС с климатом и рельефом обычно является более тесной в глобальном и

континентальном масштабах, чем в региональном [6, 9, 10], хотя Калифорния с ее высоким разнообразием условий среды составляет известное исключение [11]. В полярном поясе преобладающим является термический фактор, а в умеренном и субтропическом – увлажнение [3, 12].

При изучении связи ЧВ с факторами среды иногда используют только аборигенные виды, поскольку появление адвентивных видов в регионе связано с деятельностью человека, однако это делается не всегда [3]. Анализ связи адвентивных видов растений с факторами среды и построение соответствующих карт составляет предмет отдельных исследований, посвященных проблемам инвазии [13–15], на которых мы здесь не останавливаемся.

Согласно одной из концепций, биологические системы в той или иной степени обладают модульной организацией, т.е. состоят из блоков или модулей [3]. Речь идет о композиции таксонов, а блочный принцип организации подразумевает наличие свойств целостности у таксонов надорганизменного уровня [3]. Поэтому ЧВ, ЧР и ЧС могут различно откликаться на факторы среды. Так, для Восточной Европы показано [16], что максимальная скорость изменения ЧС конкретных

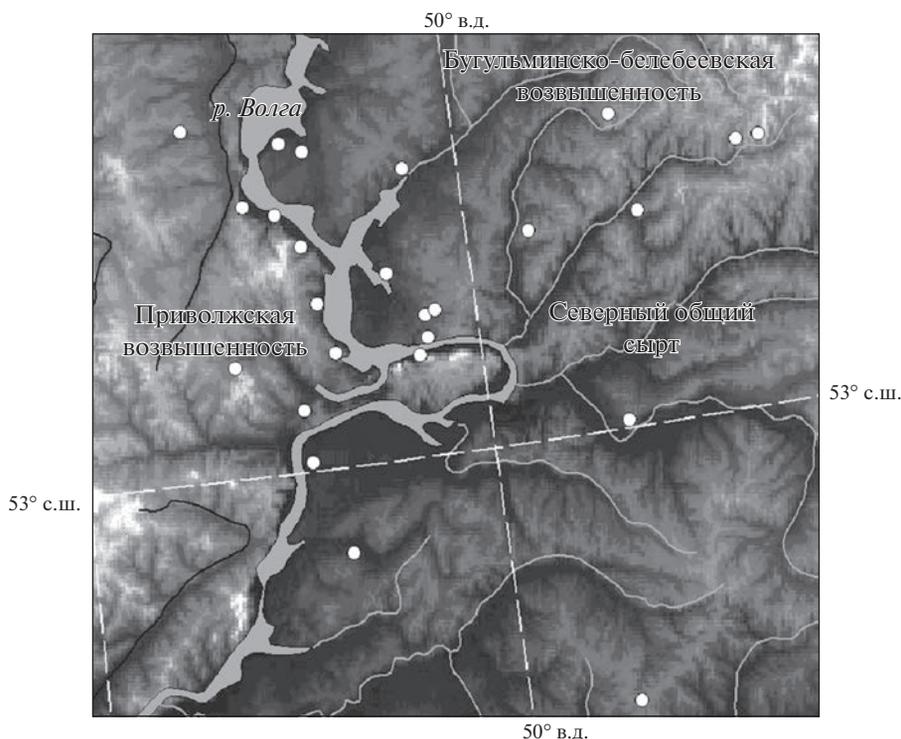


Рис. 1. Положение 25 исследовательских полигонов в Среднем Поволжье.

флор с широтой лежит на 3.5–4.4° севернее, чем ЧР и ЧВ.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение влияния климата в регионе Среднего Поволжья на богатство разных таксономических рангов сосудистых растений, построение пространственных моделей и на их основе – карт. Помимо этого, ставилась задача рассмотреть некоторые нелинейные функции климатических показателей, поскольку нелинейные связи оказывают существенное влияние на разнообразие рангов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Число видов, родов и семейств сосудистых растений в Среднем Поволжье подсчитывали на 25 квадратных полигонах со стороной 10 км. Доля адвентивных видов составляла 16%, аборигенные и адвентивные виды при подсчете ЧВ, ЧР и ЧС не разделяли. Изучаемые полигоны располагались на территории протяженностью 9.5° с востока на запад и 4.3° с юга на север. На юго-востоке региона располагаются степи, на севере – леса. Покрываемые лесами в регионе низкое. Почвы меняются от черноземов на юге до дерново-подзолистых на севере. Положение полигонов представлено на рис. 1.

Флористические описания проводили в 2004–2020 гг. [26, 27], способы выявления флористиче-

ского состава на изучаемой территории приведены в работе [19]. Номенклатура таксонов стандартизирована по Plants of the World online (POWO) [28].

Основными критериями для выбора площадок являлись максимальная изученность видового состава, а также представленность основных физико-географических подразделений. На Приволжской возвышенности, которая представляет собой отдельную физико-географическую провинцию лесостепной зоны, расположены 8 полигонов, особенность ее рельефа – ярусное строение водораздельных плато, природные условия которых отличаются более холодным и влажным климатом.

В Заволжье, в состав которого входят лесостепные провинции Низменного и Высокого Заволжья, а также степные провинции Низменного и Сыртового Заволжья, расположены 17 полигонов. Рельеф Низменного Заволжья представлен типичной низменностью, что определяет сравнительную простоту почвенно-растительного покрова, а выровненность служит причиной высокой хозяйственной освоенности. Территория Высокого Заволжья отличается грядово-увалистым рельефом: возвышенная равнина пересечена густой сетью глубоко врезанных речных долин. Здесь сохранились участки сосновых и смешанных лесов, а также сравнительно большие участки естественной степной растительности, кото-

рые расположены на крутых склонах речных долин с обнажениями материнских пород.

Природа южной части района наших исследований — степной провинции, претерпела существенные антропогенные изменения. Леса приурочены к поймам рек.

Значения осадков и температур каждого месяца, усредненные за 50 лет (1950–2000 гг.), брали из базы данных WorldClim [29], где они представлены с пространственным разрешением 1 км. Среднегодовая температура в регионе составляла 4.5°C (от 3.1 до 5.3°C), а количество осадков — 514 мм (от 417 до 556 мм). Испаряемость РЕТ, испарение АЕТ и дефицит воды WD рассчитывали по методикам [30].

При исследованиях в локальном масштабе, когда ЧВ относительно мало, нередко используют логарифм ЧВ, что приближает распределение ЧВ к нормальному. Однако в случае полигонов площадью 100 км^2 ЧВ больше (~ 500), распределение близко к нормальному, и в этом случае нет необходимости в логарифмировании.

При построении уравнений множественной регрессии следовали методологии работы [31]. Проверку базовых предположений регрессионного анализа (нормальность распределения остатков и др.) проводили по известным методикам [32]. Остановимся на некоторых важных моментах. Перед анализом все доступные факторы среды вводим в анализ на “равных правах” без предварительного предпочтения какого-либо фактора. Предикторы для моделей множественной регрессии отбирали перебором всех комбинаций из четырех независимых предикторов, выбирая ту модель, для которой коэффициент детерминации (R^2) являлся наибольшим. Независимость предикторов проверяли по методике [31], исключая из рассмотрения все четверки зависимых предикторов. Оценку значимости предиктора в модели проводили с помощью t -статистик Стьюдента [32]. Предикторы в моделях располагали в порядке убывания их статистической значимости.

В качестве потенциальных предикторов брали ночные, дневные и среднесуточные температуры и осадки каждого месяца, сезона и среднегодовые, плюс 19 доступных в WorldClim биоклиматических переменных (таких, как коэффициент вариации осадков), а также квадраты каждого из них и модули тех показателей, с которыми обнаруживалась выраженная нелинейная связь. Всего таких величин было около 150. Описанная процедура объективно выбирает из них те четыре, которые дают наибольший R^2 .

Проверку моделей осуществляли по методике кросс-валидации Аллена [32] с помощью показателя деградации *Degr*. При *Degr* < 50% модель считалась успешно прошедшей проверку [31].

Поскольку все предикторы (факторы среды) известны в каждом элементе климатических матриц, то полученное уравнение регрессии может служить основой для построения карт зависимой переменной, называемых в этом случае предсказательными картами (predictive maps) [33]. При расчете карт числа видов, родов и семейств суммировали матрицы предикторов, полученных в уравнении, учитывая знак и регрессионные коэффициенты при них. Карты нелинейных функций климата рассчитывали по климатическим матрицам WorldClim.

Для проведения расчетов, проверки моделей и построения карт использовали разработанную П. А. Шарым программу “Аналитическая ГИС Эко”, версия 1.08г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Число видов ЧВ сосудистых растений на площадках менялось от 394 до 690, составляя в среднем по площадкам 512, число родов ЧР — от 217 до 391 (среднее 308), число семейств ЧС — от 61 до 97 (среднее 75). Связи между ЧВ и ЧС в рамках рассматриваемой выборки линейные ($R^2 = 0.534$), между ЧВ и ЧР, ЧР и ЧС — нелинейные и характеризуются $R^2 = 0.452$ и $R^2 = 0.426$ соответственно. Однофакторные (парные) связи ЧВ, ЧР и ЧС с климатом различаются. Например, связи со среднемесячными температурами для ЧВ и ЧР носят противоположный характер (рис. 2): зависимость ЧВ от температур в вегетационный период имеет тенденцию к возрастанию, а ЧР — к снижению; зависимость ЧС от температур практически отсутствует на протяжении года. В нашем предыдущем исследовании [20] показано, что в изучаемом регионе зависимости трех таксономических уровней от географических направлений (т.е. от расстояний на север, восток и т.п.), климата и рельефа различаются не только теснотой, но и знаком связей.

При использовании ~ 100 климатических показателей без предварительного предпочтения по принципу максимального значения коэффициента детерминации были отобраны наиболее влиятельные факторы, определяющие изменения в пространстве богатства рангов сосудистых растений.

Ниже приведены модели множественной регрессии для ЧВ, ЧР и ЧС:

$$\begin{aligned} \text{ЧВ} = & -135|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2} + 98.5T_{\text{окт}} + \\ & + 0.411(P_{\text{зим}} - P_{\text{зим}_{\text{AV}}})^2 + \\ & + 95.1(T_{\text{мар}} - T_{\text{мар}_{\text{AV}}})^2 + 193, \end{aligned} \quad (1)$$

$$R^2 = 0.742 \quad (Degr = 26\%), \quad P < 10^{-4};$$

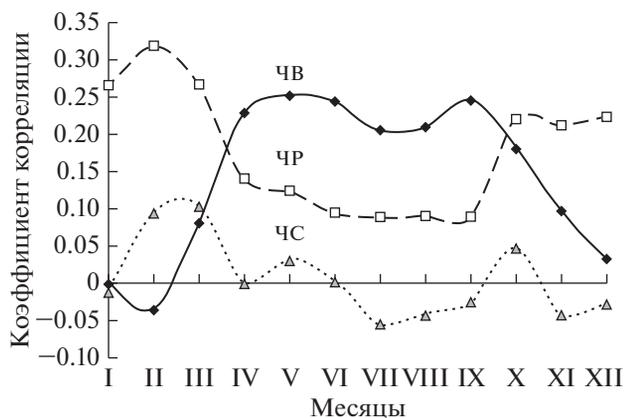


Рис. 2. Связи числа видов (ЧВ), родов (ЧР) и семейств (ЧС) со среднемесячными температурами региона.

$$\begin{aligned} \text{ЧР} = & -11.2(P_{\text{мар}} - P_{\text{мар}_{\text{AV}}})^2 + 106|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2} + \\ & + 1.07(T_{\text{вес}} - T_{\text{вес}_{\text{AV}}})^2 + \\ & + 0.316(P_{\text{зим}} - P_{\text{зим}_{\text{AV}}})^2 + 246, \end{aligned} \quad (2)$$

$$R^2 = 0.756 (Degr = 8\%), P < 10^{-4};$$

$$\begin{aligned} \text{ЧС} = & 0.267(T_{\text{вес}} - T_{\text{вес}_{\text{AV}}})^2 - \\ & - 7.15|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2} + 13.7|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2} - \\ & - 0.585(P_{\text{фев}} - P_{\text{фев}_{\text{AV}}})^2 + 74.2, \end{aligned} \quad (3)$$

$$R^2 = 0.737 (Degr = 47\%), P < 10^{-4}.$$

Здесь $P_{\text{мар}}$ – осадки марта, $T_{\text{окт}}$ – температура октября, $P_{\text{зим}}$ – осадки зимы, $T_{\text{мар}}$ – температура марта, $T_{\text{вес}}$ – температура весны, $P_{\text{фев}}$ – осадки февраля; $P_{\text{мар}_{\text{AV}}}$, $P_{\text{зим}_{\text{AV}}}$, $T_{\text{мар}_{\text{AV}}}$, $T_{\text{вес}_{\text{AV}}}$, $P_{\text{фев}_{\text{AV}}}$ – средние по полигонам наблюдения для осадков марта, зимних осадков и температуры марта, температуры весны и осадков февраля соответственно. Первая модель для богатства видов (1) объясняет 74% дисперсии числа видов вариацией независимых переменных, показатель деградации меньше 50% ($Degr = 26\%$), что отвечает успешной верификации модели и позволяет построить карту. Модель ЧР (2) объясняет 76% дисперсии вариацией приведенных в уравнении факторов, показатель деградации меньше 50% ($Degr = 8\%$). Для ЧС 74% дисперсии объясняется вариацией предикторов в уравнении (3), показатель деградации для модели на пределе допустимого, но все же меньше 50% ($Degr = 47\%$).

Все регрессионные уравнения (1–3) включают один и тот же климатический показатель – осадки марта. В уравнения (1) и (3) осадки входят в виде модуля разности между осадками марта и константой, близкой к среднему значению по выборке, т.е. $|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2}$. Константа в процессе анализа уточнялась эмпирически по максималь-

ному коэффициенту детерминации. Предиктор $|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2}$ по значимости находится на первом месте в модели (1) для ЧВ и на втором – в модели (3) для ЧС (рис. 3). Этот модуль по сути описывает резкое изменение характера зависимости ЧВ и ЧС от осадков марта [19]: нулевому значению модуля отвечает максимальное значение разнообразия, при возрастании модуля показатели разнообразия снижаются, так как знак связи с модулем отрицательный. Для ЧР в уравнении (2) осадки марта первый предиктор, зависимость нелинейная $(P_{\text{мар}} - P_{\text{мар}_{\text{AV}}})^2$, что отвечает более плавному снижению ЧР при отклонении от близкого к среднему значения.

В уравнениях для числа родов (2) и семейств (3) присутствует модуль разности между температурой марта и средним значением по выборке $|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2}$. По значимости модуль находится на втором месте для ЧР и на третьем – для ЧС. Зависимость богатства родов и семейств от этого модуля обратная той, что от модуля осадков: с его увеличением растут значения ЧР и ЧС. Отметим, что связь между температурой и осадками марта отрицательная ($r = -0.45$). Замена модуля на квадратичное выражение для температуры марта заметно снижает коэффициенты детерминации в моделях, что свидетельствует о резком изменении характера зависимости ЧР и ЧС от $T_{\text{мар}}$ подобно $P_{\text{мар}}$. На картах (рис. 4) видно, что пологий главный водораздел Бугульминско-Белебеевской возвышенности характеризуется относительно высокими значениями $|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2}$, в то время как температура марта на водоразделе относительно низкая; в пойме р. Волги находится область повышенной температуры марта, но пониженных значений $|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2}$. Мозаики карт модулей осадков и температуры марта заметно различаются – модуль температуры имеет более мелкую и изрезанную структуру.

Рассмотрим другие предикторы, входящие в модели. В уравнении (1) для ЧВ вторым по значимости предиктором является температура октября $T_{\text{окт}}$. Положительная связь с $T_{\text{окт}}$ отвечает позитивному влиянию температуры воздуха на прогрев почвы в октябре, который предшествует снижению температуры ниже нуля в ноябре. В уравнениях для ЧР и ЧС такой предиктор и подобные ему отсутствуют. Отметим, что связь между $T_{\text{окт}}$ и ЧВ, ЧР и ЧС слабые, однако перепад между температурами октября и ноября ($T_{\text{окт}} - T_{\text{ноя}}$) в однофакторной связи определяет 25% дисперсии ЧВ и 24% ЧС: большой прогрев воздуха перед снижением температуры ниже нуля в октябре способствует возрастанию богатства видов и семейств.

Нелинейное выражение для суммы осадков зимы $(P_{\text{зим}} - P_{\text{зим}_{\text{AV}}})^2$ со знаком “+” входит в уравнения для ЧВ (1) и ЧР (2). Предиктор объяс-

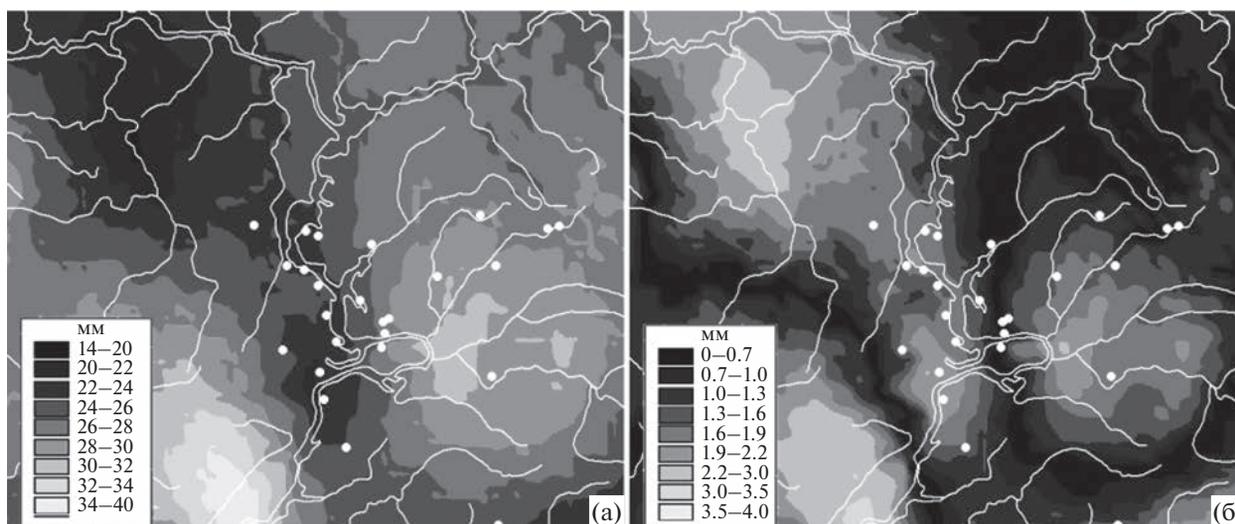


Рис. 3. Карта осадков марта (а) и карта $|P_{Mar} - 26.65|$ (б); малые значения модуля отвечают увеличению таксономического разнообразия, в первую очередь видов. На картах показаны гидросеть и 25 исследовательских полигонов.

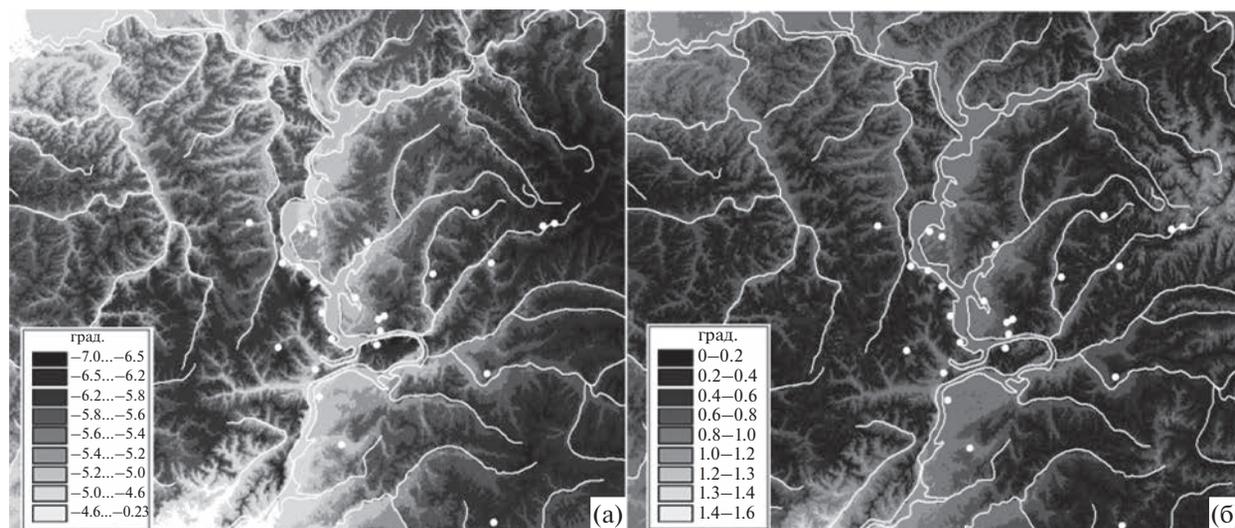


Рис. 4. Карта температуры марта (а) и карта $|T_{Mar} + 5.9|$ (б); малые значения модуля отвечают увеличению таксономического разнообразия, в первую очередь родов.

няет 17% дисперсии ЧВ. Осадки зимы можно рассмотреть в двух диапазонах, которые выбраны потому, что ЧВ и ЧР в них различно связаны с осадками: в диапазоне 90–107 мм с ростом осадков ЧВ и ЧР снижаются, в диапазоне 107–121 мм – возрастают. Такая зависимость от осадков зимы может быть объяснена тем, что большому снежному покрову в регионе локально на полигонах отвечают более низкие температуры в апреле. Сравнение диапазонов осадков зимы и температуры апреля показывает, что для диапазона с большими осадками температура апреля снижается в среднем на 1.5°C. Такое соотношение влияет на условия снеготаяния: при малых осадках и повышен-

ной температуре можно ожидать подсушивания почвы, в противоположном случае – избыточное увлажнение.

Квадратичная связь с температурой весны $(T_{вес} - T_{вес_{AV}})^2$ входит со знаком “+” в уравнения для ЧР (2) и ЧС (3). Это подобно связи с квадратичным выражением температуры марта $(T_{Mar} - T_{Mar_{AV}})^2$, поскольку $T_{вес}$ и T_{Mar} связаны достаточно тесно (коэффициент корреляции $r = 0.79$). В уравнении (3) для числа семейств температура весны $(T_{вес} - T_{вес_{AV}})^2$ со знаком “+” является самым влиятельным предиктором.

Модель для ЧС (3) содержит квадратичное выражение для осадков февраля ($P_{фев} - P_{фев_{AV}}$)² со знаком “-”. Осадки февраля характеризуются тесной связью с осадками зимы ($R^2 = 0.87$). Однако влияние осадков февраля в уравнении (3) отличается от влияния осадков зимы в уравнениях (1) и (2). Возможно, что $(P_{фев} - P_{фев_{AV}})^2$ является корректирующим предиктором, который несколько снижает учет влияния осадков марта на ЧС, поскольку $P_{фев}$ и $P_{мар}$ тесно связаны друг с другом ($R^2 = 0.90$).

Сравнение моделей для ЧВ (1), ЧР (2) и ЧС (3) показывает, что их сходство состоит в том, что факторы среды, определяющие изменение рангов в пространстве, представляют зимний и весенний сезоны. По-видимому, климатические условия начала весны и предшествующие ей условия периода вегетационного покоя оказываются наиболее критичными для разнообразия растительности. Модели различаются статистической значимостью сходных факторов. Так, для ЧВ (1) наиболее важны условия, определяемые модулем осадков марта, для ЧР (2) важнее связь с модулем температуры марта. На более заметную зависимость ЧР от температуры по сравнению с ЧВ указывают и однофакторные связи (см. рис. 2). Уравнение для числа семейств (3) включает оба описанных выше модуля, объединяя зависимости, характерные и для ЧВ, и для ЧР. При этом наиболее важной для ЧС оказывается нелинейная зависимость от температуры весны, которая интегрирует условия начала вегетации, включая влияние показателей отдельных месяцев. При сравнении моделей следует отметить различия ведущих предикторов: для ЧВ наиболее важен модуль $|P_{мар} - 26.65|^{1/2}$, для ЧР — квадратичное выражение для $P_{мар}$ ($P_{мар} - P_{мар_{AV}}$)², описывающее более плавное изменение ЧР с осадками марта; для ЧР также характерна нелинейная связь с температурой весны ($T_{вес} - T_{вес_{AV}}$)². Различия в пространственном изменении богатства трех таксономических уровней видны на картах, рассчитанных по моделям (1), (2) и (3) и показанных на рис. 5.

На карте ЧВ (рис. 5а) видна светлая полоса, огибающая Общий северный сырт и Бугульминско-Белебеевскую возвышенность — область высоких значений ЧВ и низких — модуля осадков марта (см. рис. 3). Светлой области на северо-востоке изучаемого региона отвечает изрезанный рисунок из чередующихся больших и малых значений ЧВ, что отвечает нелинейной связи с температурой марта. На карте ЧР (рис. 5б) возрастание богатства происходит на возвышенностях Общий северный сырт и Бугульминско-Белебеевской, а также в Самарской Луке и на Приволжской возвышенности на широте Самарской Луки. На карте ЧС (рис. 5в) видно увеличение богатства

на меньшей площади, охватывающей обе возвышенности, что близко к карте ЧР и снижению ЧС в области, огибающей эти возвышенности, подобно снижению ЧВ.

Рассмотрим факторы среды в виде модулей $|P_{мар} - 26.65|$ и $|T_{мар} + 5.9|$ (рис. 6), не используемые обычно в анализах пространственного изменения таксонов. Несмотря на то, что модуль $|P_{мар} - 26.65|$ характеризуется малыми значениями — от 0 до 4.5 мм (см. рис. 6а), он объясняет 41% дисперсии ЧВ и 20% ЧС. Изменение модуля на 1 мм приводит в среднем к снижению богатства видов на 94 и богатства семейств на 7 единиц. В уравнениях (1) и (3) использован корень квадратный из модуля $|P_{мар} - 26.65|^{1/2}$, поскольку он дает наибольший коэффициент детерминации в уравнениях. Модуль температуры марта $|T_{мар} + 5.9|$ также является малой величиной: весь диапазон модуля на изучаемой территории составляет 1.2°C. Наиболее сильно от этого модуля зависит ЧР — его вариацией объясняется 21% дисперсии ЧР. Увеличение модуля на 1°C приводит к росту богатства родов на 94 единицы (см. рис. 6б). Зависимость от модуля температуры противоположна зависимости от модуля осадков, поскольку $P_{мар}$ и $T_{мар}$ связаны отрицательно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно [17], что ЧВ возрастает с ростом площади S участков наблюдения. Для региональных исследований рекомендовано выбирать $S \sim 100$ км² [18]. При этом значении S связь ЧВ с климатом и рельефом в Среднем Поволжье для 25 полигонов изучалась нами ранее [19, 20], в том числе для различных жизненных форм сосудистых растений [21, 22]. Связи ЧР и ЧС с факторами среды в этих работах не изучали. Для этих полигонов связи ЧР и ЧС с климатом описаны в работе [23], однако такие существенные характеристики климата, как испаряемость РЕТ, испарение АЕТ и дефицит воды WD, в ней не рассматривались, а главное не были учтены важные нелинейные связи с климатом; то и другое впервые использовано в настоящей работе.

Логарифмический характер возрастания ЧВ с ростом S позволяет оценить то значение площади полигонов, при котором ее увеличение в два раза увеличивает ЧВ не более чем на 20%, т.е. S определяет конкретную флору региона. Для Среднего Поволжья это S оценено нами как 400 км² [24]. Первые результаты работы с полигонами 400 км² описаны в работе [25], но в них не учтены важные нелинейные связи с климатом.

Результаты нашего исследования показали, что изменения богатства всех таксономических рангов в регионе зависят от некоторых оптимальных значений осадков марта. Почему для флор

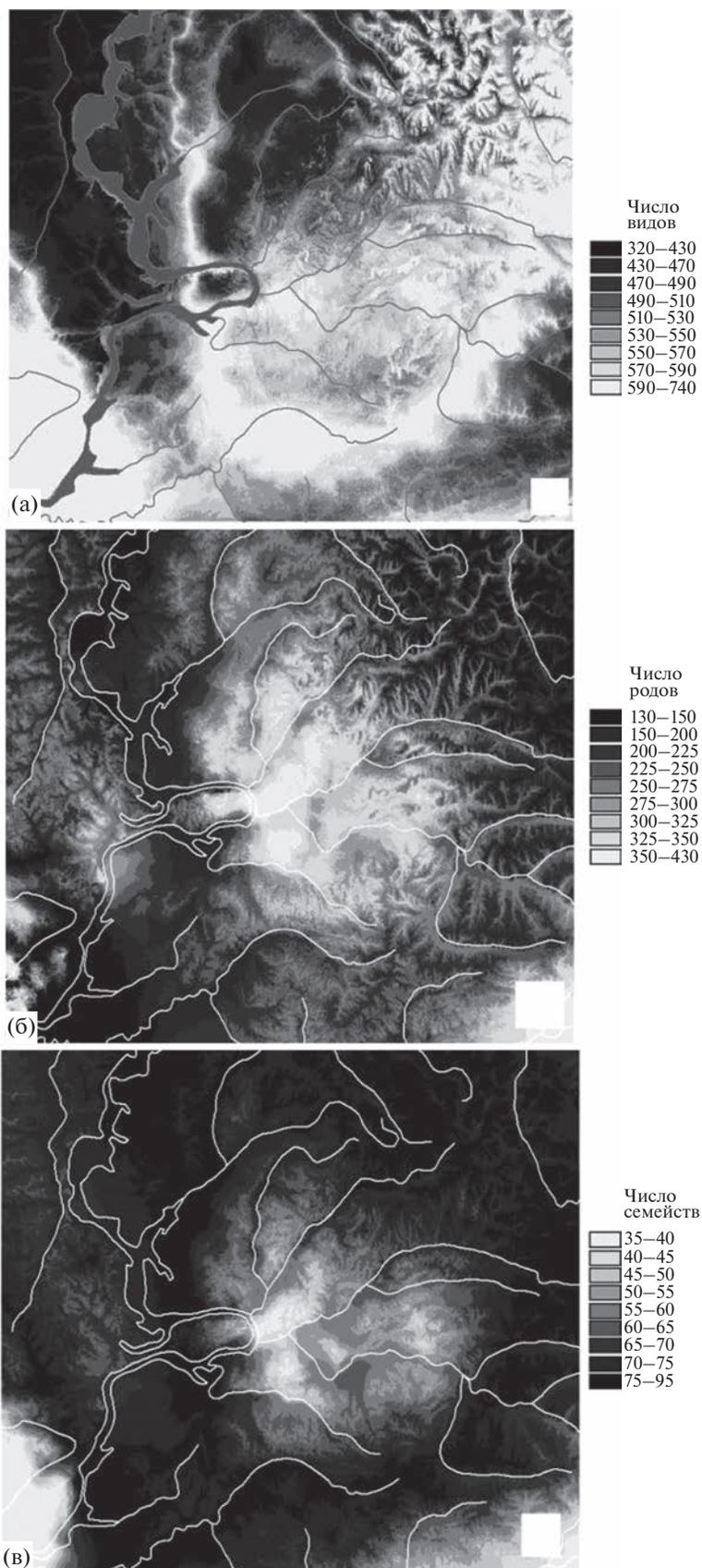


Рис. 5. Карта числа видов (а), рассчитанная по модели (1), карта числа родов (б), рассчитанная по модели (2), и карта числа семейств (в), рассчитанная по модели (3).

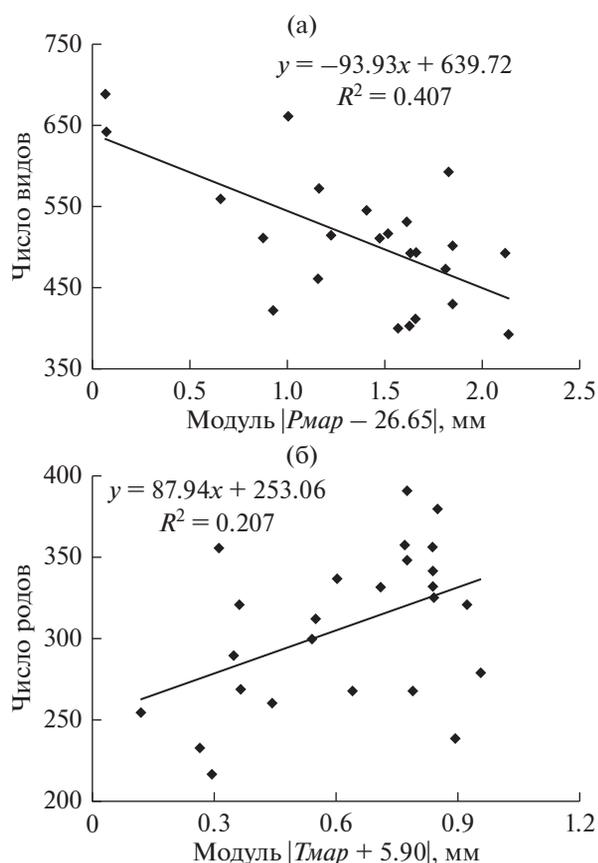


Рис. 6. Связь числа видов с $|P_{\text{мар}} - 26.65|$ (а) и числа родов с $|T_{\text{мар}} + 5.9|$ (б).

изучаемого региона важны осадки марта? Отметим, что в марте при средней температуре -5.5°C средние значения осадков являются минимальными в году (25.6 мм). Сильная зависимость от осадков марта может быть связана с условиями снеготаяния в регионе. Так, осадки марта тесно связаны с осадками зимы ($R^2 = 0.92$), что отвечает большей прибавке снега в марте при больших зимних снежных запасах. Сумма осадков зимы и марта может защищать почву и растения не только от охлаждения, но и от проникновения весеннего тепла. Активное снеготаяние в регионе происходит в апреле, но температура апреля отрицательно связана с осадками марта: увеличенному зимнему покрову и мартовской добавке снега отвечает меньшая апрельская температура, и наоборот. В первом случае снеготаяние может быть медленным и приводить к переувлажнению, во втором — быстрым и приводить к подсушиванию почвы. Поэтому между двумя такими крайними случаями появляется пространственная область оптимального соотношения осадков и температуры, в которой обеспечены наиболее благоприятные условия снеготаяния. На картах (см. рис. 3) видны различия в пространственных структурах,

сформированных распределением осадков марта и модуля $|P_{\text{мар}} - 26.65|$. На северо-востоке Приволжской возвышенности и в пойме р. Волги на широте Самарской Луки осадки в регионе заметно снижаются, в этих же областях значения модуля возрастают. Низкие значения модуля, где увеличиваются ЧВ и ЧС, темной полосой огибают с юга Северный общий сырт, с востока — Бугульминско-Белебеевскую возвышенность и пересекают Приволжскую возвышенность. Отметим, что связь таксономических богатств с осадками и температурой марта характеризуется резким переломом — сменой знаков зависимости числа таксонов вблизи среднего значения показателя климата.

Модули осадков и температуры начала весны имеют очень малые значения: $|P_{\text{мар}} - 26.65|$ — от 0.1 до 2.1 мм и $|T_{\text{мар}} + 5.9|$ — от 0.2° до 1.0°, и находятся на пределе ошибок измерений показателей. Однако они оказывают существенное влияние на пространственное распределение богатства всех таксономических уровней. Приведем следующий пример выявленного влияния малых изменений климатических показателей на растительность. В горах на северо-востоке Америки изучали изменение положения границы между лиственными и хвойными лесами с ростом температуры [34]. Выявлено, что после возрастания среднегодовой температуры на 1°C за 40 лет граница сдвинулась вверх на 100 м. Это означает, что малый односторонний и постоянно действующий температурный сигнал в среднем 0.025°C в год оказался достаточно влиятельным на фоне более значительных вариаций межгодовых температур. Можно предположить, что модули температуры и осадков марта уподоблены постоянно действующим в пространстве малым сигналам. Отметим здесь также влияние еще одной малой величины — перепада температур конца осени ($T_{\text{окт}} - T_{\text{ноя}}$), описанной выше; в тенденции при возрастании этой разницы на каждые 0.1°C число видов увеличивается на 88 единиц и число семейств — на 8.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего анализа флористических выборок территории Среднего Поволжья на 25 полигонах размером 100 км^2 показали, что выявленные закономерности не воспроизводят результаты прежних исследований сильной зависимости таксономического разнообразия от широты и температур. Возможно, это объясняется тем, что исследовали территории большой протяженности: например, богатство разных таксономических уровней сосудистых растений изучали в европейской части России на протяжении 26° по широте, в Арктике и Субарктике — 19° . Перепады температур и осадков на таких территориях суще-

ственно больше, чем в изучаемом нами регионе. В Среднем Поволжье более существенны резкие нелинейные зависимости таксономических уровней от температур и осадков зимнего и весеннего периодов. Эти зависимости описываются модулями $|P_{мар} - 26.65|$ и $|T_{мар} + 5.9|^2$, которые отражают “переломы” в связях. Таким образом, в изученном регионе с небольшими климатическими градиентами изменение таксономического богатства следует условиям, которые определяют специальные показатели — модули, описывающие резкую нелинейность и смену знаков в связях. Карты модулей представлены более сложной и тонкой, чем фоновый климат, структурой (см. рис. 3, 4) и проявляют особенности рельефа. Влиятельность этих предикторов мы связываем с описанными выше особенностями условий влагообеспечения.

Модели, описывающие изменение в пространстве богатства трех таксономических уровней, объединяет сходство факторов среды, которые представляют климат зимнего и весеннего сезонов. Наиболее статистически влиятельные факторы обнаруживают различия моделей: для богатства видов — модуль осадков марта, для родов — квадрат осадков марта, для семейств — квадрат температуры марта.

Модули показателей климата ранее не применяли при анализах пространственных изменений флоры. Несмотря на малые значения модулей, все три изученных таксономических уровня находятся в существенной зависимости от них. Поэтому мы рассматриваем такие модули как специфические региональные климатические показатели, организующие таксономическое богатство в пределах относительно небольшого региона в большей степени, чем фоновые климатические показатели.

Авторы благодарны сотрудникам лаборатории проблем фиторазнообразия и фитоценологии Института экологии Волжского бассейна РАН за помощь в полевых исследованиях.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Qian H., Ricklefs R.E. Taxon richness and climate in angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effect? // *The American Naturalist*. 2004. V. 163. № 5. P. 773–779.
2. Juárez A., Ortega-Baes P., Sühling S. et al. Spatial patterns of dicot diversity in Argentina // *Biodiversity and Conservation*. 2007. V. 16. P. 1669–1677.
3. Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // *Биосфера*. 2011. Т. 3. № 2. С. 190–207.
4. Чиненко С.В., Зверев А.А., Королева Т.М. и др. Градиенты параметров биоразнообразия локальных флор Российской Арктики и Субарктики / Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Мат-лы III Всероссийской научной конф. Екатеринбург, 2018. С. 118–125.
5. Francis A.P., Currie D.J. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms // *The American Naturalist*. 2003. V. 161. № 4. P. 523–536.
6. Hawkins B.A., Rodríguez M.Á., Weller S.G. Global angiosperm family richness revisited: linking ecology and evolution to climate // *J. of Biogeography*. 2011. V. 38. P. 1253–1266.
7. Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V. et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness // *Ecology*. 2003. V. 84. № 12. P. 3105–3117.
8. Hillebrand H. On the generality of the latitudinal diversity gradient // *The American Naturalist*. 2004. V. 163. №. 2. P. 192–211.
9. Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V. et al. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis // *J. of Biogeography*. 2009. V. 36. P. 132–147.
10. Moser D., Dullinger S., Englisch T. et al. Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps // *J. of Biogeography*. 2005. V. 32. P. 1117–1127.
11. Richerson P.J., Lum K.-L. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography // *The American Naturalist*. 1980. V. 116. P. 504–536.
12. Whittaker R.J., Nogués-Bravo D., Araújo M.B. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. V. 16. P. 76–89.
13. 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.
14. Adhikari P., Jeon J.-Y., Kim H.W. et al. Potential impact of climate change on plant invasion in the Republic of Korea // *J. of Ecology and Environment*. 2019. V. 43. P. 36.
15. Shrestha U.B., Shrestha B.B. Climate change amplifies plant invasion hotspots in Nepal // *Diversity and Distributions*. 2019. V. 25. P. 1599–1612.
16. Шмидт В.М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // *Ботан. журн.* 1979. Т. 64. № 2. С. 172–183.
17. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1984. 288 с.
18. Csergő A.M., Salguero-Gómez R., Broennimann O. et al. Less favourable climates constrain demographic strategies in plants // *Ecology Letters*. 2017. V. 20. № 8. P. 969–980.
19. Шарый П.А., Иванова А.В., Шарая Л.С., Костина Н.В. Влияние внутригодового распределения характеристик климата на разнообразие сосудистых растений в Среднем Поволжье // *Экология*. 2019. № 3. С. 163–171. [Shary P.A., Ivanova A.V., Sharaya L.S., Kostina N.V. The influence of the intra-annual distribution of climate characteristics on the diversity of vascu-

- lar plants in the Middle Volga Region // Russ. J. of Ecology. 2019. V. 50. № 3. P. 209–217. <https://doi.org/10.1134/S1067413619010089> <https://doi.org/10.1134/S0367059719010086>
20. Шарая Л.С., Шарый П.А., Иванова А.В. и др. Сравнительное изучение связей богатства видов, родов и семейств сосудистых растений от климата и рельефа в Среднем Поволжье // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2021. Т. 30. № 3. С. 47–51.
 21. Шарый П.А., Шарая Л.С., Иванова А.В. и др. Зависимость состава спектров жизненных форм сосудистых растений от факторов среды в Среднем Поволжье // Изв. Самарского научного центра РАН. 2019. Т. 21. № 2. С. 26–34.
 22. Шарый П.А., Шарая Л.С., Иванова А.В. и др. Сравнительный анализ видового богатства жизненных форм сосудистых растений в Среднем Поволжье // Сибирский экологич. журн. 2019. № 4. С. 383–396. [Shary P.A., Ivanova A.V., Sharaya L.S. et al. Comparative analysis of the species richness of life forms of vascular plants in the Middle Volga // Contemporary Problems of Ecology. 2019. V. 12. № 4. P. 310–320. <https://doi.org/10.1134/S1995425519040103> <https://doi.org/10.15372/SEJ20190402>
 23. Sharaya L.S., Shary P.A., Ivanova A.V. et al. Changes in species richness of vascular plants under climate and solar radiation in the Middle Volga River region (Russia) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2020. V. 607. P. 012010.
 24. 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.
 25. Sharaya L.S., Ivanova A.V., Aristova M.A. et al. Dependence of diversity of floras on climate in the Middle Volga region // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2021. V. 818. P. 012047.
 26. Саксонов С.В., Савенко О.В., Иванова А.В., Конева Н.В. Флора Сусканского заказника в Самарской области (Низменное Заволжье, Мелекесско-Ставропольский флористический район) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2007. № 2. С. 125–156.
 27. Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. и др. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2015. Т. 9. № 1. С. 32–101.
 28. POWO: Plants of the World Online. 2022. <http://plantsoftheworldonline.org> (Дата обращения: 15.01.2022).
 29. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International J. of Climatology. 2005. V. 25. № 15. P. 1965–1978.
 30. 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.
 31. 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. [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. № 11. P. 1076–1087. <https://doi.org/10.1134/S1064229313090044> <https://doi.org/10.7868/S0032180X13090104>
 32. Montgomery D.C., Peck E.A. Introduction to linear regression analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982. 504 p.
 33. Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. V. 135. № 2-3. P. 147–186.
 34. Beckage B., Osborne B., Gavin D.G. et al. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont // Proceedings of the National Academy of Sciences (USA). 2008. V. 105. № 11. P. 4197–4202.
 35. Хитун О.В., Чиненко С.В., Зверев А.А. и др. Градиенты таксономического разнообразия локальных флор Российской Арктики // Экология и география растений и растительных сообществ: Мат-лы IV Междун. научн. конф. Екатеринбург: ИЭВБ РАН, 2018. С. 1001–1006.

ЗА 50 ЛЕТ ЗАРАСТАНИЯ ОТВАЛА ЗОЛЫ СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ФОСФОРА ИЗМЕНИЛОСЬ В ЭМБРИОЗЕМЕ, НО НЕ ИЗМЕНИЛОСЬ В РАСТЕНИЯХ

© 2023 г. А. А. Бетехтина^а*, О. А. Некрасова^а, А. П. Учаев^а, П. С. Некрашевич^а, А. В. Малахеева^а, Т. А. Радченко^а, Д. И. Дубровин^а, Т. А. Петрова^а, Д. В. Веселкин^б

^аУральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Россия 620083 Екатеринбург, просп. Мира, 19

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

*e-mail: A.A.Betekhtina@urfu.ru

Поступила в редакцию 13.12.2022 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 17.03.2023 г.

Исследовали изменение содержания азота (N) и фосфора (P) в зольном субстрате и листьях растений в ходе первичной сукцессии зарастания разновозрастных отвалов золы. Работы проведены на молодом (длительность зарастания 5–8 лет) и старом (длительность зарастания 53–56 лет; два участка – с луговой и лесной растительностью) золоотвалах одной тепловой электростанции на Среднем Урале. В формирующейся почве и листьях модельных растений на каждом отвале определили содержание N и P. В молодых почвах установлена предсказуемая и объяснимая сукцессионная динамика N и P: за 53–56 лет содержание N возросло в 2.4–7.1 раза, а содержание P снизилось в 1.1–2.1 раза. В листьях растений содержание N и P на разных этапах зарастания было фактически константным: N – 1.6–2.1%, P – 2.2–2.9 мг/г. В целом установлено, что и в сукцессионно молодых местообитаниях, и в более продвинутых, с формирующейся лесной растительностью на фоне кратного увеличения содержания N в почве содержание N в растениях остается низким. С большой вероятностью на обоих отвалах доступность азота является ограничивающим развитие растений фактором. Об этом свидетельствуют результаты анализа соотношения N/P в листьях и сравнения нашего массива значений N в листьях с глобальными содержаниями N у этих же видов. Таким образом, результаты, полученные в отношении сукцессионной динамики содержания азота и фосфора в почвах и растениях разновозрастных отвалов, оказались неожиданно мало согласованными между собой.

Ключевые слова: первичная сукцессия, золоотвал, зольный субстрат, первичное почвообразование, содержание азота и фосфора в листьях, соотношение N/P, TRY Plant Trait Database

DOI: 10.31857/S0367059723040042, **EDN:** RQCRXX

Азот (N) и фосфор (P) – основные элементы минерального питания растений, доступность которых определяет продуктивность и структуру их сообществ [1, 2]. Содержание элементов в биомассе растения определяется стехиометрическими потребностями растений [3, 4]. Однако в глобальном и региональном масштабах содержание N в листьях положительно связано с доступностью N в почве [5, 6].

Для изучения связи между содержанием N и P в почвах и растениях используют эксперименты с внесением удобрений [7, 8] или наблюдения в разных градиентах: увлажнения [9], опустынивания [10], лесовосстановления [11]. В большинстве природных и экспериментальных ситуаций экстремально низкие содержания N и P в субстратах не моделируются, но чрезвычайно низкие содер-

жания N и P в почвах удается наблюдать при исследовании первичных сукцессий [12]. В ходе первичных сукцессий часто регистрируется накопление органического вещества и N с нулевых или околонулевых отметок при постепенном снижении pH субстрата и доступности P [13–16].

На бедных азотом субстратах его недостаток лимитирует развитие растений [17]. Однако даже при низкой доступности N и высокой доступности P сукцессия может протекать быстро, а N быстро накапливаться микроорганизмами и растениями [18]. Пионерные растения начальных этапов зарастания бедных азотом песчаных дюн, вулканогенных отложений и хвостохранилищ хорошо адаптированы к дефициту N [19, 20] и способны получать его или в результате симбиотиче-

ской азотфиксации, или за счет быстрого поглощения следов N из субстрата [21].

В умеренной зоне по мере продвижения сукцессий N накапливается в почве преимущественно в органической форме, в которой он становится доступным прежде всего для растений с экто- и эрикоидной микоризой [22]. Экосистемы с доминированием растений с такой микоризой также считаются лимитированными азотом [23]. Другими словами, недостаток азота – важный фактор состояния сообществ растений не только на начальных, но и на близких к заключительным стадиях сукцессий. Поэтому сложно судить о степени дефицита N в экосистеме только по его содержанию в почве, и для определения степени доступности N предложено использовать его содержание или соотношение N/P в листьях [24, 25].

Прямые наблюдения раннесукцессионных изменений молодых почв и растительности затруднены в связи с их большой длительностью. Один из методов изучения таких процессов – реконструкция сукцессии по последовательности разновозрастных объектов, из которых удобны отвалы золы. Зола – относительно однородный субстрат, практически не содержащий N, как правило, имеющий щелочную реакцию и разное содержание подвижных форм P [26, 27]. На Среднем Урале два разновозрастных золоотвала Верхнетагильской государственной электростанции – старый, давно сформированный, и молодой, сформированный недавно, – спонтанно заросли растительностью разной сукцессионной продвинуто-сти. Субстрат на этих отвалах, на котором формируется молодая почва, имеет следы N и щелочную реакцию среды. Различия между отвалами наблюдаются по содержанию подвижных фосфатов (P_2O_5), которых в субстрате молодого отвала относительно много (41.0 мг/100 г), а в старом относительно мало (23.5 мг/100 г). По мере увеличения возраста почв на техногенных и вулканогенных субстратах, схожих по свойствам с золой, содержание подвижных фосфатов, как правило, снижается [16, 19].

Нас интересовало, можно ли на основании содержания N и P в растениях сукцессионно молодых местообитаний установить ведущий фактор состояния растений. Цель работы: исследовать содержание азота и фосфора в формирующихся почвах и листьях растений в ходе первичной сукцессии зарастания 5–56-летних отвалов золы. Мы предполагаем, что изменение содержания азота и фосфора в почве по мере сукцессионных изменений соответствующим образом отражается на количестве этих элементов в растениях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район. Работы проведены на Среднем Урале (Россия, Свердловская обл., г. Верхний Тагил) в

пределах Белоярского южно-таежного ботанико-географического округа Свердловской области. Мезорельеф района холмисто-увалистый с преобладанием высот 300–350 м над ур. м. Климат умеренно континентальный с продолжительной (5–6 мес.) холодной зимой и коротким (около 3 мес.) теплым летом. Среднегодовая температура +1.7...+2.4°C, среднегодовое количество осадков 510–580 мм. Район типично лесной, с южно-таежными основными с лиственницей, сосново-еловыми и вторичными березовыми и смешанными лесами.

Местообитания и пробные площади. Работы проведены на двух разновозрастных отвалах золы (золоотвалах) Верхнетагильской государственной районной электростанции. Молодой золоотвал (57°40' с.ш., 59°90' в.д.) состоит из летучей золы бурых углей Экибастузского месторождения (Казахстан) и занимает площадь 358 га. Зарастание разных участков началось в 2014–2017 гг. На момент проведения полевого этапа работы (2020–2021 гг.) зарастание исследованных участков длилось 5–8 лет. Старый золоотвал (57°20' с.ш., 59°56' в.д.) состоит из летучей золы бурых углей Челябинского и Богословского месторождений (Урал, Россия) и занимает площадь 125 га. Зарастание разных участков началось в 1965–1968 гг. Ко времени наших исследований после начала зарастания прошло 53–56 лет и на отвале представлены разные сообщества. На каждом золоотвале существуют рекультивированные и нереккультивированные участки. Для исследования выбраны только нереккультивированные участки, на которых растительность развивалась спонтанно. Размер пробной площади 10 × 10 м в луговых местообитаниях, 20 × 20 м – в лесных.

На молодом золоотвале две пробные площади были расположены по одной на двух участках. Участок I расположен относительно близко к локальному понижению, заполненному водой; это простая растительная группировка однолетних и многолетних растений с преобладанием *Oxybasis glauca*, *Rorippa* sp., *Artemisia vulgaris*, *A. absinthium*, *Epilobium* sp., *Alopecurus aequalis*, *Persicaria maculosa*, *Ranunculus sceleratus*, *Calamagrostis epigejos*, *Tripleurospermum inodorum*, *Puccinellia distans*, *Salix* sp. и др.; среднее проективное покрытие надземных частей растений 0–5%. Участок II расположен относительно дальше от уреза воды, и растительность на нем представлена сложной группировкой многолетних растений: *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Tussilago farfara*, *Trifolium pratense*, *Puccinellia distans*, *Tripleurospermum inodorum*, *Agrostis gigantea*, *Bidens tripartita*, *Rorippa* sp., *Trifolium hybridum*, *Epilobium palustre*, *Juncus* sp. и др.; среднее проективное покрытие надземных частей растений 5–10%.

На старом золоотвале также две пробные площади были расположены по одной на двух участках — луговом и лесном. Луг — разнотравно-злаковое сообщество с доминированием *Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *Silene nutans*, *Achillea millefolium*, *Epilobium angustifolium*, *Erigeron acris*, *Plantago media* — всего 34 вида; среднее проективное покрытие надземных частей растений 50%. Лиственный лес — лесное сообщество с деревьями *Betula pendula*, *B. pubescens* и *Populus tremula* возрастом 35–40 лет и высотой 8–14 м; в напочвенном покрове всего зарегистрировано 26 видов, из которых доминируют *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Poa pratensis*, *Ranunculus auricomus*, *Trifolium repens*, встречаются *Neottia ovata*, *Platanthera bifolia*; среднее покрытие крон 60–70%; среднее проективное покрытие надземных частей растений травяно-кустарничкового яруса 20–25%. Названия видов растений даны по [28].

Отбор и химический анализ образцов формирующихся почв. На каждой пробной площади в конце июня—начале июля 2020–2021 гг. описаны по 3 почвенных разреза. Образцы для аналитических исследований из верхней толщи золоотвалов отбирали подробно, послойно, с учетом видимых границ формирующихся почвенных горизонтов и подготавливали к анализу общепринятыми методами. Для установления физико-химических характеристик верхнего слоя зольного субстрата толщиной 10 см рассчитывали средневзвешенные значения показателей, учитывающие мощности слагающих этот слой горизонтов. Значения pH определяли с помощью потенциометра Анион 4100; содержание подвижного фосфора (P_2O_5) — по Чирикову спектрофотометрически (с использованием спектрофотометра UV Probe-1650) [29, 30]; содержание общего азота — методом мокрого сжигания по Кьельдалю (с использованием Heating Digestor DK 20 Velp и Distillation Unit UDK 12 Velp) и титриметрическим окончанием.

Отбор и химический анализ образцов растений. На каждой пробной площади в конце июня—начале июля 2020–2021 гг. собрали листья растений, имеющих наибольшее проективное покрытие надземных частей. Для анализа брали все перечисленные выше виды. Зрелые и неповрежденные листья отбирали только от взрослых особей, перед анализом листья не мыли. Из всех образцов каждого вида растения на каждой пробной площади были сформированы 2–3 пробы массой по 10 г листьев в свежем состоянии. Пробы сушили 48 ч при 70°C, затем тонко измельчали. Содержание N в растительном материале определяли в трехкратной повторности тем же методом, что и в образцах золы. Содержание общего фосфора измеряли спектрофотометрически после мокрого сжигания по Кьельдалю. Всего проанализировано 24 вида растений с молодого отвала, 8 — с луго-

вого участка старого отвала, 10 — с лесного участка старого отвала.

Данные из TRY Plant Trait Database. Опубликованные оценки содержания N и P в сухой массе листа получили из глобальной базы данных TRY Plant Trait Database [31]. Запрос формировали на сайте базы данных по искомым признакам (leaf nitrogen (N) content per leaf dry mass, TraitID — 14; leaf phosphorus (P) content per leaf dry mass, TraitID — 15). Оценки для содержания N получили для 31 вида исследованных нами растений (от 1 до 462 измерений у каждого вида), для P — для 18 видов растений (от 1 до 182 измерений у каждого вида). Полученные фрагменты электронных баз данных проверили на наличие ошибок и выбросов. Выбросом считали максимальное или минимальное значение, более чем в 2 раза отличающееся от ближайшего значения параметра. После исключения немногочисленных выбросов рассчитали средние значения признаков для каждого вида растения.

Функциональные группы растений формировали на основании учета способа их почвенного питания: 1) немикоризные; 2) с арбускулярными микоризами; 3) с азотфиксирующим симбиозом; 4) эктомикоризные; 5) с арбутоидными микоризами; 6) с микоризами орхидных. Во многих случаях способ почвенного питания, свойственный виду растения, устанавливали, не проводя эмпирического исследования, на основе сведений из опубликованных сводок [32, 33] и предыдущих наших данных [34, 35]. При вероятности как немикоризного, так и арбускулярно микоризного статуса растения собирали образцы его тонких корней, фиксировали их в 70%-ном этиловом спирте и микроскопически ($\times 200$ – 400) регистрировали гифы, арбускулы и везикулы на давленных препаратах после мацерации в КОН на водяной бане и окрашивания корней анилиновым синим. Решение об отнесении вида к арбускулярно микоризным принимали при нахождении в корнях либо везикул, либо арбускул. При их отсутствии вид в данном исследовании считали немикоризным.

Статистический анализ. При сравнении данных использовали одновыборочный t -критерий, t -критерий для связанных совокупностей, коэффициент корреляции Пирсона, однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Единицей наблюдения в статистическом анализе было значение признака у вида на пробной площади ($n = 43$). При некоторых сравнениях использовали дополнительные критерии формирования выборок, и число наблюдений было меньше. Чтобы определить оптимальный способ группировки эмпирических данных, использовали скорректированный информационный критерий Акаике (CAIC). Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007): SE — стан-

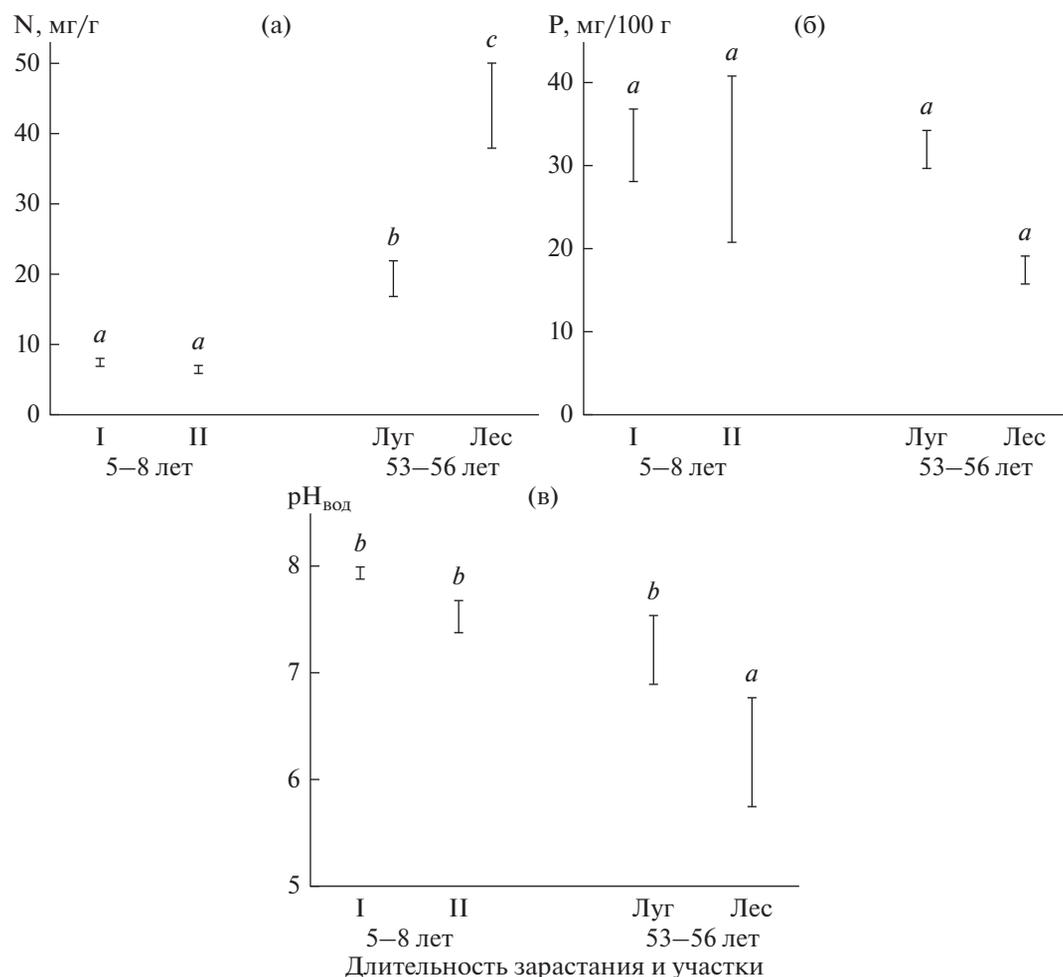


Рис. 1. Содержание N (а), P (б) и $pH_{\text{вод}}$ (в) в верхнем 10-см слое почвы на двух отвалах, различающихся длительностью зарастания. На каждом отвале оценки показаны для двух участков, абсолютный размах – для трех значений на каждом участке. Одинаковыми буквенными индексами обозначены гомогенные ($P < 0.05$) по критерию Тьюки совокупности.

дартная ошибка; SD – стандартное отклонение; 95CI – 95%-ный доверительный интервал.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав золы. Самозарастание золоотвалов сопряжено с процессами почвообразования и формированием на поверхности золы молодых почв – эмбриоземов [36, 37]. За 53–56 лет, прошедших после окончания формирования отвала, химические свойства верхних 10 см субстрата заметно изменились: концентрация N в субстрате возросла в 2.4–7.1 раза, а концентрация P снизилась в 1.1–2.1 раза. Значения pH за это время уменьшились на 0.2–2.0 ед. Все изменения статистически значимы. В однофакторном ANOVA с вариантом “участок” (отдельно рассматривали все 4 участка: I и II – на молодом отвале, “луг” и “лес” – на старом) получены следующие оценки значимости: для N – $F_{(3;8)} = 84.57$, $P < 0.0001$; для P – $F_{(3;8)} =$

$= 4.55$, $P = 0.0384$; для pH – $F_{(3;8)} = 16.01$, $P = 0.0010$. При визуальном анализе (рис. 1) изменчивости средних значений химических свойств субстрата и на основании результатов попарных сравнений с помощью критерия Тьюки видно, что на молодом отвале на обоих участках (т.е. на участках I и II) концентрации N и P, а также значения pH были близки. На длительно зарастающем отвале содержание N и pH почвы между участками “луг” и “лес” различались.

Чтобы определить оптимальный способ группировки участков для лучшего объяснения изменчивости химических свойств почвы, использовали критерий SAIC. Сравнили четыре способа группировки участков: 1) два отвала (молодой отвал, т.е. объединение участков I + II, и старый отвал, т.е. объединение участков “луг” + “лес”); 2) 4 группы – все 4 участка отдельно: I, II, “луг”, “лес”; 3) 3 группы – молодой отвал (I + II), отдельно участки “луг” и “лес”; 4) 2 группы – группа “безлесные

Таблица 1. Значения критерия *САИС* для разных способов группировки участков при объяснении изменчивости химических свойств почвы на двух отвалах

Способ группировки участков	Концентрация N	Концентрация P	pH
1) 2 отвала: (I + II) – (“луг” + “лес”)	98.15	91.86	25.24
2) 4 группы: I – II – “луг” – “лес”	78.75	93.29	22.04
3) 3 группы: (I + II) – “луг” – “лес”	73.91	88.26	20.40
4) 2 группы: (I + II + “луг”) – “лес”	85.87	83.07	20.32

местообитания” (I + II + “луг”), отдельно участок “лес”. Наименьшие значения *САИС* наблюдались для двух последних способов группировки (табл. 1). Из двух оптимальных вариантов группировки выбрали способ, при котором растения, росшие на двух участках молодого отвала, рассматривали как одну совокупность, а растения с лугового и лесного участков на старом отвале – как разные совокупности. Такое подразделение трактовали как подразделение на этапы сукцессии зарастания отвала: на молодом отвале представлен ранний этап сукцессии – растительные группировки; на старом – относительно менее сукцессионно продвинутое луговое сообщество и относительно более сукцессионно продвинутое лесное.

Содержание N и P в растениях: сопоставление собственных и опубликованных данных. Так как некоторые виды растений были изучены более чем на одном отвале, общее число сопоставляемых пар оценок составило 33. Абсолютные размахи содержания N, установленные нами и извлеченные из TRY Plant Trait Database, близки, но не совпадали полностью. Коэффициент корреляции между двумя массивами оценок составил $r = 0.68$, $P < 0.0001$. Абсолютный размах в массиве наших из-

мерений составил 0.6–3.4%, в опубликованном – 1.4–4.7% (рис. 2а). В среднем на изученных отвалах содержание N в листьях было на 0.6% меньше, чем в TRY Plant Trait Database ($t = 5.65$; $dF = 32$; $P < 0.0001$; t -критерий использовали для связанных совокупностей). Установленные нами и опубликованные данные о содержании N совпадали только в узкой области низких концентраций. Большая часть наблюдавшихся значений содержания N была значимо ниже оценок, опубликованных для этих видов растений.

Общее число сопоставляемых пар оценок для P составило 25, коэффициент корреляции между массивами $r = 0.64$, $P = 0.0006$ (рис. 2б). Абсолютные размахи содержания P, установленных нами (1.0–4.3 мг/г) и извлеченных из TRY Plant Trait Database (1.1–3.5 мг/г), фактически совпадали. Средние содержания P в двух массивах также не различались ($t = 1.31$; $dF = 24$; $P = 0.2022$). Установленные нами и опубликованные значения совпадали во всем диапазоне наблюдавшихся уровней P.

Содержание N и P в листьях растений в зависимости от этапа сукцессии. Различия средних значений содержания N и P в листьях растений на

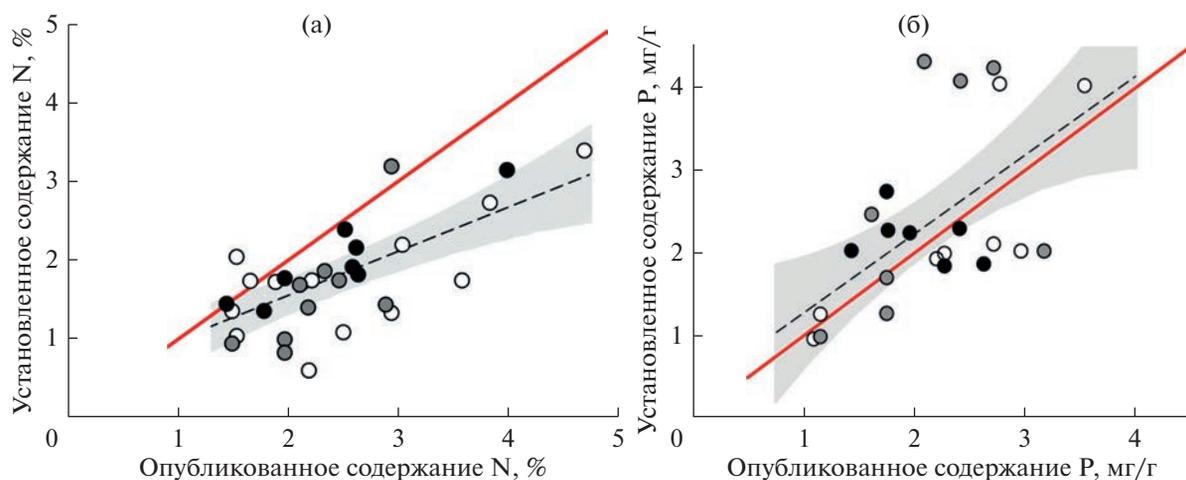


Рис. 2. Зависимость между опубликованными (TRY Plant Trait Database) и наблюдавшимися в нашей работе содержаниями N (а; $n = 33$) и P (б; $n = 25$) в листьях растений; незалитые точки – растения с молодого отвала, серые – с луга, черные – из леса. Красная сплошная линия – прямая с наклоном +1, черная штриховая линия – аппроксимация эмпирической зависимости, для которой серой заливкой показана область 95%-ного доверительного интервала.

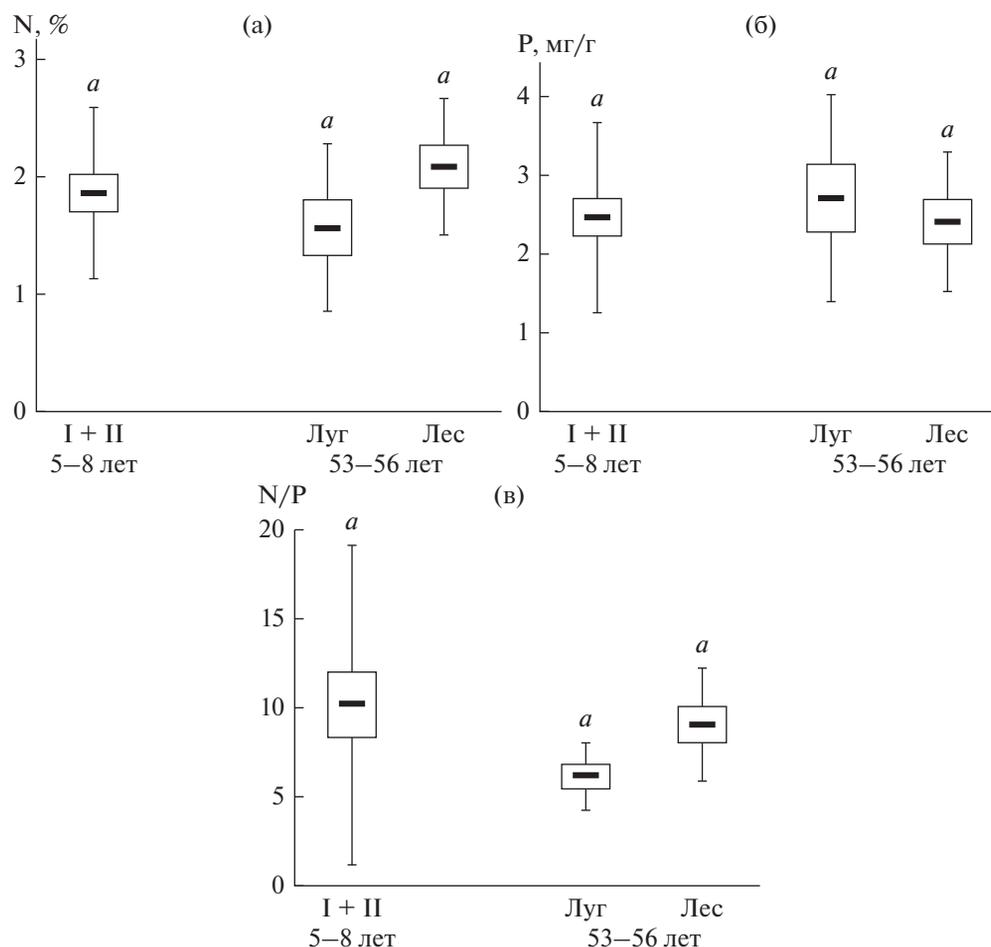


Рис. 3. Содержание азота (а), фосфора (б) и соотношение N/P (в) в листьях растений на молодом отвале и двух участках длительно зарастающего отвала. Центральная тенденция – среднее; “ящик” – \pm SE; линии – \pm SD. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные ($P < 0.05$) по критерию Тьюки совокупности.

разных этапах зарастания отвалов установить не удалось. Диапазон варьирования содержания N во всех пробах составил 1.6–2.5% (95CI; рис. 3а): на молодом отвале – 1.6–2.1%, на луговом участке старого отвала – 1.0–2.1%, на лесном участке – 1.7–2.5% (в однофакторном ANOVA $F_{(2;40)} = 1.41$, $P = 0.2570$). Диапазон варьирования содержания P во всех пробах составил 1.7–3.1 мг/г (95CI; рис. 3б): на молодом отвале – 2.0–3.0 мг/г, на луговом участке старого отвала – 1.7–3.7 мг/г, на лесном – 1.8–3.1 мг/г (в однофакторном ANOVA $F_{(2;40)} = 0.19$, $P = 0.8279$).

Известно, что содержание азота специфично у растений разных функциональных групп [38]. Поэтому мы проверили, не различалось ли содержание N и P в зависимости от этапа зарастания золы в какой-либо относительно гомогенной группе растений. Для этого выбрали многочисленную и представленную во всех местообитаниях группу видов с арбускулярными микоризами. Всего проанализировали 26 таких растений. В зависимо-

сти от этапа сукцессии они также не различались по содержанию N ($F_{(2;23)} = 0.14$, $P = 0.8672$) и P ($F_{(2;23)} = 0.14$, $P = 0.8685$). Содержание составило (95CI): N – 1.3–1.9%, P – 2.1–3.0 мг/г.

Содержание N и P в растениях разных функциональных групп. При анализе особенностей элементного состава листьев растений разных функциональных групп приуроченность к местообитаниям не учитывали. Растения различались по содержанию N ($F_{(5;37)} = 4.81$, $P = 0.0017$), но не различались по содержанию P ($F_{(5;37)} = 0.88$, $P = 0.5043$). Наименьшее содержание N было у растений с арбускулярными (0.8–2.0%; 95CI) и арбускулярными (1.3–1.9%) микоризами, наибольшее – у бобовых растений с азотфиксирующим симбиозом (2.6–3.3%). Немикоризные растения и растения с эктомикоризами занимали промежуточное положение.

Соотношение N/P. Между концентрациями N и P в листьях отмечена положительная связь, описываемая коэффициентом корреляции $r = 0.45$, $P = 0.0022$. Соотношение N/P варьировало в диапа-

зоне 7–11 (95СІ для 43 измерений) и не изменялось в зависимости от этапа сукцессии (рис. 3в; $F_{(2;40)} = 1.05$, $P = 0.3591$). Также соотношение N/P не изменялось у растений разных функциональных групп ($F_{(5;37)} = 1.38$, $P = 0.2548$). Только у бобовых это соотношение составило 12–23 (95СІ), а у всех остальных растений 6–10. Таким образом, в листьях бобовых для наблюдающегося уровня содержания P относительно много N.

С помощью одновыборочного t -критерия сравнили средние значения N/P в листьях растений на разных этапах зарастания отвала с константами 14 и 10 [24, 25]. Средние значения N/P в листьях ниже константы 14 во всех изученных сообществах на уровнях значимости $P = 0.0001$ – 0.0489 , а ниже константы 10 (на уровне значимости $P = 0.0003$) только в луговом сообществе старого отвала.

ОБСУЖДЕНИЕ

На начальных этапах зарастания зольный субстрат характеризовался низким содержанием N, высоким – подвижных фосфатов и щелочными условиями. При этом зафиксированное нами содержание N в формирующейся почве 5–8-летнего отвала оказалось выше, чем ранее опубликованные оценки содержания N в золе в момент начала почвообразования [26]. Это может объясняться накоплением N в почве вследствие жизнедеятельности азотфиксирующих организмов.

Установленное направление сукцессионной трансформации химических свойств субстрата за 53–56 лет в целом ожидаемо: кратный рост содержания N, снижение pH и содержания P. Эти преобразования соответствуют универсальной модели почвообразования [39]. Выраженность изменений свойств субстрата сопряжена не с абсолютным временем, прошедшим с момента формирования биотопа, а с уровнем сукцессионной продвинутоści формирующегося на золоотвале сообщества. Под лесом трансформация зольного субстрата выражена сильнее, чем под лугом.

Увеличение содержания N под лесом можно связать с интенсивным накоплением органического вещества в подстилке и корнеобитаемом слое вследствие большого объема листового и корневого опада. Например, считается, что *Populus tremula*, доля которой в древостое лесного участка составляет 30%, оказывает на почвы улучшающее влияние, хотя экспериментальные свидетельства и подтверждают [40], и не подтверждают [41] этот тезис. Тонкие корни лесных растений по сравнению с корнями растений, растущих на лугах, обогащены N [42, 43]. Опад тонких корней может представлять важный путь накопления стабильного органического вещества почвы и азота в нем [44, 45]. Также в лесных почвах может

быть низкой скорость минерализации N [46, 47], что может приводить к его накоплению.

Снижение содержания подвижных фосфатов в эмбриоземах в ходе первичных сукцессий отмечается как на техногенных субстратах [48], так в поствулканогенных почвах [49, 50]. Как правило, уменьшение содержания подвижных фосфатов связывают с подкислением почв, переходом P в органические соединения, химическим связыванием с Al и Fe в кислых и Ca и Mg в щелочных условиях [50, 51]. Также ожидаемо и объяснимо подкисление почвы в ходе сукцессии, так как при разложении растительного опада образуются органические кислоты [52, 53]. Подкисление субстрата может быть связано и с формированием системы гумусовых кислот [54].

Средние количества N в листьях в отличие от почвы не зависели от сукцессионного этапа развития сообществ. Следовательно, в отношении азота наше основное предположение не подтвердилось, поскольку его содержание в листьях не было связано с уровнем N в почвах. В сравнениях иного масштаба показано [5, 6], что содержание N в листьях положительно связано с доступностью N в почве. В градиенте экологического масштаба на примере зарастания песчаных дюн достоверного возрастания уровня N в листьях при его увеличении в почве не показано [20]. Близость концентраций N в листьях растений разновозрастных отвалов можно объяснить по-разному. У растений начальных этапов сукцессии, вероятно, существуют какие-то приспособления для быстрого поглощения N, поступающего из осадков от свободноживущих [21, 55] или симбиотических азотфиксаторов. Например, в нашем случае большинство бобовых были выражено приурочены к сообществам молодого отвала: на нем бобовые составляли 23% от общего числа видов по сравнению с 4% видов от общего числа видов на поздних этапах зарастания. Отсутствие обогащения N растений при его накоплении в почве под лесом обусловлено, вероятно, возрастанием напряженности конкуренции между растениями или накоплением N в органической форме, в которой он доступен преимущественно для растений со специализированными эрикоидной и эктомикоризой [22].

Содержание P в растениях также было не связано с его уровнем в почвах. Это можно объяснить тем, что на изученных золоотвалах P не является ограничивающим фактором и, несмотря на снижение содержания в почве по ходу сукцессии, его достаточно для роста растений. Об этом же свидетельствует совпадение наших оценок с оценками из глобальной базы TRY Plant Trait Database.

Критерием доступности N и P в почве является соотношение N/P в растениях [24, 25]. Обзор 40

исследований по внесению удобрений показал, что соотношение $N/P > 16$ указывает на ограничение развития растительных сообществ доступностью фосфора, а соотношение $N/P < 14$ – на ограничение доступностью азота [24]. В работе [25] соответствующими порогами рекомендовано считать $N/P > 20$ и $N/P < 10$. При ориентире на константу $N/P = 14$ все изученные сообщества лимитированы низкой доступностью азота. При константе $N/P = 10$ только сообщество луга лимитировано N. Мы склонны считать, что ограничение доступностью азота наблюдается на всех изученных участках.

Растения с разными способами почвенного питания имеют доступ к разным источникам N и P [46], что может влиять на содержание и соотношение этих элементов. Как правило, виды с азотфиксирующим симбиозом имеют высокое содержание N в листьях [56] и корнях [43], а растения с экто- и эрикоидной микоризой обычно содержат меньше N в сравнении с растениями с арбускулярной микоризой [38]. Наши данные подтверждают эти закономерности только частично – только в отношении N и N/P у бобовых с ризобийным симбиозом. В настоящей работе с помощью привлечения сведений о способах почвенного питания растений не удалось улучшить понимание закономерностей аккумуляции N и P в листьях на разновозрастных отвалах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные в отношении сукцессионной динамики содержания азота и фосфора в зольном субстрате и растениях разновозрастных отвалов, оказались неожиданно мало согласованными между собой. В формирующихся почвах установлена предсказуемая и объяснимая сукцессионная динамика N и P. В растениях содержания N и P на разных этапах зарастания фактически константны, хотя видовой состав и структура сообществ за 50 лет сильно изменились. И в сукцессионно молодых местообитаниях, и в более продвинутых, с формирующейся лесной растительностью на фоне кратного увеличения содержания N в почве в растениях оно остается низким. Можно утверждать, что доступность азота – это фактор, ограничивающий развитие растений и их сообществ, что подтверждают результаты анализа значений соотношения N/P в листьях и сравнения нашего массива значений N в листьях с глобальным средним содержанием N у этих же видов. В целом результаты свидетельствуют об актуальности специального анализа экологических и физиологических механизмов перераспределения азота между видами растений и компонентами биомассы в сообществах, в частности механизмов, с помощью которых обеспечивается снабжение азотом раннесукцессионных расте-

ний. По-видимому, раннесукцессионные виды способны накапливать азот в листьях за счет разнообразных механизмов, один из наиболее вероятных – быстрое поглощение азота от свободноживущих азотфиксаторов, активная деятельность которых обеспечивается корневыми выделениями растений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках Программы развития Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина в соответствии с программой стратегического академического лидерства “Приоритет-2030”; геоботанические исследования и анализ растений проводились в рамках государственного задания (тема № FEUZ-2023-0023).

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Elser J.J., Bracken M.E.S., Cleland E.E.* et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems // *Ecol Lett.* 2007. V. 10. № 12. P. 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
2. *Bui E.N., Henderson B.L.* C : N : P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors // *Plant and Soil.* 2013. V. 373. P. 553–568. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1823-9>
3. *Chapin F.S. III, Vitousek P.M., Van Cleve K.* The nature of nutrient limitation in plant communities // *American Naturalist.* 1986. V. 127. P. 48–58.
4. *Aerts R., Chapin F.S.* The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns // *Adv. Ecol. Res.* 2000. V. 30. P. 1–67. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60016-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60016-1)
5. *Wang G.* Leaf trait co-variation, response and effect in a chronosequence // *J. Vegetation Sci.* 2007. V. 18. № 4. P. 563–570. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02570.x>
6. *He M., Dijkstra F.A., Zhang K.* Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability // *Scientific Reports.* 2014. V. 4. P. 1–7.
7. *Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C.* et al. Biomass production, N : P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community // *J. Vegetation Sci.* 2005. V. 16. P. 399–406. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02379.x>
8. *von Oheimb G., Power S.A., Falk K.* et al. N : P Ratio and the nature of nutrient limitation in *Calluna*-dominated heathlands // *Ecosystems.* 2010. V. 13. P. 317–327. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9320-y>
9. *Liu B., Han F., Ning P.* et al. Root traits and soil nutrient and carbon availability drive soil microbial diversity and composition in a northern temperate forest // *Plant and Soil.* 2022. V. 479. P. 281–299. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05516-z>

10. *Ning Z., Zhao X., Yulin L.* et al. Plant community C : N : P stoichiometry is mediated by soil nutrients and plant functional groups during grassland desertification // *Ecol Eng.* 2021. V. 162. № 1. P. 106–179. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106179>
11. *Yan T., Lu X.-T., Zhu J.-J.* et al. Changes in nitrogen and phosphorus cycling suggest a transition to phosphorus limitation with the stand development of larch plantations // *Plant and Soil.* 2018. V. 422. P. 385–396. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3473-9>
12. *Peltzer D.A., Wardle D.A., Allison V.J.* et al. Understanding ecosystem retrogression // *Ecol. Monogr.* 2010. V. 80. № 4. P. 509–529. <https://doi.org/10.1890/09-1552.1>
13. *Махонина Г.И.* Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. 355 с.
14. *Vitousek P.M.* Nutrient cycling and limitation: Hawaii as a model system. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 2004. 232 p.
15. *Laliberte E., Turner B. L., Costes T.* et al. Experimental assessment of nutrient limitation along a 2-million year dune chronosequence in the south-western Australia biodiversity hotspot // *J. Ecol.* 2012. V. 100. P. 631–642. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01962.x>
16. *Coomes D.A., Bentley W.A., Tanentzap A.J.* et al. Soil drainage and phosphorus depletion contribute to retrogressive succession along a New Zealand chronosequence // *Plant Soil.* 2013. V. 367. P. 77–91. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1649-5>
17. *Olde Venterink H., Gusewell S.* Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation // *Funct Ecol.* 2010. V. 24. P. 877–886. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01692.x>
18. *Darcy J.L., Schmidt S.K., Knelman J.E.* Phosphorus, not nitrogen, limits plants and microbial primary producers following glacial retreat // *Science Advances.* 2018. V. 4. № 5. P. 1–7. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaq0942>
19. *Satti P., Mazzarino M.J., Roselli L.* Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina // *Geoderma.* 2007. V. 139. P. 229–240.
20. *Hayes P.E., Turner B.L., Lambers H.* et al. Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence // *J. Ecol.* 2014. V. 102. P. 396–410. <https://doi.org/10.13140/2.1.5050.4968>
21. *Zhong H., Zhou J., Wong W.-S.* et al. Exceptional nitrogen-resorption efficiency enables *Maireana* species (Chenopodiaceae) to function as pioneers at a mine- restoration site // *Sci. Tot. Environ.* 2021. V. 779. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146420>
22. *Read D.J., Perez-Moreno J.* Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? // *New Phytol.* 2003. V. 157. P. 475–492. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x>
23. *Dickie I.A., Martinez-Garcia Laura B., Koele N.* et al. Mycorrhizal and mycorrhizal fungal communities throughout ecosystem development // *Plant Soil.* 2013. V. 367. P. 11–39. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1609-0>
24. *Koerselman W., Meuleman A.F.M.* The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation // *J. Appl Ecol.* 1996. V. 33. № 6. P. 1441–1450. <http://www.jstor.org/stable/2404783>
25. *Güsewell S.* N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance // *New Phytol.* 2004. V. 164. P. 243–266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x>
26. *Пасынкова М.В.* Зола как субстрат для выращивания растений // *Растения и промышленная среда.* Свердловск: УрГУ, 1974. С. 29–44.
27. *Gajic G., Djurdjevic L., Kostic O.* et al. Ecological potential of plants for phytoremediation and ecorestoration of Fly Ash Deposits and Mine Wastes // *Fron. Environ.* 2018. V. 6. 124 p. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00124>
28. The Plant List [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 21.11.2022).
29. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 478 с.
30. Теория и практика химического анализа почв. Под ред. Воробьева Л.А. Новосибирск: Изд-во “ГЕОС”, 2006. 400 с.
31. *Kattge J., Boenisch G., Diaz S.* et al. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access // *Global Change Biology.* 2020. № 26. P. 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
32. *Wang B., Qiu Y.L.* Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza.* 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.
33. *Akhmetzhanova, A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G.* et al. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // *Ecology.* 2012. V. 93. № 3. P. 689–690. <https://doi.org/10.1890/11-1749.1>
34. *Бетехтина А.А., Веселкин Д.В.* Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // *Экология.* 2011. № 3. С. 176–183. [*Betekhtina A.A., Veselkin D.V.* Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals // *Russ. J. Ecol.* 2011. V. 42. № 3. P. 192–198.] <https://doi.org/10.1134/S1067413611030040>
35. *Betekhtina A.A., Veselkin D.V.* Mycorrhizal and non-mycorrhizal dicotyledonous herbaceous plants differ in root anatomy: evidence from the Middle Urals, Russia. // *Symbiosis.* 2019. V. 77. № 2. P. 133–140. <https://doi.org/10.1007/s13199-018-0571-2>
36. *Гаджиев И.М., Курачев В.М.* Генетические и экологические аспекты исследования и классификация почв техногенных ландшафтов // *Экология и рекультивация техногенных ландшафтов.* Новосибирск: Наука, 1992. С. 6–15.
37. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. // International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria, 2022. 234 p.

38. *Cornelissen J.H.C., Aerts R., Cerabolini B.* et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. V. 129. № 4. P. 611–619.
39. *Walker T.W., Syers J.K.* The fate of phosphorus during pedogenesis // *Geoderma*. 1976. V. 15. P. 1–19.
40. *Назарюк В.М., Калимуллина Ф.Р.* Роль природных экосистем в восстановлении плодородия выпавших почв Западной Сибири // *Проблемы агрохимии и экологии*. 2017. № 1. С. 43–50.
41. *Комаров А.С., Чертов О.Г., Быховец С.С.* и др. Воздействие осинового плантация с коротким оборотом рубки на биологический круговорот углерода и азота в лесах бореальной зоны: модельный эксперимент // *Математическая биология и биоинформатика*. 2015. Т. 10. № 2. С. 398–415. [*Komarov A., Chertov O., Bykhovets S.S.* et al. Effects of the Aspen Short-Rotation Plantation on the C and N biological cycles in Boreal Forests: The Model Experiment // *Math. Biol. Bioinform.* 2015. V. 10. № 2. P. 398–415.] <https://doi.org/10.17537/2015.10.398>
42. *Бетехтина А.А., Некрасова О.А., Дергачева М.И.* и др. Разложение корней луговых и лесных растений в зольном субстрате отвалов электростанций: лабораторный эксперимент // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2020. № 3. С. 318–324. [*Betekhtina A.A., Nekrasova O.A., Dergacheva M.I.* et al. Decomposition of meadow and forest plant roots in the Ash substrate of power plant dumps: a laboratory experiment // *Biology Bulletin*. 2020. V. 47. № 3. P. 299–305.] <https://doi.org/10.1134/S1062359020010033>
43. *Бетехтина А.А., Ганем А., Некрасова О.А.* и др. Факторы содержания углерода и азота в тонких корнях растений Среднего Урала // *Экология*. 2021. № 2. С. 83–92. [*Betekhtina A.A., Ganem A., Nekrasova O.A.* et al. Factors of carbon and nitrogen contents in the fine roots of plants in the Middle Urals // *Russ. J. Ecol.* 2021. V. 52. № 2. P. 99–108.] <https://doi.org/10.1134/S106741362102003X>
44. *Ghafoor A., Poeplau C., Kätterer T.* Fate of straw—and root— derived carbon in a Swedish agricultural soil // *Biol. Fertility Soils*. 2017. V. 53. № 2. P. 257–267. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1168-7>
45. *Poirier V., Roumet C., Munson A.D.* The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes // *Soil Biol. Biochem.* 2018. V. 120. P. 246–259. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.016>
46. *Макаров М.И.* Роль микоризообразования в трансформации соединений азота в почве и азотном питании растений (обзор) // *Почвоведение*. 2019. № 2. С. 220–233. [*Makarov M.I.* The role of mycorrhiza in transformation of nitrogen compounds in soil and nitrogen nutrition of plants: a review // *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52. № 2. P. 193–205.] <https://doi.org/10.1134/S1064229319100077>
47. *Макаров М.И., Лавренов Н.Г., Онипченко В.Г.* Азотное питание растений альпийской лишайниковой пустоши в условиях обогащения почвы элементами минерального питания // *Экология*. 2020. № 2. С. 83–89. [*Makarov M.I., Lavrenov N.G., Onipchenko V.G.* Nitrogen nutrition of plants in an Alpine lichen heath under the conditions of soil enrichment with biogenic elements // *Russ. J. Ecol.* 2020. V. 51. № 2. P. 99–106.] <https://doi.org/10.1134/S1067413620020083>
48. *Cross A.T., Lambers H.* Young calcareous soil chronosequences as a model for ecological restoration on alkaline mine tailings // *Sci. Tot. Environ.* 2017. V. 607–608. P. 168–175. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.005>
49. *Crews T.E., Kitayama K., Fownes J.H.* et al. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii // *Ecology*. 1995. V. 76. P. 1407–1424. <https://doi.org/10.2307/1938144>
50. *Satti P., Mazzarino M. J., Roselli L.* et al. Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina // *Geoderma*. 2007. V. 139. № 1–2. P. 229–240. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.02.005>
51. *Макаров М.И.* Фосфор органического вещества почв : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2004. 49 с.
52. *Kraus T.E., Dahlgren R.A., Zasoski R.J.* Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // *Plant and Soil*. 2003. V. 256. № 1. P. 41–66. <https://doi.org/10.1023/A:1026206511084>
53. *Mallik A.U.* Conifer regeneration problems in boreal and temperate forest with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone change // *Crit. Rev. Plant Sci.* 2003. V. 22. P. 341–366.
54. *Дергачева М.И.* Система гумусовых веществ почв. Новосибирск: Наука, 1989. 110 с.
55. *Brady N.C., Well R.R.* Elementos da natureza e propriedades dos solos. 3 ed. Porto Alegre: Bookman, 2013. 686 p.
56. *Vergutz L., Manzoni S., Porporato A.* et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants // *Ecological Monographs*. 2012. V. 82. P. 205–220.

ПОЧВЕННЫЕ НЕМАТОДЫ СЕВЕРНЫХ ЛУГОВ И АГРОЦЕНОЗОВ КАК БИОИНДИКАТОРЫ СТЕПЕНИ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЧВЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2023 г. Е. М. Матвеева^а, А. А. Сушук^{а, *}, Д. С. Калинкина^а

^аИнститут биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ “КарНЦ РАН”,
Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

*e-mail: anna_sushchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2022 г.

После доработки 02.03.2023 г.

Принята к публикации 05.03.2023 г.

Изучено влияние интенсивности сельскохозяйственной нагрузки на сообщества почвенных нематод естественных лугов, сенокосных угодий и агроценозов с монокультурами в условиях Республики Карелия. Разнообразие фауны почвенных нематод естественных и сенокосных лугов было сходным и значительно снижалось в агроценозах. Численность нематод имела наибольшие значения в почве лугов и снижалась по мере усиления интенсивности сельскохозяйственного использования земель. В эколого-трофической структуре сообществ нематод всех типов биоценозов доминировали бактериотрофы с максимальной долей в агроценозах. Относительное обилие хищников и нематод, ассоциированных с растениями, в агроценозах было значительно ниже по сравнению с естественными и сенокосными лугами. Эколого-популяционные индексы сообществ нематод свидетельствовали о стабильной и многокомпонентной почвенной экосистеме луговых биоценозов. Индекс преобладающего пути разложения органического вещества *CI* показал, что деструкция идет с преимущественным участием бактерий. В агроценозах отмечено снижение значений индексов *SI* и *CI* и возрастание индекса *EI*. Такое соотношение индексов указывает на упрощенную трофическую сеть и нарушенную почвенную экосистему в агроценозах. Дискриминантный анализ показал, что достоверное разделение исследованных биоценозов возможно только между агроценозами и естественными лугами за счет индекса *SI*. Однако из-за выявленного положительного влияния фактора широтного положения на индекс *SI* в агроценозах можно предположить, что применение показателя в северных экосистемах имеет некоторые ограничения.

Ключевые слова: почвенные нематоды, таксономическое разнообразие, плотность популяций, структура сообществ, антропогенное воздействие, географическая широта

DOI: 10.31857/S0367059723040078, **EDN:** RQJBXO

Нематоды (круглые черви) представляют одну из наиболее многочисленных и разнообразных групп в почвенной фауне. Повсеместное распространение, большое количество видов с разнообразными типами питания, тесная трофическая связь с бактериями, грибами, растениями и активное участие в процессах преобразования органического вещества обеспечивают группе высокую значимость в экологических исследованиях при оценке состояния почвенных экосистем [1–3]. Исследования отечественных и зарубежных авторов в последние десятилетия показали, что сообщества почвенных нематод могут применяться в качестве эффективного инструмента диагностики состояния и особенностей функционирования почвенных трофических сетей как в естественных биоценозах [4, 5], так и под воздействием различных видов трансформации среды

[6, 7], включая сельскохозяйственные мероприятия [8–13]. Также проводились [14, 15] крупномасштабные нематологические исследования лугов, находящихся в естественном состоянии или используемых в сельскохозяйственных целях. Большое практическое значение имеет изучение реакций сообществ почвенных нематод в агроценозах на внесение удобрений [16], выращивание монокультур [8, 17], различные типы землепользования [11, 18 и др.].

За три десятилетия существования эколого-популяционных индексов, разработанных на основе анализа фауны нематод, стали очевидными и некоторые ограничения в их использовании и интерпретации [19]. Отмечается, что применение индексов следует проводить с осторожностью в ходе первичной сукцессии [20], в экстремальных условиях тундровых экосистем [21] и полярных

пустынь [22], в ряде случаев при оценке состояния почвенных агроэкосистем под влиянием земледельческого использования разной интенсивности [23]. Ограничения в большинстве случаев связаны с фрагментарными знаниями об аутоэкологии отдельных таксонов нематод [19, 24]. Следует обратить внимание на то, что индексы могут некорректно отражать степень нарушения и состояние почвенной трофической сети вследствие чувствительности к влиянию “нецелевых” факторов. Так, широта местности [25], количество осадков, тип почвы и глубина отбора проб [24, 26] могут оказывать влияние на значения индексов, приводя к несоответствию формируемой ими картины и наблюдаемых процессов [27].

В крупномасштабных экологических исследованиях почвенных нематод сведения о структуре сообществ и эколого-популяционных индексах на территории Российской Федерации зачастую выглядят как “белое пятно”. Поэтому региональные исследования, позволяющие восполнить этот пробел и повысить доступность сведений для мирового научного сообщества, являются актуальными. Кроме того, отмечалось [23, 24], что для использования нематод в качестве биоиндикаторов в больших географических масштабах необходима калибровка индексов относительно экосистемы, климата и типа почвы. Таким образом, крупные региональные исследования, охватывающие значительный диапазон биоценозов, позволяют дополнительно протестировать эффективность концепции использования нематод в биоиндикации состояния почвенных экосистем и выявить возможные региональные особенности применения биоиндикационного подхода.

Значительный массив данных по сообществам почвенных нематод, накопленных в ходе многолетних исследований на территории Республики Карелия, позволил сформировать ряд биоценозов, различающихся по интенсивности сельскохозяйственного использования — от естественных лугов, не подверженных заметному антропогенному воздействию, к сенокосным лугам, испытывающим сельскохозяйственную нагрузку низкой интенсивности, и к агроценозам с пропашными культурами как пример высокого уровня трансформации. Собранный материал лег в основу анализа, нацеленного на выявление показателей нематод, чувствительных к сельскохозяйственной нагрузке разной интенсивности в условиях северных экосистем. Вытянутая в широтном направлении территория Республики Карелия стала удобным полигоном для оценки широтной изменчивости различных характеристик сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов.

В представленной работе мы предполагаем, 1) что различные характеристики сообществ поч-

венных нематод будут информативны при оценке степени трансформации почвенных экосистем агроценозов в условиях Севера и 2) что широта расположения исследуемых биоценозов может иметь значение для чувствительности нематологических параметров/индексов к антропогенной трансформации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение влияния интенсивности сельскохозяйственной нагрузки на сообщества нематод проведено на большом массиве данных по лугам и землям сельскохозяйственного использования различного назначения. Всего на территории Республики Карелия исследовано 56 естественных лугов, 17 сенокосных угодий с частичным использованием под пастбища, 31 агроценоз с монокультурами (картофель и ряд других пропашных культур) (рис. 1). Почвы исследованных луговых биоценозов относятся к дерновым, дерново-подзолистым, торфяно-дерновым и шунгитовым типам. На пашне (агроценозы с монокультурами) почва утрачивает строение, характерное для естественных почв, что позволяет отнести ее к отделу агроземов.

Образцы почвы были отобраны случайным образом из каждого биоценоза в пределах типичного однородного участка растительности (2 × 2 м) с использованием почвенного бура (диаметр 20 мм) на глубину 0–15 см в 9 повторностях. Таким образом, в общей сложности были обследованы 104 пробные площадки и отобрано 936 проб. Нематод выделяли модифицированным методом Бермана с экспозицией 48 ч, фиксация — ТАФом (триэтаноламин : формалин : вода в соотношении 2 : 7 : 91) [28]. Идентификацию нематод осуществляли на временных глицериновых препаратах. Устанавливали систематическую принадлежность (до уровня рода) не менее чем 100 особей нематод из каждой пробы с помощью микроскопа при ×400–600. Каждый таксон нематод относили к одной из шести эколого-трофических групп: бактериотрофы (*B*), микотрофы (*M*), поллитрофы (*L*), хищники (*X*), паразиты растений (*Pr*) и нематоды, ассоциированные с растением (*Acp*) [29, 30].

Для оценки состояния сообществ нематод и особенностей функционирования почвенных экосистем использованы следующие параметры: плотность популяций нематод (экз/100 г сырой почвы); таксономическое разнообразие (количество родов), индекс биоразнообразия Шеннона H' [31]; эколого-трофическая структура сообществ с построением рядов доминирования; эколого-популяционные индексы сообществ нематод, которые включают индекс зрелости сообществ ΣMI [1] и индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть — индексы структу-

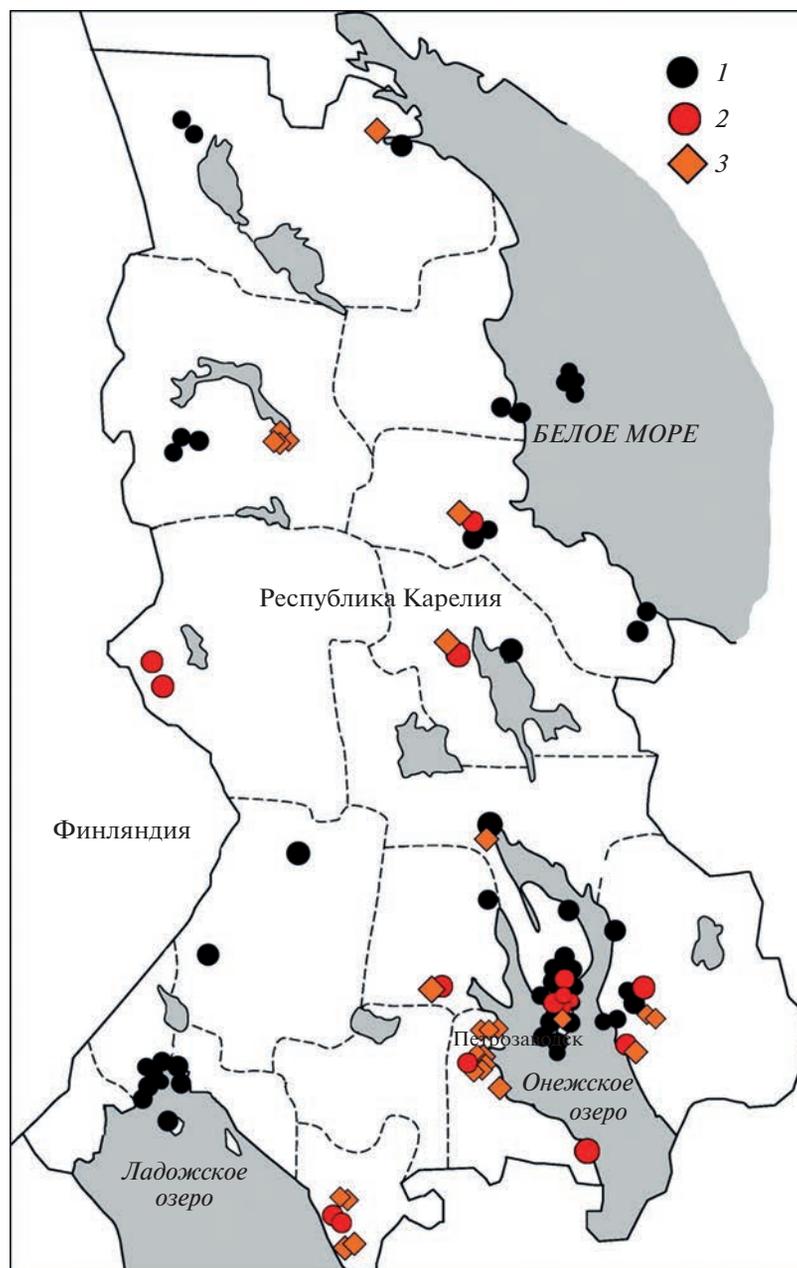


Рис. 1. Карта-схема района исследования: 1 – луга; 2 – сенокосные угодья; 3 – агроценозы.

рирования SI и обогащения EI почвенной трофической сети, индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве CI [3].

Индекс ΣMI рассчитывается на основе состава и соотношения таксонов нематод с различными экологическими особенностями, которые связаны с их морфологией, биологией и экологией и выражены в значениях, присвоенных каждому таксону по $c-p$ -шкале Бонгера [1]. Колонизаторы с наименьшим значением ($c-p = 1$) устойчивы к неблагоприятным условиям существования и имеют быстрые темпы размножения. Персистеры

с наибольшим значением ($c-p = 5$) чувствительны к факторам окружающей среды и имеют противоположные колонизаторам характеристики.

Индексы SI , EI и CI разработаны на основе концепции функциональных групп нематод [3], которые в свою очередь определяются объединением трофических групп [29] и $c-p$ -классов [1]. Индекс EI (enrichment index) основан на чувствительности функциональных групп нематод, не связанных с растениями, к возрастанию доступности пищевых ресурсов и характеризует обогащение почвы органикой. Индекс SI (structure in-

Таблица 1. Таксономическое разнообразие и численность нематод в почве лугов, сенокосных угодий и агроценозов Республики Карелия

Биоценоз	<i>n</i>	Число родов		Плотность популяций, экз/100 г почвы		<i>H'</i>
		среднее	min–max	среднее	min–max	
Луговые биоценозы	56	30.7 ± 1.03 ^a	13–46	2403.6 ± 217.89 ^a	116–6244	3.87 ± 0.08 ^a
Сенокосные угодья	17	30.2 ± 1.99 ^a	12–45	1812.0 ± 285.82 ^{ab}	87–3824	3.70 ± 0.15 ^{ab}
Агроценозы	31	24.3 ± 0.91 ^b	16–35	1387.1 ± 193.16 ^b	146–4490	3.49 ± 0.09 ^b

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: *n* – число исследованных биоценозов; значения с различными буквенными обозначениями статистически различаются ($p < 0.05$); *H'* – индекс разнообразия Шеннона.

dex) вычисляется на основе функциональных групп нематод с высокими значениями по *c-p*-шкале и отражает увеличение числа трофических связей в экосистеме, степень зрелости почвенной трофической сети, сложность и стабильность среды обитания в целом. Фаунистический профиль, построенный при совмещении значений индексов *SI* и *EI*, дает возможность охарактеризовать состояние почвенных трофических сетей и почвенной экосистемы в целом [3]. Индекс *CI* (channel index) показывает преобладающий путь разложения органического вещества в почвенной экосистеме. Низкие значения индекса указывают на активное участие бактерий в разложении органики, высокие – свидетельствуют о преобладании грибов в данном процессе.

Числовые данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение ± стандартная ошибка среднего). Средние значения рассчитаны для каждой пробной площадки. Статистическая обработка данных проведена с использованием *U*-критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney, *U*-test). Различия между группами считали достоверными при $p < 0.05$.

Ординация сообществ почвенных нематод исследованных биоценозов проведена методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) с использованием индекса Брея-Кертиса на основе относительного обилия таксонов нематод. Оценку различий сообществ нематод между группами исследованных биоценозов проводили с помощью анализа группового сходства (ANOSIM). Для классификации исследованных лугов и агроценозов на основе сообществ почвенных нематод применяли дискриминантный анализ. Были сформированы три выборки: луговые биоценозы, сенокосные угодья, агроценозы. Дискриминантные функции рассчитывали на основе трех признаков – значениях индексов *SI*, *EI* и *CI*. Для каждой точки отбора почвенных проб рассчитывали канонические коэффициенты и вероятность отнесения локального сообщества нематод к одному из трех априорно заданных типов биоценозов (луга, сенокосы, агроценозы). Дискриминантный анализ проводили в два этапа: на первом этапе составляли уравнение, разделяющее био- и

агроценозы, на втором определяли для локального сообщества нематод наиболее вероятную группу биоценоза.

Для оценки влияния фактора широтного положения биоценоза на относительное обилие трофических групп нематод и эколого-популяционные индексы использовали регрессионный анализ. Все числовые нематологические данные предварительно подвергали логарифмированию для нормализации выборки.

Статистические анализы выполнены при помощи программы PAST 3.19 [32] и программного пакета R [33].

Для выполнения исследования использовано научное оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическое разнообразие, численность, структура сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов

Таксономическое разнообразие почвенных нематод естественных лугов и сенокосных угодий было сходным и значимо уменьшалось в агроценозах (табл. 1). Ординация, проведенная методом неметрического многомерного шкалирования на основе относительного обилия таксонов нематод, продемонстрировала весьма четкое и статистически значимое разделение сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов (ANOSIM-тест; $R = 0.302$; $p = 0.0001$), а также сенокосных угодий и агроценозов ($R = 0.503$; $p = 0.0001$). Различия сообществ нематод лугов и сенокосных угодий, напротив, минимальны и статистически незначимы ($R = 0.08$; $p = 0.09$) (рис. 2).

Плотность популяций нематод имела самые высокие значения в лугах и самые низкие – в агроценозах; промежуточное значение показателя было отмечено в почве сенокосных угодий. Естественные луга и агроценозы достоверно отличались по всем параметрам (см. табл. 1).

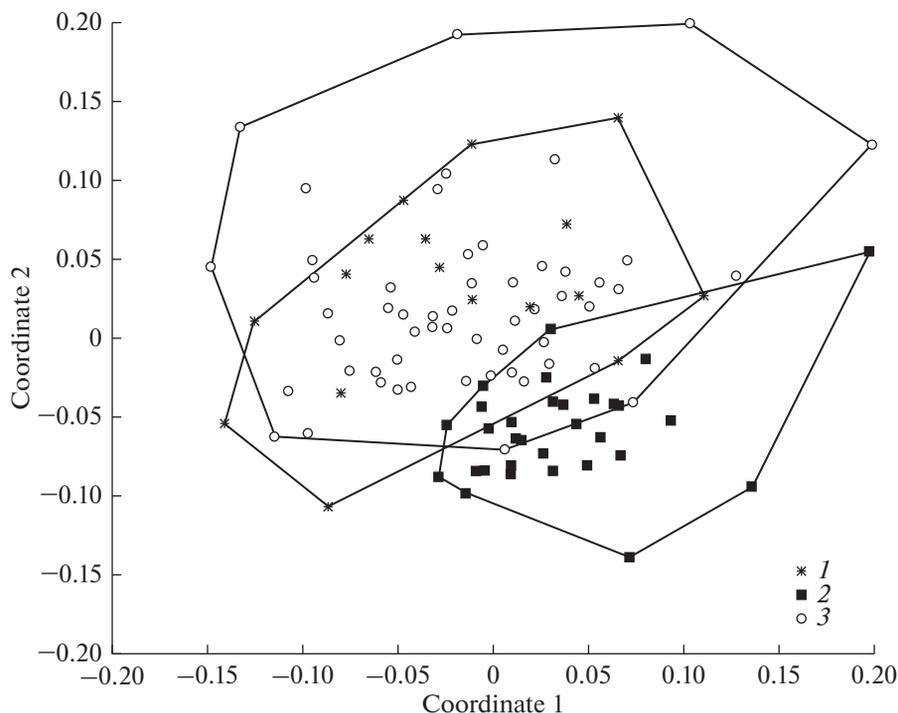


Рис. 2. Ординационная диаграмма nMDS сообществ почвенных нематод на основе относительного обилия таксонов нематод из трех типов биоценозов Республики Карелия: 1 – сенокосные угодья, 2 – агроценозы, 3 – луга.

В эколого-трофической структуре сообществ нематод исследованных биоценозов доминирующей группой были бактериотрофы с максимальной долей в агроценозах (табл. 2). В естественных лугах субдоминантами выступали микотрофы, три трофические группы (*П*, *Пр*, *Аср*) имели почти одинаковый вклад в фауну нематод. В условиях вмешательства человека отмечена тенденция увеличения вклада паразитов растений в сообщества почвенных нематод, однако различия статисти-

чески незначимы. В сенокосных угодьях доля группы *Пр* была близка к микотрофам, в агроценозах они выступали субдоминантами в ряду доминирования трофических групп. Обратная тенденция – постепенное снижение доли в сообществе при увеличении интенсивности сельскохозяйственной нагрузки – характерна для политрофов. В агроценозах доля двух трофических групп (*Х* и *Аср*) была значительно ниже по сравнению с естественными и сенокосными лугами (см. табл. 2).

Таблица 2. Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод луговых биоценозов и сельскохозяйственных земель Республики Карелия с различной интенсивностью использования

Трофические группы	Луговые биоценозы (n = 56)	Сенокосные угодья (n = 17)	Агроценозы (n = 31)
<i>Б</i>	49.6 ± 2.24 ^a	48.0 ± 4.70 ^a	60.7 ± 2.68 ^b
<i>М</i>	12.3 ± 0.90 ^a	14.4 ± 2.74 ^a	11.5 ± 1.52 ^a
<i>П</i>	11.4 ± 1.16 ^a	10.1 ± 1.81 ^{ab}	7.8 ± 1.43 ^b
<i>Х</i>	5.3 ± 1.47 ^a	4.8 ± 1.45 ^a	1.2 ± 0.35 ^b
<i>Аср</i>	10.4 ± 1.39 ^a	8.5 ± 1.40 ^a	2.8 ± 0.57 ^b
<i>Пр</i>	11.1 ± 1.52 ^a	14.2 ± 3.86 ^a	16.0 ± 2.89 ^a

Ряды доминирования трофических групп

| *Б* → *М* → *П* ≈ *Пр* → *Аср* → *Х* | *Б* → *М* ≈ *Пр* → *П* → *Аср* → *Х* | *Б* → *Пр* → *М* → *П* → *Аср* → *Х*

Примечание. *Б* – бактериотрофы, *М* – микотрофы, *П* – политрофы, *Х* – хищные нематоды, *Аср* – нематоды, ассоциированные с растениями, *Пр* – паразиты растений.

Таблица 3. Эколого-популяционные индексы, рассчитанные для сообществ почвенных нематод луговых биоценозов и сельскохозяйственных земель Республики Карелия с различной интенсивностью использования

Биоценоз	<i>n</i>	ΣMI	<i>SI</i>	<i>EI</i>	<i>CI</i>
Луговые биоценозы	56	2.61 ± 0.02 ^a	70.62 ± 1.74 ^a	47.78 ± 2.59 ^a	25.26 ± 2.73 ^{ab}
Сенокосные угодья	17	2.66 ± 0.06 ^a	61.43 ± 5.66 ^a	39.96 ± 3.87 ^a	27.98 ± 5.45 ^a
Агроценозы	31	2.42 ± 0.03 ^b	45.88 ± 3.35 ^b	57.03 ± 2.83 ^b	17.67 ± 2.67 ^b

Примечание. ΣMI – индекс зрелости сообществ нематод, *SI* – индекс структурирования, *EI* – индекс обогащения, *CI* – индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве.

Эколого-популяционные индексы сообществ почвенных нематод лугов и агроценозов

Установлено, что по большинству эколого-популяционных индексов сообщества нематод ненарушенных лугов и сенокосных угодий были сходны и значимо различались с агроценозами. Луга и сенокосные угодья характеризовались высокими значениями индекса зрелости ΣMI и структурирования *SI*, умеренным уровнем обогащения почв ($EI < 50$). Индекс *CI* показал, что деградация органического вещества почвы идет с преимущественным участием бактерий. Использование земель для выращивания монокультур привело к снижению значений индексов *SI* и *CI*. Индекс *EI*, напротив, возрастал, что связано с обогащением почвы органикой (табл. 3).

Оценка состояния и степени трансформации почвенной экосистемы на основе фаунистического профиля сообществ нематод

Состояние трофических сетей и степень нарушения почвенных экосистем были оценены с помощью фаунистического профиля сообществ нематод, полученного на основе эколого-популяционных индексов *SI* и *EI* и представленного графически в двумерном пространстве.

Если индекс структурирования *SI* имел высокие значения (луговые биотопы), то биоценозы попадали в квадраты *B* или *C* профиля, что указывает на зрелую и структурированную трофическую сеть (рис. 3). Большинство агроценозов (более 60%) располагались в квадратах *A* и *D* профиля, что определяется низкими значениями *SI*. Индекс обогащения *EI*, характеризующий количество доступной органики в почве, сильно варьировал (в среднем от 30 до 80). Выявленное соотношение индексов для большинства агроценозов указывает на упрощение трофических сетей. На графике фаунистического профиля выделялась группа агроценозов с высокими (>50) значениями индекса *SI*: они, как и луга, находились в квадратах *B* и *C*, несмотря на трансформацию почвенного покрова (см. рис. 3).

Сенокосные угодья занимали промежуточное положение: одна их часть характеризовалась как

стабильные мало- или ненарушенные экосистемы (10 точек из 17), имея сходство с лугами (квадраты *B* и *C*), другая часть (6 точек) – как находящиеся в условиях стресса с деградированной трофической сетью (квадрат *D* профиля) (см. рис. 3).

Применение регрессионного анализа для оценки влияния фактора широтного положения лугов и агроценозов на различные характеристики сообществ почвенных нематод

Проведенный регрессионный анализ показал статистически значимое влияние фактора широты расположения биоценоза на обилие нематод-политрофов и индекс структурирования *SI* в агроценозах (рис. 4а, 4б). При этом и политрофы, и индекс *SI* в агроценозах прямо пропорциональны широте. Для сенокосных угодий статистически значимым является влияние широты на обилие паразитов растений, которое носит отрицательный характер, и на хищников – с их положительной реакцией на фактор (рис. 4в, 4г). Согласно коэффициентам детерминации (R^2), исследованный фактор достаточно хорошо описывает изменчивость вышеописанных характеристик сообществ почвенных нематод. Для остальных нематологических параметров в сенокосных лугах и агроценозах достоверных связей с данным фактором не установлено, также не выявлены значимые связи и в естественных лугах.

Применение дискриминантного анализа для классификации исследованных биоценозов на основе эколого-популяционных индексов

С помощью дискриминантного анализа определена функциональная роль эколого-популяционных индексов сообществ почвенных нематод для классификации биоценозов с различной степенью трансформации. Для проверки качества дискриминации использовано значение лямбды Уилкса ($Wilks \lambda$), величина которой меняется от 1 (нет дискриминации) до 0 (полная дискриминация). Установлено, что наибольшую функциональную нагрузку несет первая дискриминантная функция ($Wilks \lambda = 0.705193$, $p < 0.0001$), разделяющая биотопы на основе *SI*, рассчитанного для ло-

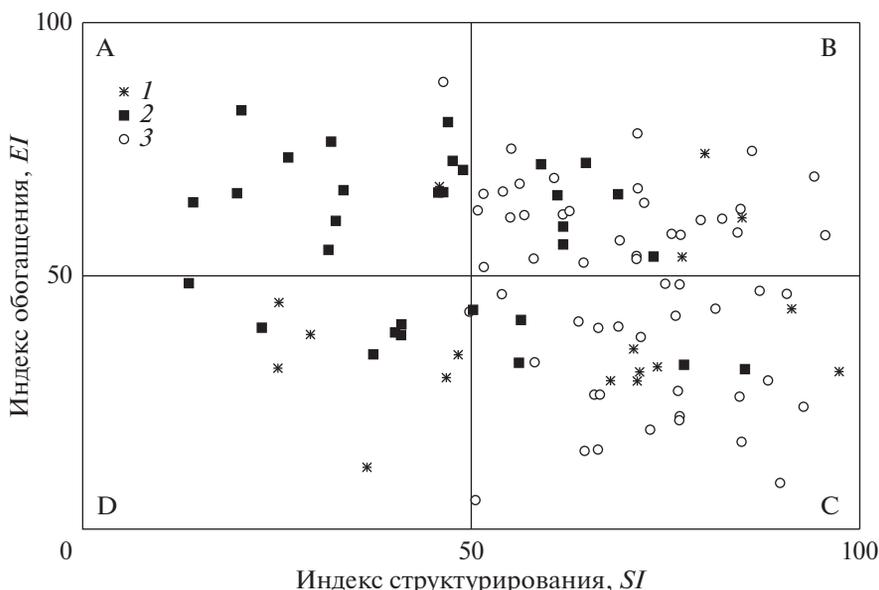


Рис. 3. Фаунистический профиль, характеризующий почвенную трофическую сеть сенокосных угодий (1), агроценозов (2) и луговых биоценозов (3) Республики Карелия: А – слаборазвитые почвенные экосистемы с высоким уровнем нарушенности (disturbed); В – зрелые экосистемы с низким или средним уровнем нарушенности (maturing); С – структурированные ненарушенные экосистемы (structured); D – деградированные почвенные экосистемы, находящиеся в условиях стресса (degraded) [3].

кальных сообществ нематод. Вторая и третья функции (CI, EI), используемые в анализе, незначимы.

Общая успешность классификации биоценозов, полученной с помощью дискриминантной функции на основе индексов сообществ нематод, оценивается в 52.88% (табл. 4). Среди сенокосных угодий не отмечено ни одного “соответствия” заданной группе. Следовательно, данные биоценозы не проявляют выраженных особенностей и по значениям индекса SI имеют сходство как с агроценозами (за счет низких значений в ряде биоценозов), так и с лугами (по высоким значениям). Для лугов и агроценозов доля соответствия заданной группе была на уровне 61–64%.

Таким образом, дискриминантный анализ показал, что на основе индекса SI, рассчитанного для сообществ почвенных нематод, можно достоверно классифицировать луга и агроценозы. Ин-

дексы EI и CI вносят вклад в разделение биоценозов с различной интенсивностью антропогенного воздействия, однако роль данных дискриминантных функций незначима.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ численности и разнообразия почвенных нематод лугов и агроценозов в сравнительном аспекте показал, что агроценозы выделяются как наименьшим числом выявленных родов, так и низкой общей численностью нематод. Полученные нами результаты выявили снижение числа родов (–21%) и численности нематод (–42%) в агроценозах по сравнению с лугами на уровне, сходном с закономерностями, полученными другими авторами как в региональном (Чехия; число родов: –56%, численность: –46%), так и глобальном (–32 и –27% соответственно) масштабах [25, 34]. Известно [5], что луга среди различных

Таблица 4. Классификация разнотипных биоценозов Республики Карелия на основе эколого-популяционных индексов сообществ нематод с использованием дискриминантного анализа

Биоценоз	Число биоценозов	Прогнозируемый тип биоценоза (доля соответствия, %)*		
		луговые биоценозы	сенокосные угодья	агроценозы
Луговые биоценозы	56	36 (64.29%)	15 (26.79%)	5 (8.93%)
Сенокосные угодья	17	10 (58.82%)	0 (0.00%)	7 (41.18%)
Агроценозы	31	4 (12.90%)	8 (25.81%)	19 (61.29%)

* Доля правильно классифицированных биотопов по результатам дискриминантного анализа 52.88%.

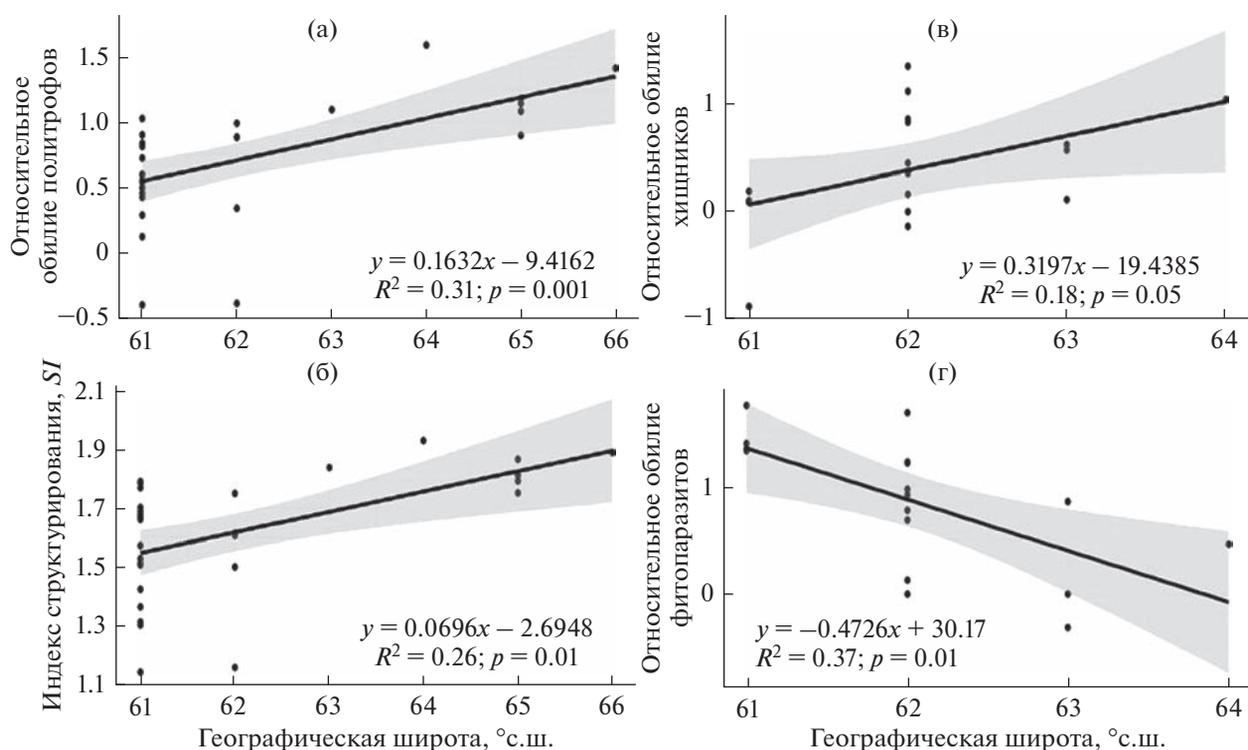


Рис. 4. Зависимость некоторых нематологических параметров в агроценозах и сенокосных угодьях от географической широты. Приведены только статистически достоверные связи фактора с нематологическими параметрами: а – обилие нематод-политрофов, б – индекс структурирования, в – обилие хищников, г – обилие паразитов растений; R^2 – коэффициент детерминации; p – уровень значимости полученной модели. Ось ординат логарифмирована.

типов естественных биоценозов выделяются высоким разнообразием фауны почвенных нематод, уступающим на территории европейской части России только широколиственным лесам и степям Центрально-Черноземного района. Согласно собственным данным [10] и сведениям других исследователей [11, 12, 34, 35], под влиянием сельскохозяйственной нагрузки в пахотных почвах отмечается снижение разнообразия нематофауны. С другой стороны, сенокосение как форма управления луговыми угодьями не оказывает влияния на разнообразие нематод и индекс Шеннона [18].

Перестройка эколого-трофической структуры сообществ нематод под влиянием различных нарушений среды, как правило, связана с увеличением доли бактериотрофов и фитопаразитов и уменьшением доли хищников и политрофов [35]. В почве всех типов исследованных биоценозов нами выявлено преобладание бактериотрофов с максимумом в агроценозах, что было показано и в других работах [9, 11, 12, 34]. Увеличение численности нематод-паразитов растений отмечалось в результате чрезмерного внесения минеральных удобрений, интенсификации аграрных мероприятий, при долгосрочном выращивании монокультуры [6]. По нашим данным, в условиях

вмешательства человека наблюдалась тенденция увеличения вклада паразитов растений в сообщества нематод, однако различия статистически незначимы.

В агроценозах относительное обилие хищников и нематод, ассоциированных с растениями, было значительно меньше по сравнению с естественными и сенокосными лугами. Изменение их вклада в сообщество нематод обусловлено увеличением интенсивности сельскохозяйственной нагрузки. Известно, что присутствие хищных нематод, относящихся к персистерам или K -стратегам, является показателем стабильности сообществ почвенных нематод, и он снижается в условиях трансформации среды обитания [1]. По литературным данным [34] в условиях Центральной Европы численность нематод, ассоциированных с растениями, ниже в почве интенсивно используемых сельскохозяйственных полей по сравнению с разнотравным лугом. В данном и ранее проведенном нами исследовании [10] были получены сходные результаты – численность нематод этой группы значительно снижалась в почве агроценозов.

Агроценозы обычно характеризуются низкими значениями индекса преобладающего пути разложения органического вещества CI [10, 12],

однако отмечены и отклонения от данной закономерности. Так, высокие (>50) значения индекса *CI* выявлены в почве действующих сельскохозяйственных полей [34], преобладание грибного пути в разложении органики отмечено и под влиянием сенокосения [18]. Полученные нами минимальные величины индекса *CI* в агроценозах подтверждают, что в данных почвах бактериальный компонент играет большую роль в процессе деструкции органики. Это может быть связано с использованием различных агротехнических приемов, применяемых для выращивания пропашных культур (внесение удобрений, вспашка, борьба с сорняками и т.п.). Значение микодеструкции (возрастание индекса *CI*) лишь незначительно возрастает в лугах и сенокосных угодьях.

Известно, что агроценозы с монокультурами обычно характеризуются низкими значениями индексов *MI*, *SI* и высокими индекса *EI* [12, 34]. Графическое представление в двумерном пространстве условий почвенной трофической сети на основе этих индексов позволило наглядно показать, что большинство агроценозов характеризуются упрощенными трофическими сетями и являются нарушенными почвенными экосистемами, которые испытывают воздействие агротехнических приемов (вспашка и внесение органики) или других неблагоприятных факторов среды (климатических или антропогенных) [3]. Под влиянием сенокосения индексы *SI* и *MI* также снижаются, но лишь незначительно и только в условиях высокой частоты скашивания [13]. Результаты нашего исследования показали, что в почве сенокосных угодий эколого-популяционные индексы сообществ нематод не снижались по сравнению с луговыми биотопами. Последние являются стабильными местообитаниями со сложными многокомпонентными трофическими сетями, на что указывают высокие значения *SI*.

Однако следует отметить, что среди агроценозов выделялась группа, которая также характеризовалась высокими значениями индекса *SI*. По соотношению индексов *EI* и *SI* они, как и луга, попадали в квадраты *B* и *C* фаунистического профиля, несмотря на трансформацию почвенного покрова, связанную с ежегодной обработкой пахотного слоя почвы, внесением удобрений и выращиванием монокультур. Детальный анализ особенностей данных местообитаний (специфики биотопов) позволил выявить, что значения индексов обусловлены их географическим положением (большинство нетипичных агроценозов находятся в северных районах Республики Карелия, выше 63° с.ш.). Высокие значения *SI* в этих точках обусловлены увеличением в сообществах доли нематод-политрофов с высокими значениями по *c-p*-шкале Бонгерса.

Проведенный регрессионный анализ подтвердил статистически значимое положительное влияние фактора широтного положения на обилие политрофов и индекс *SI* в агроценозах. По нашим данным, в агроценозах Севера (63–66° с.ш.) политрофы занимают вторую–третью позиции в ряду доминирования эколого-трофических групп, тогда как в центральных и южных районах Карелии (61–62° с.ш.) их доля в фауне заметно снижается [8]. Отмечается, что некоторые таксоны нематод, если рассматривать их трофическую или *c-p*-группы, могут вести себя или реагировать иначе, чем ожидалось, или быть неожиданно многочисленными в определенных условиях [19]. Например, политрофы, являющиеся персистерами, чувствительными к нарушениям среды, могут вести себя как колонизаторы [20], положительно реагировать на обогащение почвы органикой [36] и демонстрировать высокую численность в экстремальных условиях [22, 37]. Кроме того, численность политрофов и хищников имела значимую сильную положительную связь с широтой в глобальном масштабе [25] и была наибольшей в северных тундровых экосистемах [15]. По нашим данным, наряду с политрофами в агроценозах хищники также продемонстрировали сходную широтную изменчивость в сенокосных угодьях. Сообщалось [37], что некоторые виды нематод-политрофов *in vitro* питались другими нематодами, проявляя хищническое поведение, инцистированными амебами, гифами грибов, водорослями и даже бактериальными колониями. Можно предположить, что именно всеядность является условием успешной адаптации к неблагоприятным условиям среды.

Результаты дискриминантного анализа показали, что достоверно классифицировать луга и агроценозы можно на основе индекса *SI*, а роль индексов *EI* и *CI* в разделении сообществ незначима. Полученные нами результаты подтверждают литературные данные [7]: при изучении различных типов естественных и нарушенных местообитаний показано, что именно индексы *SI* и *MI* являются наиболее чувствительными для выявления различий между местообитаниями. С другой стороны, индекс *SI*, наиболее чувствительный к антропогенной трансформации экосистем, продемонстрировал в агроценозах и широтную изменчивость с максимальными значениями в северных экосистемах. Поэтому, применяя показатель для оценки состояния почвенных экосистем агроценозов в условиях Севера, интерпретировать полученные результаты следует осторожно.

Сенокосные угодья, характеризующиеся низкой интенсивностью сельскохозяйственного использования, имели высокое сходство с естественными лугами и по большинству анализируемых показателей достоверно с ними не различались. Ранее также сообщалось [23] о низкой чувствительности

индексов для агроэкосистем под влиянием разной интенсивности землепользования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате нашего исследования установлены изменения разнообразия фауны, численности и структуры сообществ почвенных нематод в условиях сельскохозяйственного использования земель. Среди рассмотренных параметров наиболее чувствительными к высокой интенсивности сельскохозяйственной нагрузки оказались количество таксонов нематод и численность, процентный вклад бактериотрофов и нематод-К-стратегов (политрофов и хищников) в структуру сообщества. В агроценозах по сравнению с лугами отмечена тенденция увеличения доли паразитов растений, однако различия статистически незначимы.

Сельскохозяйственные мероприятия влияли и на значения эколого-популяционных индексов. Индексы, отражающие процессы деструкции органики и уровень обогащения почвы (*CI* и *EI*), вносят определенный вклад в разделение биоценозов с различной интенсивностью антропогенного воздействия. Так, агроценозы, в большей степени, чем другие биотопы, характеризуются высокими значениями индекса *EI* и низкими индекса *CI*. Однако с использованием дискриминантного анализа установлено, что только на основе индекса структурирования *SI*, несущего значимую функциональную нагрузку, можно достоверно классифицировать луга и агроценозы. С другой стороны, индекс *SI*, наиболее чувствительный к антропогенной трансформации экосистем, продемонстрировал и широтную изменчивость в агроценозах с максимальными значениями в северных экосистемах. Поэтому применение показателя для оценки состояния почвенных экосистем агроценозов в условиях Севера следует проводить осторожно и аккуратно интерпретировать полученные результаты.

Сенокосные угодья, характеризующиеся низкой интенсивностью сельскохозяйственного использования, имели высокое сходство с естественными лугами и по большинству анализируемых показателей достоверно с ними не различались. Можно констатировать, что индексы и другие нематодологические параметры имеют низкую эффективность в небольшом градиенте воздействия и на начальных этапах нарушений.

Таким образом, в результате исследования выявлены показатели, чувствительные к высокой интенсивности сельскохозяйственной нагрузки и информативные при биоиндикационной оценке состояния и степени трансформации почвенных экосистем агроценозов. Установлено статистически значимое влияние фактора широты располо-

жения биоценоза на различные характеристики сообществ нематод, которое может приводить к ряду ограничений в использовании нематодологических параметров/индексов при антропогенной трансформации.

Исследование выполнено при финансовой поддержке средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН (тема № 122032100130-3). Авторы выражают признательность д.б.н., профессору Е.П. Иешко за консультацию и обсуждение результатов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторы подтверждают, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // *Oecologia*. 1990. V. 83. P. 14–19.
2. Bongers T., Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. V. 14. № 6. P. 224–228.
3. Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // *Applied Soil Ecology*. 2001. V. 18. P. 13–29.
4. Матвеева Е.М., Сушук А.А. Особенности сообществ почвенных нематод в различных типах естественных биоценозов: информативность параметров оценки // *Изв. РАН. Сер. биологич.* 2016. № 5. С. 551–560. [Matveeva E.M., Sushchuk A.A. Features of soil nematode communities in various types of natural biocenoses: effectiveness of assessment parameters // *Biology Bulletin*. 2016. V. 43. № 5. P. 474–482. <https://doi.org/10.1134/S1062359016040099> <https://doi.org/10.7868/S0002332916040093>
5. Sushchuk A.A., Matveeva E.M., Kalinkina D.S. Soil nematode communities of the European part of Russia: latitudinal aspect // *Russ. J. of Nematology*. 2021. V. 29. № 2. P. 200. <https://doi.org/10.24412/0869-6918-2021-2-186-203>
6. Wasilewska L. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // *Russ. J. of Nematology*. 1997. V. 5. № 2. P. 113–126.
7. Briar S.S., Jagdale G.B., Cheng Z. et al. Indicative value of soil nematode food web indices and trophic group abundance in differentiating habitats with a gradient of anthropogenic impact // *Environmental Bioindicators*. 2007. V. 2. Iss. 3. P. 146–160. <https://doi.org/10.1080/15555270701590909>
8. Груздева Л.И., Матвеева Е.М. Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // *Труды Центра паразитологии*. Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов. М.: Наука, 2010. С. 71–80.
9. Мигунова В.Д., Кураков А.В. Структура микробной биомассы и трофические группы нематод в дерново-подзолистых почвах постагрогенной сукцессии в южной тайге (Тверская область) // *Почвоведение*. 2014. № 5. С. 584–589. [Migunova V.D., Kurakov A.V. Structure of the microbial biomass and trophic groups of

- nematodes in soddy-podzolic soils of a postagrogenic succession in the southern taiga (Tver oblast) // *Eurasian Soil Science*. 2014. V. 47. № 5. P. 453–458.
<https://doi.org/10.1134/S1064229314050160>
<https://doi.org/10.7868/S0032180X14050165>
10. *Матвеева Е.М., Сушук А.А., Калинин Д.С.* Сообщества почвенных нематод агроценозов с монокультурами (на примере Республики Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. Сер.: Экологические исследования. 2015. № 2. С. 16–32.
<https://doi.org/10.17076/eco16>
 11. *Freckman D.W., Ettema C.H.* Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 1993. V. 45. P. 239–261.
 12. *Háněl L.* An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia // *Applied Soil Ecology*. 2010. V. 46. P. 355–371.
 13. *Pan F.J., Yang L.Y., Wang C.L.* et al. Effects of mowing frequency on abundance, genus diversity and community traits of soil nematodes in a meadow steppe in northeast China // *Plant and Soil*. 2022. V. 473. Iss. 1–2. P. 89–107.
<https://doi.org/10.1007/s11104-020-04740-9>
 14. *De Goede R.G.M., Bongers T.* (eds.). Nematode communities of northern temperate grassland ecosystems. Giessen: Focus Verlag, 1998. 338 p.
 15. *van den Hoogen J., Geisen S., Routh D.* et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // *Nature*. 2019. V. 572. P. 194–198.
 16. *Gruzdeva L.I., Matveeva E.M., Kovalenko T.E.* Changes in soil nematode communities under the impact of fertilizers // *Eurasian Soil Science*. 2007. V. 40. № 6. P. 681–693.
 17. *van Eekeren N., Bos M., de Wit J.* et al. Effect of individual grass species and grass species mixtures on soil quality as related to root biomass and grass yield // *Applied Soil Ecology*. 2010. V. 45. P. 275–283.
 18. *Li Y., Liang S., Du X.* et al. Mowing did not mitigate the negative effects of nitrogen deposition on soil nematode community in a temperate steppe // *Soil Ecology Letters*. 2021. V. 3. Iss. 2. P. 125–133.
<https://doi.org/10.1007/s42832-020-0048-0>
 19. *Du Preez G., Daneel M., De Goede R.* et al. Nematode-based indices in soil ecology: Application, utility, and future directions // *Soil Biology and Biochemistry*. 2022. V. 169. P. 108640.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108640>
 20. *Austin E., Semmens K., Parsons Ch., Treonis A.* Granite rock outcrops: an extreme environment for soil nematodes? // *Journal of Nematology*. 2009. V. 41. № 1. P. 84–91.
 21. *Кудрин А.А., Конакова Т.Н., Таскаева А.А.* Сообщества почвенных нематод различных тундровых фитоценозов, отличающихся степенью развития кустарникового яруса // *Экология*. 2019. № 6. С. 419–428. [*Kudrin A.A., Konakova T.N., Taskaeva A.A.* Communities of soil nematodes of various tundra phytocenoses differing in the development level of the shrub layer // *Russ. J. of Ecology*. 2019. V. 50. № 6. P. 526–534.
<https://doi.org/10.1134/S1067413619060092>
<https://doi.org/10.1134/S036705971906009X>
 22. *Peneva V., Lazarova S., Elshishka M.* et al. Nematode assemblages of hair-grass (*Deschampsia* spp.) microhabitats from polar and alpine deserts in the Arctic and Antarctic // *Species and Communities in Extreme Environment*. Sofia – Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press, 2009. P. 419–438.
 23. *Vonk J.A., Breure A.M., Mulder C.* Environmentally-driven dissimilarity of trait-based indices of nematodes under different agricultural management and soil types // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2013. V. 179. P. 133–138.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.08.007>
 24. *Neher D.A.* Role of nematodes in soil health and their use as indicators // *Russ. J. of Nematology*. 2001. V. 33. P. 161–168.
 25. *Song D., Pan K., Tariq A.* et al. Large-scale patterns of distribution and diversity of terrestrial nematodes // *Applied Soil Ecology*. 2017. V. 114. P. 161–169.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.013>
 26. *Puissant J., Villenave C., Chauvin C.* et al. Quantification of the global impact of agricultural practices on soil nematodes: a meta-analysis // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. V. 161. P. 108383.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108383>
 27. *Кудрин А.А., Сушук А.А.* Методы исследования сообществ почвенных нематод // *Russ. J. of Ecosystem Ecology*. 2022. V. 7 (2).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-2-5>
 28. *van Bezooijen J.* Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University Press, 2006. 112 p.
 29. *Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M.* et al. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // *Journal of Nematology*. 1993. V. 25. № 3. P. 315–331.
 30. *Yeates G.W., Wardle D.A., Watson R.N.* Relationships between nematodes, soil microbial biomass and weed-management strategies in maize and asparagus cropping systems // *Soil biology and biochemistry*. 1993. V. 25. № 7. P. 869–876.
 31. *Одум Ю.* Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. С. 186–187.
 32. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontological Electronica*. 2001. V. 4 (1). P. 1–9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
 33. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing [сайт]. – Vienna, Austria, 2020. URL: <http://www.r-project.org/index.html>
 34. *Háněl L.* Recovery of soil nematode populations from cropping stress by natural secondary succession to meadow land // *Applied Soil Ecology*. 2003. V. 22. P. 255–270.
 35. *Wasilewska L.* Impact of human activities on nematode communities in terrestrial ecosystems // *Ecology of Arable Land*. Eds. Clarholm M., Bergstrom L. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1989. P. 123–132.
 36. *Zhao J., Neher D.A.* Soil nematode genera that predict specific types of disturbance // *Applied Soil Ecology*. 2013. V. 64. P. 135–141.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.11.008>
 37. *Muschiol D., Traunspurger W.* Life at the extreme: meiofauna from three unexplored lakes in the caldera of the Cerro Azul volcano, Galápagos Islands, Ecuador // *Aquatic Ecology*. 2009. V. 43. P. 235–248.
<https://doi.org/10.1007/s10452-008-9202-y>

УДК 595.142.34:57.084.2:543.545.2

ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИВНОГО ДОЖДЕВОГО ЧЕРВЯ *EISENIA NANA* (LUMBRICIDAE) НА СОДЕРЖАНИЕ ВОДОРАСТВОРИМЫХ ФОРМ КАТИОНОВ (NH_4^+ , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) В ПОЧВЕ

© 2023 г. К. А. Бабий^а, * , С. Ю. Князев^а, Д. В. Соломатин^а, Е. В. Голованова^а

^аОмский государственный педагогический университет, Россия 644043 Омск, наб. Тухачевского, 14

*e-mail: labinvert@omgpu.ru

Поступила в редакцию 14.10.2022 г.

После доработки 21.02.2023 г.

Принята к публикации 05.03.2023 г.

С помощью полевого имитационного эксперимента в мезокосмах оценивали влияние почвенно-подстилочных дождевых червей – инвазивного *E. nana* и аборигенного *E. nordenskioldi* (в монопопуляциях и при совместном содержании) – на доступность катионов (NH_4^+ , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) в почве. Установлены достоверное влияние обоих видов на рост содержания ионов натрия в слое почвы 10–15 см относительно контроля без червей, различия между моновариантами *E. nana* и *E. nordenskioldi* по содержанию ионов магния и кальция в слое 0–5 см и значимое влияние взаимодействия видов на рост доступности аммония в слое 20–30 см.

Ключевые слова: дождевые черви, почвенные макроэлементы, инвазивные виды, полевые мезокосмы, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059723040030, EDN: RQARAP

Дождевые черви являются экосистемными инженерами [1], регулируемыми такие важнейшие процессы, как почвообразование, инфильтрация воды, эмиссия парниковых газов, продуктивность растений и круговорот питательных веществ [2] за счет переработки опада, биотурбации и выделения копролитной массы. Распространение экзотических видов дождевых червей на новых территориях способно изменить физические, геохимические и биологические свойства почв [3–5].

Одним из последствий внедрения экзотических червей является изменение доступности и распределения макроэлементов в почве [6]. Эти процессы зарегистрированы в лиственных лесах северо-востока США, где инвазии европейских люмбрицид *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 и *L. terrestris* L., 1758 способствовали повышению доступности макроэлементов – кальция, магния и калия в верхних слоях почвы [7], а инвазии мегасколецид *Amyntas tokioensis* (Beddard, 1892) и *A. agrestis* (Goto & Hatai, 1899) – доступности Са, Mg, К, Р [6]. В полевом эксперименте вид *Metaphire (Amyntas) hilgendorfi* (Michaelsen, 1892) увеличивал содержание минерального азота в почве, причем сильнее, чем *L. rubellus* [9]. Напротив, экзотический *Pontoscolex corethrus* (Müller, 1857) в Колумбии [10] уменьшал доступность кальция и

магния по сравнению с почвами, где обитали аборигенные виды дождевых червей.

Совместное обитание аборигенных и экзотических видов может привести к изменениям их влияния на доступность биогенов, как было отмечено в работе [11] на примере содержания азота и углерода, а также изменить пространственную доступность элементов из-за изменения вертикальной локализации видов [12] и, следовательно, интенсивность их воздействия на слой почвы, в котором они обитали [13].

На территории юга Западной Сибири, уже заселенной европейскими видами-вселенцами *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) и *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) [14, 15], также обнаружен новый экзотический вид *Eisenia nana* Perel, 1985, который пришел с Рудного Алтая (Восточный Казахстан) [16]. Аборигенным видом для территории Западной Сибири является *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879). Как и *E. nana*, он относится к почвенно-подстилочным видам люмбрицид. Оба вида встречаются в слое почвы 0–20 см и являются возможными конкурентами за пространство и ресурсы [16]. Используемая в эксперименте нашей работы *Eisenia n. nordenskioldi* относится к шестой генетической линии [17].

Нами ранее был проведен лабораторный эксперимент, в результате которого установлено, что

Таблица 1. Гидрометеорологические данные (в числителе – температура воздуха, °С, в знаменателе – сумма выпавших осадков, мм) за вегетационные периоды 2000–2019 гг. (на основе данных ресурса ВНИИГМИ-МЦД [22])

Годы	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
2019	12.2/38.0	15.5/85.0	20.5/29.0	17.9/41.0	10.8/48.0	5.9/23.0
2000–2018:						
средняя	12.7/35.8	18.4/58.4	19.0/66.8	17.0/56.5	11.1/24.6	3.2/37.6
минимальная	7.7/5.0	15.8/13.0	16.4/8.0	14.8/14.0	8.5/4.0	–1.1/13.0
максимальная	17/106.0	21.4/136.0	22.8/162.0	19.2/144.0	13.4/63.0	6.0/87.0

E. nana изменяет доступность аммония и калия по сравнению с контрольными почвами [18], а также его воздействие отличалось от воздействия нативного *E. n. nordenskioldi*. Для лучшего понимания процессов изменения доступности макроэлементов с учетом совместного обитания видов мы заложили серию полевых экспериментов, которые наиболее приближены к естественным условиям [19] и дают возможность экстраполировать полученные результаты на условия природных экосистем [20].

Цель настоящей работы – сравнительная оценка влияния экзотического *E. nana* и аборигенного *E. nordenskioldi* – в монопопуляциях и при их совместном обитании – на изменение доступности водорастворимых форм катионов NH_4^+ , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} в почве, выполненная в полевом эксперименте методом почвенных мезокосмов.

Как наиболее вероятные проверяли следующие гипотезы: 1) инвазивный вид *E. nana* будет изменять доступность катионов в почве по сравнению с контролем (без червей); 2) доступность катионов в почве под влиянием нативного *E. nordenskioldi* и экзотического *E. nana* будет различаться; 3) взаимодействие видов окажет иное влияние на состав катионов в почве, чем отдельные виды в моновариантах; 4) активность дождевых червей окажет влияние на перераспределение катионов между слоями почвы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве площадки для проведения исследования использовали территорию полевого стационара Омского государственного педагогического университета (г. Омск). Тип почвы – лугово-черноземные (Calcic CHERNOZEMS по WRB, 2006 [21]). На площадке доминировал *A. caliginosa* (25–113 особей/м²), встречался *L. rubellus* (1–5 особей/м²). В почве сопредельного лесного участка обитали *D. octaedra*, *A. caliginosa* и 6-я генетическая линия *E. nordenskioldi*. В данном типе почвы *E. nana* и 6-я генетическая линия *E. nordenskioldi* встречаются преимущественно в экотонах – на границе леса и луга с большим количеством опада широколиственных пород деревьев.

Эксперимент длился 92 дня – с 10 июля по 10 октября 2019 г. (в вегетационный период) и имел блочный рандомизированный дизайн с пятью повторностями. Климатические условия в период проведения эксперимента были типичными по сравнению со среднемноголетней нормой (табл. 1). Немного отличались средние количества осадков по месяцам, что нивелировалось искусственным поддержанием оптимального уровня влажности почв в мезокосмах. В качестве вариантов эксперимента использовали монокультуры двух видов дождевых червей, двухвидовые ассоциации (совместное обитание обоих видов), а также контроль (без червей). Всего было 20 мезокосмов.

Сбор дождевых червей проводился на территории Омской области на двух участках: инвазивный почвенно-подстилочный *E. nana* был отобран в окрестностях с. Чернолучье (55°16′ с.ш., 73°01′ в.д.), а нативный почвенно-подстилочный *E. nordenskioldi* в г. Омске на территории Парка культуры и отдыха им. 30-летия Победы (54°57′ с.ш., 73°21′ в.д.). В каждом варианте эксперимента, кроме контроля, было заложено по 12 половозрелых особей в монокультурах и по 6 особей каждого вида в двухвидовых ассоциациях.

Мезокосмы представляли собой трубы из ПВХ длиной 0.5 м и диаметром 0.25 м, дно которых было запечатано мельничным газом. Каждый мезокосм наполняли заранее просеянной почвой (размер ячейки 4 мм) с сохранением естественного профиля почвы на площадке исследования. Просеивание необходимо для удаления макрофауны. Подстилку закладывали из сухих листьев *Populus tremula* (L., 1753), массой 12.0 ± 0.1 г на каждый мезокосм. После установки в почву верх трубы также был запечатан мельничным газом. Для исключения перехода дождевых червей в диапаузу производился полив объемом 450 мл дистиллированной воды каждого мезокосма раз в неделю при условии, что средняя влажность почвы была ниже 40% на глубине слоя 15 см.

После экспозиции мезокосмы были извлечены из грунта и разобраны с отбором почвенных проб послойно. Шаг отбора проб составлял 5 см до глубины 20 и 10 см – до оставшихся 50 см. Для анализа использовали верхние 30 см почвы, так как эта глубина является основным жизненным

Таблица 2. Двухфакторный тест ANOVA для оценки влияния вида люмбрицид и слоя почвы на изменение состава почвенных катионов

Фактор	df	NH ₄ ⁺	K ⁺	Na ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺
Вид	3	2.01	1.5	3.97*	1.29	1.72
Слой	4	4.48**	12.6***	49.0***	94.2***	100.8***
Вид + слой	12	3.01**	0.593	1.49	1.79	1.91*

Примечание. Уровень значимости результатов исследований: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

Таблица 3. Однофакторный тест ANOVA для оценки влияния фактора “вид” на изменение состава катионов в отдельных слоях почвы

Слой, см	df	NH ₄ ⁺	K ⁺	Na ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺
0–5	3	0.87	0.49	0.23	6.89**	9.74***
5–10	3	1.98	0.21	1.14	0.76	0.73
10–15	3	0.87	2.12	4.75*	0.69	0.99
15–20	3	4.02*	1.39	0.63	1.43	1.87
20–30	3	5.00*	0.72	3.58*	1.82	1.01

Примечание. Уровень значимости результатов исследований: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

пространством для видов, питающихся остатками неразложившейся растительности на поверхности почвы [23].

Общая численность половозрелых особей обоих видов в мезокосмах значимо снизилась ($p = 0.05$), а выживаемость половозрелых составила для *E. nana* $74 \pm 18\%$, а для *E. n. nordenskioldi* – $83 \pm 9\%$. Биомассы обоих видов также значимо уменьшились ($p = 0.05$): *E. nana* потеряла $24 \pm 23\%$, а *E. n. nordenskioldi* – $60 \pm 6\%$. При этом значимых различий по выживаемости и изменению биомассы между видами не обнаружено.

Содержание водорастворимых форм катионов аммония, калия, натрия, магния и кальция в высушенных пробах почв определяли в соответствии с методикой ПНД Ф 16.1:2.2:2.3.74-2012 с помощью системы капиллярного электрофореза “Капель-104Т” (Люмэкс, Россия).

Нормальность данных оценивали с помощью теста Шапиро-Уилка в программном пакете Statistica 13.0. Анализ методом главных компонент (РСА) был выполнен в программном пакете R (package “FactoMinerR”) [24]. Оценку влияния дождевых червей на состав катионов провели с помощью двух- и однофакторного ANOVA, а также попарного критерия Тьюки (Tukey HSD test) в программном пакете Statistica 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно двухфакторному ANOVA (табл. 2), фактор “слой почвы” повлиял на содержание всех измеренных катионов ($p < 0.05$), а фактор “вид” дождевых червей только на содержание

ионов натрия ($p < 0.05$). Взаимодействие факторов оказывало влияние на содержание ионов аммония и кальция.

На факторных плоскостях РСА наблюдаются тенденции к разделению инвазивного и нативного видов в верхних трех слоях почвы (рис. 1) по содержанию ионов кальция и магния, а также ионов калия в слое 5–10 см. В более глубоких слоях данные тенденции выражены меньше (рис. 2).

Обнаружены четкие тренды увеличения доступности Ca²⁺ и Mg²⁺ и снижения доступности Na⁺ с глубиной почвы в большинстве вариантов эксперимента (рис. 3а, б и 4б): *E. nordenskioldi* в слое 0–5 см приближает степень доступности Ca²⁺ и Mg²⁺ к уровню, наблюдаемому в более глубоких слоях; напротив, доступность Na⁺ в слоях 10–15 и 20–30 см под влиянием червей приближается к уровню, наблюдаемому в слое 0–5 см.

Согласно ANOVA, в верхних 5 см почвы выражены значимые различия между вариантами по содержанию магния и кальция (табл. 3). Доступность этих катионов увеличилась в вариантах, где обитал один вид *E. nordenskioldi*, по сравнению с контролем и вариантами с инвазивным *E. nana* (рис. 3). При совместном обитании такой эффект не наблюдался. В слое 5–10 см значимых различий по доступности катионов не обнаружено (см. табл. 3). В слое 10–15 см и нативный, и экзотический виды значимо увеличили содержание доступного натрия относительно контрольной почвы (см. табл. 3, рис. 4).

Значимых отличий от контроля по содержанию катионов в слое 15–20 см не отмечено, тем не

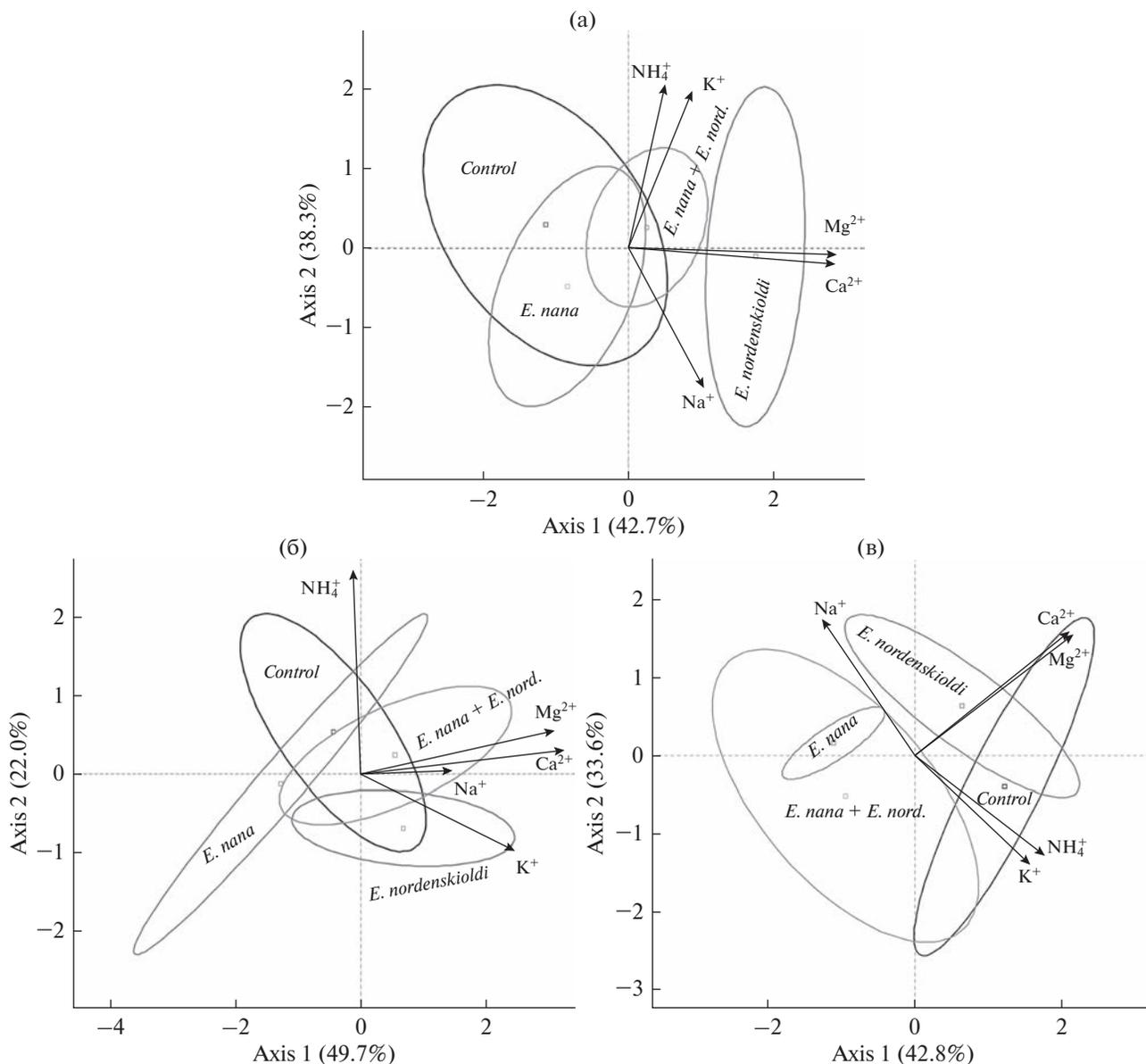


Рис. 1. Факторные плоскости и соответствующие корреляционные векторы оценки методом PCA влияния нативного и инвазивного видов дождевых червей на изменение состава почвенных катионов методом PCA в слоях 0–5 (а), 5–10 (б) и 10–15 (в) см.

менее в вариантах с экзотическим *E. nana* (и моноварианты, и при совместном обитании с *E. nordenskioldi*) содержание аммония было значимо меньше, чем в вариантах, где обитал один нативный вид (рис. 4). В слое 20–30 см наблюдалось значимое увеличение доступного аммония в вариантах, где обитали оба вида, относительно моновариантов. В этом же слое в вариантах, где присутствовал нативный вид *E. nordenskioldi*, отмечалось увеличение доступности натрия относительно контрольных мезокосмов, а в варианте, где обитал только экзотический *E. nana*, различий с контролем не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Учитывая слабую изученность экологии вида *E. nordenskioldi* и практически отсутствие информации об экологии *E. nana*, за исключением наших исследований в лабораторных условиях [18, 25], ответы на поставленные гипотезы в данной статье предоставляют первые данные о влиянии указанных видов на доступность макроэлементов почвы в полевых условиях.

Первая гипотеза подтвердилась частично в отношении ионов натрия, содержание которых в присутствии *E. nana* увеличилось в слое 10–15 см (см. рис. 4). В лабораторных экспериментах, про-

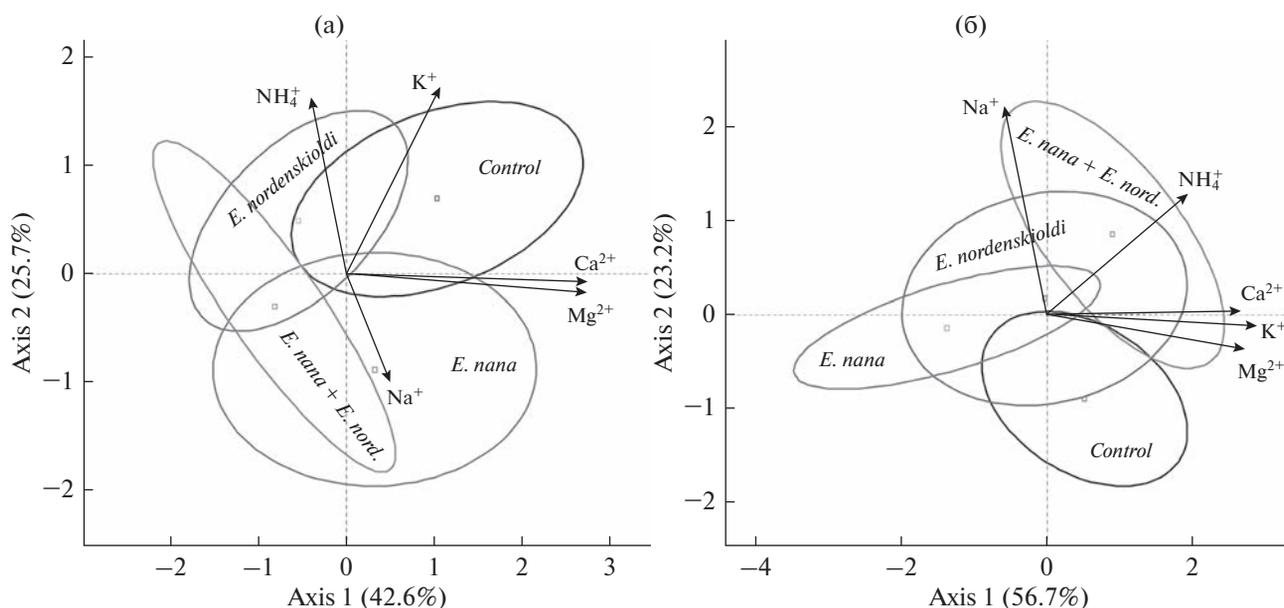


Рис. 2. Факторные плоскости и соответствующие корреляционные векторы оценки методом PCA влияния нативного и инвазивного видов дождевых червей на изменение состава почвенных катионов в слоях 15–20 (а) и 20–30 (б) см.

веденных в небольших микрокосмах с той же почвой и подстилкой, присутствие *E. nana* сильнее влияло на состав катионов: в почве увеличилась доступность NH_4^+ и K^+ [18], в копролитах увеличилась доступность NH_4^+ , K^+ , Mg^{2+} , а Na^+ уменьшилась [25].

Вторая гипотеза, т.е. различия в доступности катионов (Ca^{2+} , Mg^{2+} и NH_4^+) между моновариантами *E. nana* и *E. nordenskioldi* (см. рис. 3, 4), подтвердилась. Возможным объяснением этого результата могли быть различия в модификации *E. nana* и *E. nordenskioldi* микробного сообщества почвы, влияющего на доступность катионов. Видоспецифичность микробиома [27] и трансформации структуры почвы [26] выявлены для разных видов дождевых червей [27], хотя еще не изучены для *E. nana* и *E. nordenskioldi*. Например, показано, что состав бактериальных сообществ кишечника у родственных видов *Aporrectodea caliginosa* – *A. tuberculata* (Eisen, 1874) [28] и *Amyntas tokioensis* – *A. agrestis* различается [29]. При этом известно, что виды во второй паре по-разному влияли на доступность обменных макроэлементов Ca^{2+} и Mg^{2+} в почве [6].

Другой причиной различий в доступности Ca^{2+} в верхнем слое почвы между потребителями подстилки *E. nordenskioldi* и *E. nana* могла стать разная интенсивность продукции карбоната кальция их известковыми железками, которая также видоспецифична [30]. Магний является сопутствующим кальцию элементом в почвенных процессах [31], что выражается в сходных тенденциях

по изменению доступности их ионов в почве. В нашем лабораторном эксперименте копролиты *E. nana* и *E. nordenskioldi* также различались по доступности Ca^{2+} и Mg^{2+} [25].

Третья гипотеза частично подтвердилась (только в отношении ионов аммония в глубоких горизонтах почвенного профиля) и нуждается в дальнейшей верификации. В монокультуре в слое 15–20 см *E. nordenskioldi* способствовал увеличению доступности NH_4^+ , что, видимо, связано с более глубокими вертикальными миграциями вида по сравнению с *E. nana* [16]. В двухвидовом варианте взаимодействие с *E. nana*, видимо, вынудило *E. nordenskioldi* уходить глубже, что привело к повышению доступности NH_4^+ в слое 20–30 см по сравнению с моновариантами обоих видов (см. рис. 4а). Известно, что при совместном обитании по сравнению с монопопуляциями возникает конкуренция за жизненное пространство, изменяются локализация видов дождевых червей в почвенном слое [32] и соответственно интенсивность их влияния на характеристики почвы [12].

Наличие коконов и ювенильных особей в нижних слоях в вариантах с *E. nordenskioldi*, наравне с описанным выше влиянием половозрелых особей, могло также стать возможной причиной повышения доступности NH_4^+ за счет создания дополнительных горячих точек микробной активности [33] и непосредственно за счет смертности молодых особей, когда разложение коконов и тканей тел дождевых червей могло также служить источником NH_4^+ [34]. По нашим дан-

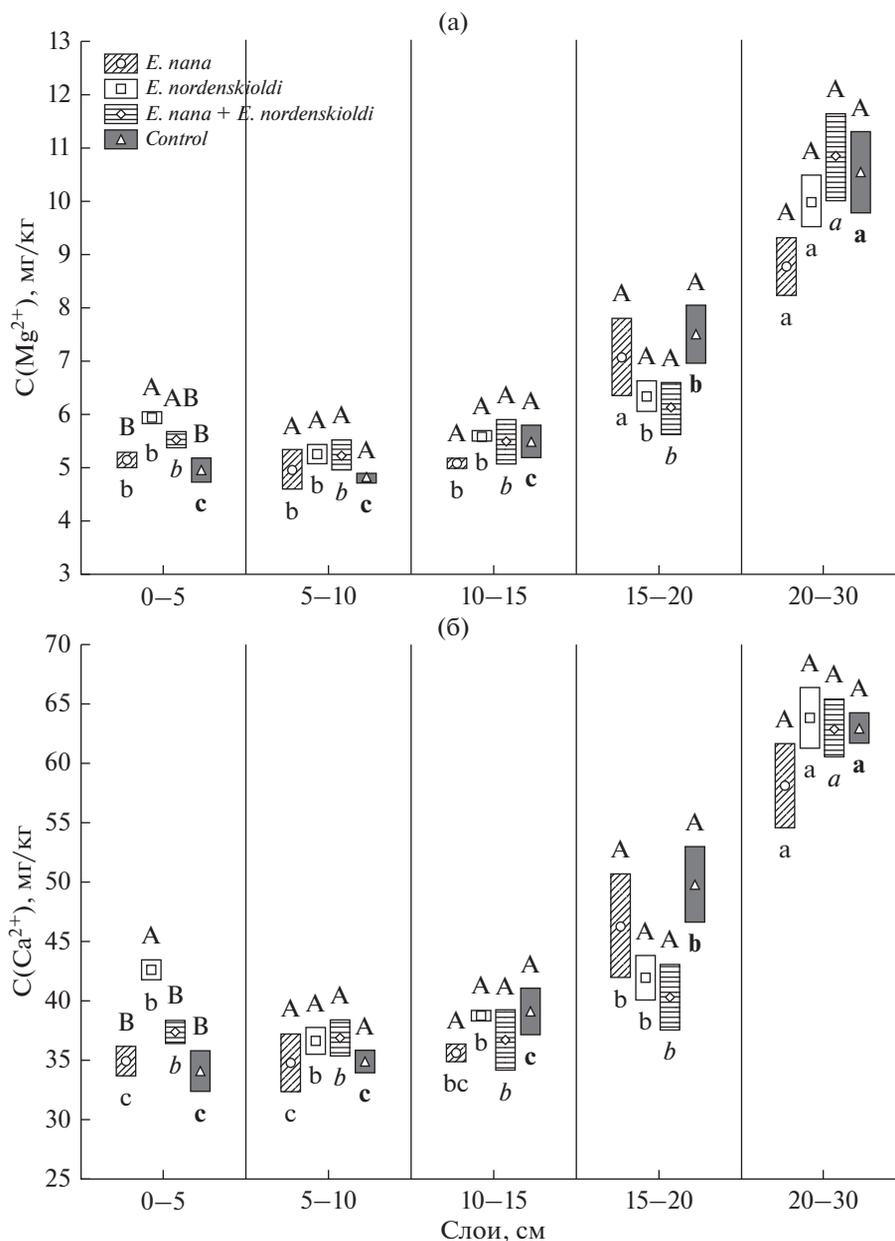


Рис. 3. Содержание катионов магния (а) и кальция (б) в разных слоях почвы в мезокосмах с монокультурами *E. nana* и *E. nordenskioldi* и при их совместном содержании. Здесь и на рис. 4 варианты с разными буквами значимо различаются ($p < 0.05$); заглавные буквы показывают сравнение между видами в каждом слое, строчные – сравнение между слоями для каждого вида; вертикальные столбцы обозначают \pm стандартную ошибку.

ным, в большинстве исследуемых коконов *E. nordenskioldi* ($n = 27$) обнаруживалось по одной особи дождевых червей (67%), но встречались единичные коконы с двумя особями (7%), а количество обнаруженных ювенильных особей было меньше количества пустых вскрытых коконов, т.е. смертность ювенильных особей могла быть значительной.

Следует отметить, что в моноварианте с *E. nana* ювенильные особи и коконы отсутствовали и не могли вносить свой вклад в изменение до-

ступности NH_4^+ , а выживаемость и потеря массы у половозрелых *E. nordenskioldi* и *E. nana* в моно- и дикультуре значимо не различались.

Четвертая гипотеза подтвердилась: содержание NH_4^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} значимо различалось между слоями (см. табл. 2, 3 и рис. 3, 4). Изучаемые нами почвенно-подстилочные виды изменили доступность больше в верхних слоях почвы (см. рис. 1), где *E. nana* [16] и *E. nordenskioldi* [35] в основном и обитают.

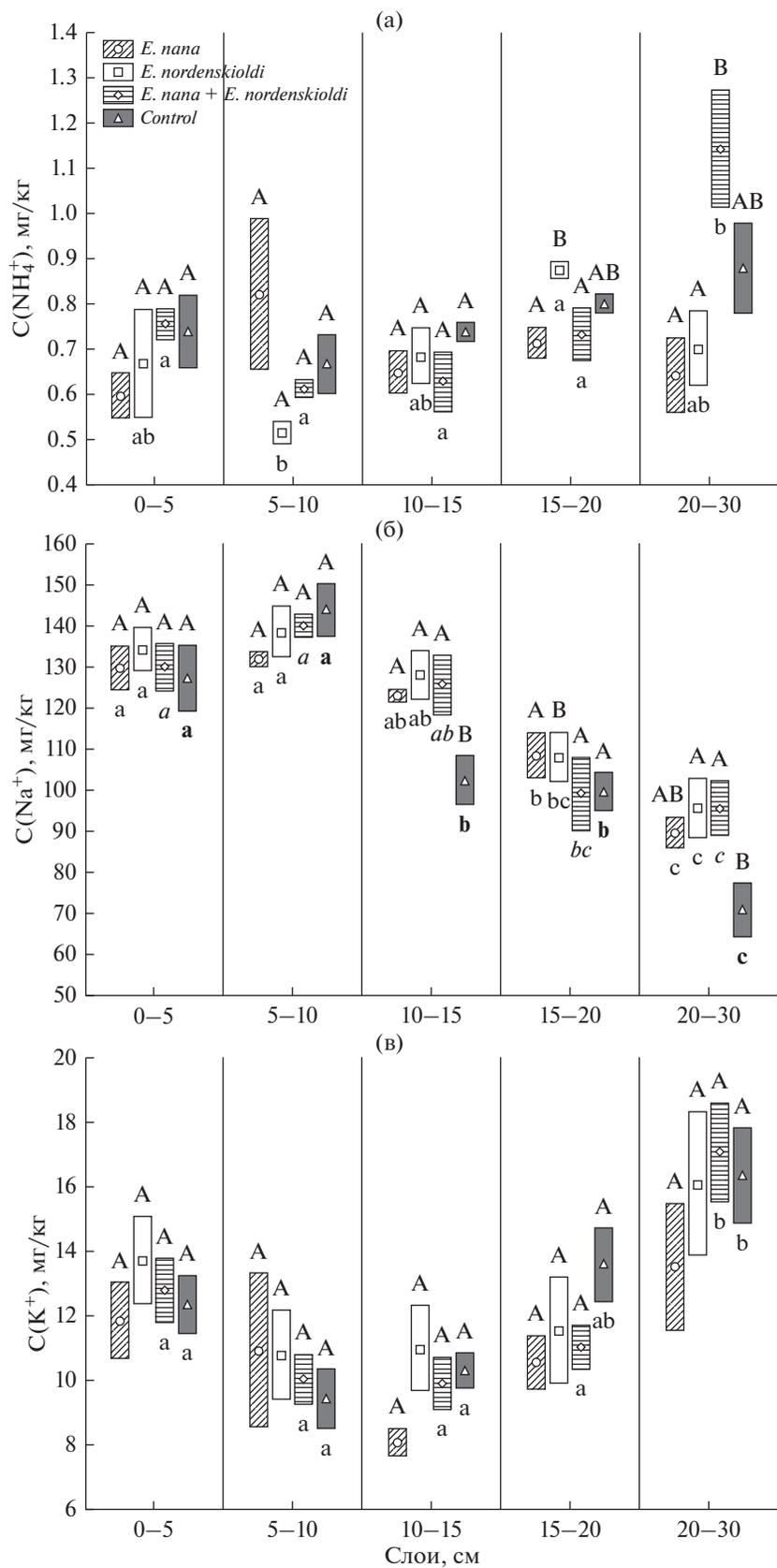


Рис. 4. Содержание катионов аммония (а), натрия (б) и калия (в) в разных слоях почвы в мезокосмах с монокультурами *E. nana* и *E. nordenskioldi* и при их совместном содержании. Варианты с разными буквами значимо различаются ($p < 0.05$).

Приближение в моновариантах *E. nordenskioldi* уровня доступности Ca^{2+} и Mg^{2+} в слое 0–5 см к показателям нижних слоев почвы в отличие от моновариантов с *E. nana* (см. рис. 3а, б) может быть обусловлено концентрацией копролитов *E. nordenskioldi* в верхнем слое. По нашим данным [25] известно, что копролиты *E. nordenskioldi* в той же почве и подстилке, что использовались в настоящем эксперименте, более обогащены Ca^{2+} и Mg^{2+} , чем копролиты *E. nana*.

Причиной отсутствия влияния *E. nana* на доступность катионов калия, магния, кальция по сравнению с контролем может быть небольшая продолжительность вегетационного периода [36], в течение которого дождевые черви не успели трансформировать почву, поэтому дизайн нашего эксперимента предполагает еще две серии длительностью в 1 и 4 года для изучения динамики процесса изменения доступности макроэлементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашем эксперименте *E. nana* не повлиял на доступность в почве большинства почвенных катионов, кроме натрия в слое 10–15 см, по сравнению с контролем. Моноварианты с *E. nana* и *E. nordenskioldi* различались по доступности Ca^{2+} , Mg^{2+} в слое 0–5 см и NH_4^+ – в слое 15–20 см. Взаимодействие *E. nana* и *E. nordenskioldi* не повлияло на доступность K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , но способствовало увеличению содержания аммония в слое 20–30 см по сравнению с моновариантами *E. nana* и *E. nordenskioldi*.

Таким образом, инвазивный вид *E. nana* в левом эксперименте оказал ограниченное влияние на доступность почвенных катионов за вегетационный период, что не исключает вероятности значимых изменений за более длительное время.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-14-20034) и Минпрома Омской области (грант № 32-С от 22.06.2022).

В ходе проведения исследования соблюдались все применимые этические нормы обращения с животными.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lavelle P., Decaens T., Aubert M. et al. Soil invertebrates and ecosystem services // *European J. of Soil Biology*. 2006. V. 42. P. 3–15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>
2. Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A. et al. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services // *European J. of Soil Science*. 2013. V. 64. P. 161–182. <https://doi.org/10.1111/ejss.12025>
3. Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M. et al. Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004. V. 2. P. 427–435. <https://doi.org/10.2307/3868431>
4. Eisenhauer N. The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods // *Pedobiologia*. 2010. V. 53. P. 343–352. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2010.04.003>
5. Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M. et al. Invasive earthworms erode soil biodiversity: a meta-analysis // *Journal of Animal Ecology*. 2018. V. 87. P. 162–172. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12746>
6. Richardson J.B., Johnston M.R., Herrick B.M. Invasive earthworms *Amyntas tokioensis* and *Amyntas agrestis* alter macronutrients (Ca, Mg, K, P) in field and laboratory forest soils // *Pedobiologia*. 2022. V. 91–92. 150804. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2022.150804>
7. Resner K., Yoo K., Sebestyen S.D. et al. Invasive earthworms deplete key soil inorganic nutrients (Ca, Mg, K, and P) in a northern hardwood forest // *Ecosystems*. 2015. V. 18. № 1. P. 89–102. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9814-0>
8. Chang C.-H., Marie Bartz L.C., Brown G. et al. The second wave of earthworm invasions in North America: biology, environmental impacts, management and control of invasive jumping worms // *Biological Invasions*. 2021. V. 23. P. 3291–3322. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02598-1>
9. Greiner H.G., Kashian D.R., Tiegs S.D. Impacts of invasive Asian (*Amyntas hilgendorfi*) and European (*Lumbricus rubellus*) earthworms in a North American temperate deciduous forest // *Biological Invasions*. 2012. V. 14. № 10. P. 2017–2027. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0208-y>
10. Marichal R., Martinez A.F., Praxedes C. et al. Invasion of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) in landscapes of the Amazonian deforestation arc // *Applied Soil Ecology*. 2010. V. 46. P. 443–449. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.09.001>
11. Huang C.Y., González G., Hendrix P. Resource utilization by native and invasive earthworms and their effects on soil carbon and nitrogen dynamics in Puerto Rican soils // *Forests*. 2016. V. 7. 277. <https://doi.org/10.3390/f7110277>
12. Felten D., Emmerling C. Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages // *Biology and Fertility of Soils*. 2009. V. 45. P. 789–797. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0393-8>
13. Ferlian O., Thakur M.P., Gonzalez A. et al. Soil chemistry turned upside down: A meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties // *Ecology*. 2020. V. 101. № 3. e02936. <https://doi.org/10.1002/ecy.2936>
14. Голованова Е.В. Дождевые черви Омской области // Труды Томского гос. ун-та. Сер. биол. 2010. Т. 275. С. 111–113.
15. Голованова Е.В., Князев С.Ю., Бабий К.А., Цвирко Е.И. Распространение чужеродного вида дождевых чер-

- вей *Aporrectodea caliginosa* в естественных местобитаниях Омской области // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему: Сб. науч. тр. конф. Омск: Изд-во Омск. гос. пед. ун-та, 2020. С. 299–302.
16. Golovanova E.V., Kniazev S.Y., Babiy K.A. et al. Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia // *Ecologica Montenegrina*. 2021. V. 45. P. 48–61. <https://doi.org/10.37828/em.2021.45.9>
 17. Shekhovtsov S.V., Shipova A.A., Poluboyarova T.V. et al. Delimitation of the *Eisenia nordenskioldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data // *Frontiers in Genetics*. 2020. V. 11. e01508. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.598196>
 18. Бабий К.А., Князев С.Ю., Голованова Е.В., Абраменко А.С. Влияние экзотического *Eisenia nana* (Opisthoroga, Lumbricidae) на катионный состав трех типов почв юга Западной Сибири (эксперимент в микрокосмах) // *Russ. J. of Ecosystem Ecology*. 2021. V. 6. № 3. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-3-4>
 19. Kampichler C., Bruckner A., Kandeler E. Use of enclosed model ecosystems in soil ecology: a bias towards laboratory research // *Soil Biology and Biochemistry*. 2001. V. 33. № 3. P. 269–275. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00140-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00140-1)
 20. Ros M.B.H., Hiemstra T., van Groenigen J.W. et al. Exploring the pathways of earthworm-induced phosphorus availability // *Geoderma*. 2017. V. 303. P. 99–109. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.05.012>
 21. IUSS Working Group WRB. World reference base for soil resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. Rome: FAO, 2006. 145 p.
 22. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Александрова Т.М. Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадков на метеорологических станциях России и бывшего СССР (tttr). Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620942. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данных> (Дата обращения 16.12.2022).
 23. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.
 24. Lê S., Josse J., Husson F. FactoMineR: An R package for multivariate analysis // *J. of Statistical Software*. 2008. V. 25. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
 25. Babiy K.A., Kniazev S.Yu., Golovanova E.V. et al. What determines ion content of Lumbricid casts: soil type, species, or ecological group? // *Polish J. of Ecology*. 2021. V. 69. № 2. P. 96–110. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2021.69.2.003>
 26. Frazao J., de Goede R.G.M., Capowiez Y., Pulleman M.M. Soil structure formation and organic matter distribution as affected by earthworm species interaction and crop residues placement // *Geoderma*. 2019. V. 338. P. 453–463. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.033>
 27. Aira M., Pérez-Losada M., Crandall K. A., Domínguez J. Host taxonomy determines the composition, structure, and diversity of the earthworm cast microbiome under homogenous feeding conditions // *FEMS Microbiology Ecology*. 2022. V. 98. № 9. fiac093. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiac093>
 28. Sapkota R., Santos S., Farias P. et al. Insights into the earthworm gut multi-kingdom microbial communities // *Science of the Total Environment*. 2020. V. 727. e138301. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138301>
 29. Price-Christenson G.J., Johnston M.R., Herrick B.M., Yannarell A.C. Influence of invasive earthworms (*Amyntas* spp.) on Wisconsin forest soil microbial communities and soil chemistry // *Soil Biology and Biochemistry*. 2020. V. 149. 107955. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107955>
 30. Canti M.G., Pearce T.G. Morphology and dynamics of calcium carbonate granules produced by different earthworm species // *Pedobiologia*. 2003. V. 47. P. 511–521. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00221>
 31. Wu J., Zhang C., Xiao L. et al. Impacts of earthworm species on soil acidification, Al fractions, and base cation release in a subtropical soil from China // *Environmental Science and Pollution Research*. 2020. V. 27. № 27. P. 33446–33457. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-05055-8>
 32. Uvarov A.V. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: Their role for earthworm performance and ecosystem functioning // *Pedobiologia*. 2009. V. 53. № 1. P. 1–27. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2009.05.001>
 33. Kuzuyakov Y., Blagodatskaya E. Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review // *Soil Biology Biochemistry*. 2015. V. 83. P. 184–199. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025>
 34. Ahmed N., Al-Mutairi K.A. Earthworms effect on microbial population and soil fertility as well as their interaction with agriculture practices // *Sustainability*. 2022. V. 14. № 13. 7803. <https://doi.org/10.3390/su14137803>
 35. Kniazev S.Y., Kislyi A.A., Bogomolova I.N. et al. Territorial heterogeneity of the earthworm population (Opisthoroga, Lumbricidae) of Omsk oblast and environmental factors: A quantitative assessment of the relationship // *Contemporary Problems of Ecology*. 2022. V. 15. P. 484–493. <https://doi.org/10.1134/S1995425522050079>
 36. Nguyen Tu T., Vidal A., Quéneá K. et al. Influence of earthworms on apolar lipid features in soils after 1 year of incubation // *Biogeochemistry*. 2020. V. 147. P. 243–258. <https://doi.org/10.1007/s10533-020-00639-w>

УДК 574.474:581.524

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКОГО РЕСУРСА У СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКОГОРНОЙ ЗОНЫ РЕСПУБЛИКИ ДАГЕСТАН

© 2023 г. М. Ш. Магомедов^{a, b}, М. М. Магомедова^b

^aПрикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Россия 368025 Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45

^bАНО ВО «Научно-клинический центр имени Башларова», Россия 368025 Махачкала

*e-mail: mmsh78@mail.ru

Поступила в редакцию 18.04.2022 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 31.03.2023 г.

Исследованы количественные и качественные характеристики питания некоторых совместно обитающих видов грызунов Высокогорной зоны Республики Дагестан. Рацион *S. uralensis* состоял из 23, *S. gud* – из 22, *M. arvalis* – из 27, *C. migtorius* – из 26 и *D. nitedula* – из 19 видов растений. Наиболее разнообразный рацион питания выявлен у обыкновенной полевки и серого хомячка. Весной в рационах грызунов доминировали осоки, летом рационы состояли преимущественно из злаков, а осенние – преимущественно из видов групп разнотравья и бобовых. У всех, кроме лесной сони, выявлена сопряженность рационов питания со структурой травянистой растительности. Максимальные значения степени сходства рационов грызунов выявлены в парах видов лесная мышь – гудаурская полевка, гудаурская полевка – серый хомячок, обыкновенная полевка – серый хомячок. В итоге достаточный уровень кормовой обеспеченности, широкая палитра микростаций и внутриволюционные механизмы адаптаций позволяют совместно обитать рассмотренным видам грызунов в районе исследования.

Ключевые слова: рацион питания, трофическая ниша, сосуществование, сообщество

DOI: 10.31857/S0367059723040066, **EDN:** RQFVMF

Проблема освоения и распределения трофического ресурса в пространстве и времени по-прежнему актуальна при изучении экологии сообществ. Раскрытие механизмов утилизации растительных ресурсов между совместно обитающими, экологически и таксономически близкими видами проливает свет на вопросы устойчивости и раскрывает закономерности функционирования многовидовых сообществ.

К настоящему времени выявлены основные типы количественных изменений в популяциях, определены главные факторы, влияющие на динамику структуры сообществ. Среди множества факторов, формирующих структуру сообществ животных, на первом месте стоят кормовые ресурсы [1–4]. Им отводится ведущая роль в формировании приспособительных регулирующих механизмов. Адаптивный характер регуляторных процессов определяется комплексом механизмов, направленных на поддержание оптимальной плотности населения в соответствии с постоянно меняющимися условиями и ресурсами среды [1, 5–7].

Распределение ресурсов в многовидовых сообществах принято изучать, взяв за основу концепцию экологической ниши, согласно которой виды в сообществах не могут бесконечно долго сосуществовать, если их требования к среде значительно совпадают. Следовательно, имеется механизм, позволяющий видам расходиться по ключевым факторам или ресурсам среды, – ими по праву являются корма, расхождение по качественному или количественному составу рациона питания, различия в потреблении в пространстве и времени и т.д.

Горные территории из-за ландшафтной мозаичности являются хорошей площадкой для изучения специфики сосуществования экологически близких видов и в целом путей формирования структуры сообществ. Наличие растительных, почвенных и микроклиматических отличий должно способствовать формированию механизмов, позволяющих обитать в общем пространстве большому количеству видов одного трофического звена.

Цель настоящей работы – оценить количественное и качественное распределение растительных кормов между видами сообщества мы-

шевидных грызунов Высокогорной физико-географической зоны Республики Дагестан. Для этого определили состав и доли поедаемых видов растений, выявили разнообразие поедаемых кормов, произвели расчет степени схожести рационов у видов грызунов, формирующих модельное сообщество.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в Высокогорной зоне Республики Дагестан, на территориях Горного ботанического сада РАН (41°03′–41°48′ с.ш., 46°13′–46°47′ в.д.) и Федерального заказника “Тляртинский” (41°03′–41°48′ с.ш., 46°13′–46°47′ в.д.). Полевой материал собирали весной (май), летом (июль) и осенью (октябрь) 2017–2020 гг., модельные участки расположены в диапазоне высот 1600–2200 м над ур.м. Рельеф территории сильно расчлененный, крутизна склонов в диапазоне от 20° до 75°.

Климат во всей горной части Дагестана резко континентальный с холодной зимой и прохладным летом. Средняя зимняя температура –7°С, средняя температура лета +16°С. Осадки распределяются неравномерно в зависимости от географического положения и степени расчлененности территории [8].

Исследования проводили в лесном и субальпийском поясах Высокогорной зоны. Леса располагаются преимущественно на склонах северной и восточной экспозиций; представлены сосна Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch), березы повислая (*Betula pendula* Roth), Литвинова (*B. litwinowii* Dolich.) и Раддэ (*B. raddeana* Trautv.), граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), дуб восточный (*Quercus macranthe* Fisch. & С.А. Mey. ex Hohen.). Из кустарников встречаются можжевельник полушаровидный (*Juniperus hemisphaerica* J. et C. Presl.), шиповник Камелина (*Rosa kamelinii* Hussejnov), рододендрон кавказский (*Rhododendron caucasicum* Pall.), кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch., A. Blytt), смородина Биберштейна (*Ribes biebersteinii* Berl., ex DC.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.). На южных склонах преобладают горные степи со злаково-разнотравной растительностью [9]. Весной растительные ассоциации представлены эфемерами и эфемероидами. В конце весны и летом злаки и разнотравье занимают доминирующее положение, осенью злаковые значительно снижают свое присутствие в фитоценозе, поэтому индекс видового разнообразия травянистой растительности был максимальным летом и осенью и минимален весной. Из травянистой растительности на опытных участках было определено 97 видов, наиболее типичные из которых осока печальная (*Carex tristis* Bieb.), вейник кавказский (*Calamagrostis caucasica* Trin.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), пырей ползучий

(*Elymus repens* Gould.), пролеска сибирская (*Scilla siberica* Haw.), полевка Лазистанская (*Agrostis lazica* Bal.), манжетка Кавказская (*Alchimilla caucasica* Bus.), буквица крупноцветковая (*Betonica grandiflora* K. Koch), подмаренник душистый (*Galium odoratum* L.), вероника альпийская (*Veronica alpina* L.) и др.

Индекс проективного покрытия на открытых участках $69.3 \pm 3.7\%$ ($n = 24$), в лесном пологе – $8.7 \pm 0.02\%$. Уровень травянистой биомассы в мае составил 6.1 ± 0.03 ц сухой массы на 1 га ($n = 43$), в июле – 3.74 ± 0.05 ц ($n = 35$) и в сентябре – 3.35 ± 0.02 ц ($n = 34$). Плотность древесной растительности 261 ± 19 инд./0.125 га, плотность кустарников – 687 ± 72 инд./0.125 га ($n = 8$).

В состав модельного сообщества вошли следующие виды мышевидных грызунов: малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pallas, 1778), гудаурская полевка (*Chionomys gud* Satunin, 1909), лесная соня (*Dryomys nitedula* Pallas, 1779), серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pallas, 1773). Животных отлавливали методом ловушко-линии. Для этого использовали давилки с плашками. Каждую учетную ночь выставляли 70–100 давилок-плашек. Места закладок давилок охватывали типичные станции в районе исследования. Расстояние между давилками составляло 5–7 м, в качестве приманки использовали смоченные в растительном масле семена подсолнуха. Все значения уловов переводили на 100 ловушко-ночей. Отловы вели две ночи. За период исследования было отработано 2400 ловушко-ночей и отловлено 207 животных, в том числе малая лесная мышь ($n = 68$), обыкновенная полевка ($n = 46$), гудаурская полевка ($n = 43$), лесная соня ($n = 28$), серый хомячок ($n = 22$). Показатели обилия грызунов в период исследования: малая лесная мышь – 2.8 ± 0.18 ос/100 ловушко-ночей, обыкновенная полевка – 1.92 ± 0.05 , гудаурская полевка – 1.79 ± 0.15 , серый хомячок – 0.92 ± 0.08 , лесная соня – 1.17 ± 0.11 .

Флористическое описание проводили стандартными методами полевой геоботаники [10]. Закладывали пробные площадки ($S = 50 \text{ м}^2$, $n = 8$), на которых определяли уровень фитомассы ($\text{г}/0.25 \text{ м}^2$) и проективное покрытие (%) травянистой растительности. Учет надземной фитомассы проводили методом укусов на участках площадью 0.25 м^2 с разбором укусов по видам с последующей сушкой и взвешиванием. Проективное покрытие травянистой растительности определяли с помощью сеточки Раменского. Параллельно с геоботаническими работами в тех же местах и в то же время проводили сборы экскрементов животных для дальнейшего анализа.

Рацион питания видов грызунов оценивали микростологическим кутикулярно-копрологическим методом [4]. Суть метода состоит в том,

что устойчивая к воздействию кислот и ферментов кутикулярная пленка эпидермиса растений выделяется в том же количестве, в каком была потреблена, причем форма и выросты эпителиальных клеток на кутикуле сохраняются. Видовой состав потребленных растений определяли путем сравнения отпечатанного на кутикуле орнамента эпидермальных клеток с заранее приготовленными эталонными образцами видов растений, произрастающих в местах проведения работы. Эталонные образцы были выполнены из разных частей растений (листья, стебли, семена и т.д.), слайды которых были внесены в компьютерную базу данных. В базу вошли 118 видов растений, произрастающих в районе исследования.

Выделение кутикулярной структуры из потребленных растений осуществляли путем мацерации. Содержимое желудков размачивали, диспергировали и помещали в тигель с азотной кислотой, затем нагревали до 40–50°C в вытяжном шкафу, в ходе чего вся органика, кроме кутикулы, сгорала. Оставшийся материал промывали, затем каплю взвеси помещали на предметное стекло. Под микроскопом в каждом образце исследовали не менее 50 полей зрения при увеличении объектива $\times 40$. В каждом поле зрения определяли и подсчитывали число кутикулярных фрагментов растений. Анализ прекращали после того, как в последующих полях зрения новые виды растений переставали появляться. Обычно в каждом образце определяли до 100 фрагментов растений. Всего было рассмотрено 1940 экз. фрагментов растений. Соотношение видов растений в рационе оценивали по доле фрагментов кутикулы каждого вида растения в непереваренных остатках. Материалом для анализа служило содержимое желудков животных. Селективность питания оценивали путем сопоставления долей видов растений в содержимом желудков и на участках, закладываемых в кормовых местообитаниях [4].

Корма животного происхождения не подвергали микрогистологическому кутикулярно-копрологическому анализу, их визуально отделяли от растительной части содержимого желудков.

Для количественной оценки разнообразия кормов в рационах видов грызунов модельного сообщества был использован индекс разнообразия Симпсона:

$$D = 1/\sum p_i^2,$$

где p_i – доля ресурса i в общем спектре используемого ресурса. Для того чтобы можно было сравнивать рационы питания разных видов грызунов, значение D стандартизировали, выразив его в масштабе от 0 до 1.0. Стандартизацию проводили предложенным Харлбертом способом [11];

$$D_{\text{stand}} = D - 1/D_{\text{max}} - 1,$$

где D – значение разнообразия рациона питания, D_{max} – максимальное число определенных видов кормов в рационе.

Для расчета степени сходства рационов питания у видов модельного сообщества грызунов был использован индекс [12]

$$O_{ij} = O_{ik} = \sum p_{ij} p_{ik} / \sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2},$$

где p_i – доля ресурса i , используемая видами j и k . Значения в диапазоне от 0 до 0.25 считались низкими, от 0.25 до 0.5 – средними, от 0.5 до 0.75 – высоким и от 0.75 и выше – очень высокими.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В рационах видов модельного сообщества грызунов было определено 54 вида растений. Рацион *S. uralensis* состоял из 23, *C. gud* – из 22, *M. arvalis* – из 27, *C. migtorius* – из 26 и *D. nitedula* – из 19 видов растений. Наиболее разнообразным рационом характеризовались обыкновенная полевка и серый хомячок (табл. 1). Для всех рассматриваемых видов грызунов выявлена закономерность сезонного превалирования в рационах видов определенных групп растений. Так, весной виды грызунов потребляли эфемеры и злаки, летом в рационе доминировали злаки и разнотравье, а осенью разнотравье, что совпадает с естественной сменой фаз фенологического цикла основных групп травянистых растений. Разнообразие кормов в рационах питания видов грызунов максимальным было летом, затем осенью, а минимальные значения наблюдали весной (см. табл. 1). Доля кормовых видов растений в рационах всех видов, кроме лесной сони, достоверно коррелировала с их долей в фитоценозах ($p \leq 0.05$).

Доминирование осоки в рационах питания рассматриваемых видов грызунов весной объясняется ее доминирующим положением в фитоценозе (59.2%). Определить видовую принадлежность видов семейства злаковых весной не удалось из-за отсутствия фаз колошения и цветения, поэтому все злаковые виды были объединены в общую группу в табл. 1, объем которой в рационах грызунов составлял не более 7%. Летом рацион состоял преимущественно из злаков, чья доля в фитоценозе составляла 68%. Осенью большая часть злаковых (до 90%) закончили естественный фенологический цикл и отмечались лишь злаки с зелеными основаниями стеблей. В этот период года содержание клетчатки у злаковых достигает максимальных величин [25]. Даже если учесть только метаболически активные части злаковых растений, они все равно доминируют по массе ($61.8 \pm 3.1\%$) в рассматриваемых фитоценозах. При этом в рационах каждого вида грызунов суммарная доля всех видов злаковых составляла чуть больше 11%. Осенний рацион состоял из видов

Таблица 1. Состав и доля поедаемых кормов у видов модельного сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Виды грызунов	Вид растения						
	Весна		Лето		Осень		
		%		%		%	
<i>S. uralensis</i>	<i>Festuca pratensis</i>	33.7	<i>Phleum pratense</i>	15.3	<i>Geranium sylvaticum</i>	22.4	
	<i>Carex tristis</i>	17.5	<i>Elytrigia repens</i>	13.4	<i>Alchemilla caucasica</i>	17.1	
	<i>Poa bulbosa</i>	11.3	<i>Calamagrostis caucasica</i>	12.5	<i>Trifolium pratense</i>	13.6	
	<i>Veronica alpina</i>	7.4	<i>Festuca pratensis</i>	10.7	<i>Andraea spp.*</i>	11.3	
	<i>Scilla siberica</i>	5.9	<i>Astragalus biebersteinii</i>	9.3	<i>Thymus serpyllum</i>	8.2	
	<i>Gallium spp.*</i>	3.7	<i>Trifolium pratense</i>	7.6	<i>Gallium spp.</i>	7.4	
	<i>Trifolium pratense</i>	3.2	<i>Gallium spp.</i>	5.7	<i>Spiraea hypericifolia</i>	6.7	
	<i>Alchemilla caucasica</i>	2.4	<i>Seseli libanotis</i>	5.8	<i>Sedum oppositifolium</i>	4.4	
	<i>Vicia cracca</i>	1.7	<i>Vicia cracca</i>	4.6	<i>Calamagrostis caucasica</i>	3.4	
	<i>Inula orientalis</i>	1.7	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3.7	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1.6	
	<i>Gramineae spp.*</i>	6.4	<i>Alchemilla caucasica</i>	2.5	Неопределенные	3.7	
	Неопределенные	4.9	<i>Ranunculus caucasicus</i>	1.2			
			Неопределенные	7.3			
		$D/D_{\text{stand}} = 5.68/0.47$ (n = 23)		$D/D_{\text{stand}} = 7.35/0.56$ (n = 26)		$D/D_{\text{stand}} = 7.57/0.69$ (n = 19)	
	<i>C. gud</i>	<i>Festuca pratensis</i>	29.7	<i>Festuca pratensis</i>	19.5	<i>Alchemilla caucasica</i>	22.1
<i>Poa bulbosa</i>		24.4	<i>Alchemilla caucasica</i>	16.9	<i>Andraea spp.</i>	16.1	
<i>Gallium spp.</i>		18.7	<i>Elytrigia repens</i>	14.5	<i>Betonica grandiflora</i>	13.2	
<i>Veronica alpina</i>		14.1	<i>Calamagrostis caucasica</i>	10.7	<i>Lathyrus cyaneus</i>	10.6	
<i>Alchemilla caucasica</i>		9.4	<i>Agrostis lazica</i>	9.8	<i>Trifolium pratense</i>	9.4	
<i>Cerastium multiflorum</i>		8.5	<i>Gallium spp.</i>	9.2	<i>Spiraea hypericifolia</i>	7.7	
<i>Gramineae spp.</i>		7.6	<i>Betonica grandiflora</i>	8.2	<i>Calamagrostis caucasica</i>	4.6	
<i>Ornithogalum balansae</i>		4.4	<i>Ranunculus caucasicus</i>	4.1	<i>Thymus serpyllum</i>	4.1	
<i>Trifolium pratense</i>		4.3	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3.4	<i>Vaccinium myrtillus</i>	2.6	
<i>Scilla siberica</i>		3.7	<i>Thymus serpyllum</i>	2.2	<i>Gallium spp.</i>	2.4	
Неопределенные		2.8	<i>Pastinaca armena</i>	1.4	<i>Elytrigia repens</i>	3.5	
					Неопределенные	3.7	
		$D/D_{\text{stand}} = 4.34/0.39$ (n = 12)		$D/D_{\text{stand}} = 7.85/0.71$ (n = 14)		$D/D_{\text{stand}} = 7.95/0.66$ (n = 17)	
<i>M. arvalis</i>	<i>Poa bulbosa</i>	15.2	<i>Calamagrostis caucasica</i>	16.5	<i>Andraea spp.</i>	18.5	
	<i>Festuca pratensis</i>	13.3	<i>Betonica grandiflora</i>	13.7	<i>Geranium sylvaticum</i>	15.3	
	<i>Gallium spp.*</i>	12.1	<i>Briza media</i>	11.0	<i>Betonica grandiflora</i>	14.1	
	<i>Convolvulus arvensis</i>	10.5	<i>Phleum pratense</i>	10.1	<i>Trifolium pratense</i>	12.7	
	<i>Ranunculus caucasicus</i>	9.5	<i>Dactylis glomerata</i>	9.6	<i>Alchemilla caucasica</i>	9.8	
	<i>Primula algida</i>	8.5	<i>Elytrigia repens</i>	9.1	<i>Thymus serpyllum</i>	8.3	
	<i>Vicia cracca</i>	7.7	<i>Gallium spp.</i>	8.3	<i>Hordeum violaceum</i>	6.5	
	<i>Astrantia biebersteinii</i>	6.6	<i>Trifolium pratense</i>	5.8	<i>Sedum oppositifolium</i>	5.2	
	<i>Ornithogalum balansae</i>	4.6	<i>Linum nervosum</i>	4.4	<i>Dactylis glomerata</i>	2.7	
	<i>Potentilla multifida</i>	2.7	<i>Achillea millefolium</i>	2.5	<i>Calamagrostis caucasica</i>	1.3	
	<i>Trifolium pratense</i>	1.1	<i>Thymus serpyllum</i>	2.3	Неопределенные	5.5	
	<i>Gramineae spp.*</i>	6.7	<i>Vicia cracca</i>	2.1			
	Неопределенные	1.5	<i>Salvia beckeri</i>	1.8			
			<i>Bupleurum longiradiatum</i>	1.2			
			Неопределенные	1.6			
		$D/D_{\text{stand}} = 9.93/0.76$ (n = 12)		$D/D_{\text{stand}} = 9.97/0.66$ (n = 18)		$D/D_{\text{stand}} = 7.96/0.72$ (n = 16)	

Таблица 1. Окончание

Виды грызунов	Вид растения						
	Весна		Лето		Осень		
		%		%		%	
<i>D. nitedula</i>	<i>Quercus petraea</i>	31.5	<i>Rosa</i> spp.*	21	<i>Rosa</i> spp.	20.1	
	<i>Poa bulbosa</i>	18.6	<i>Spiraea hypericifolia</i>	17	<i>Quercus petraea</i>	17.2	
	<i>Rubus saxatilis</i>	11.9	<i>Phleum pratense</i>	14.3	<i>Lathyrus cyaneus</i>	15.1	
	<i>Trifolium pratense</i>	9.2	<i>Quercus petraea</i>	13.2	<i>Geranium sylvaticum</i>	9.5	
	<i>Betula raddeana</i>	7.5	<i>Dactylis glomerata</i>	11.2	<i>Betula raddeana</i>	9.1	
	<i>Vicia cracca</i>	4.3	<i>Astragalus biebersteinii</i>	5.7	<i>Vicia cracca</i>	8.6	
	<i>Gallium</i> spp.	4.1	<i>Trifolium pratense</i>	4	<i>Briza media</i>	7.4	
	<i>Inula orientalis</i>	3.5	<i>Rubus idaeus</i>	3.4	<i>Rubus idaeus</i>	4.5	
	<i>Gramineae</i>	2.2	<i>Vicia cracca</i>	2.2	<i>Betonica grandiflora</i>	2.4	
	<i>Achillea ptarmicifolia</i>	2.0	<i>Gallium</i> spp.	1.7	Неопределенные	6.1	
	Неопределенные	5.2	<i>Achillea ptarmicifolia</i>	3.8			
			Неопределенные	2.4			
	$D/D_{\text{stand}} = 4.85/0.44$ ($n = 9$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.56/0.63$ ($n = 8$)		$D/D_{\text{stand}} = 7.73/0.77$ ($n = 11$)		
	<i>C. migratorius</i>	<i>Gallium</i> spp.	21.5	<i>Polygonum aviculare</i>	19.3	<i>Betonica grandiflora</i>	19.6
		<i>Festuca pratensis</i>	19.1	<i>Hordeum violaceum</i>	15.6	<i>Lathyrus cyaneus</i>	14.7
<i>Poa bulbosa</i>		16.3	<i>Elytrigia repens</i>	13.5	<i>Alchemilla caucasica</i>	12.4	
<i>Anthriscus sylvestris</i>		9.5	<i>Ranunculus caucasicus</i>	11.4	<i>Trifolium pratense</i>	10.6	
<i>Vicia cracca</i>		8.2	<i>Trifolium pratense</i>	9.8	<i>Andreeaea*</i>	10.3	
<i>Trifolium pratense</i>		8.1	<i>Briza media</i>	7.5	<i>Thymus serpyllum</i>	8.4	
<i>Primula algida</i>		4.0	<i>Gallium</i> spp.	7.1	<i>Leontodon caucasicus</i>	7.9	
<i>Potentilla multifida</i>		2.2	<i>Agrostis capillaris</i>	6.4	<i>Sedum oppositifolium</i>	7.5	
<i>Ornithogalum balansae</i>		1.6	<i>Symphytum asperum</i>	5.3	<i>Elytrigia repens</i>	2.7	
<i>Gramineae</i> spp.		5.7	<i>Rumex alpinus</i>	2.3	Неопределенные	5.8	
Неопределенные		3.7	<i>Potentilla multifida</i>	1.8			
			<i>Achillea ptarmicifolia</i>	1.4			
			Неопределенные	5.1			
$D/D_{\text{stand}} = 7.22/0.66$ ($n = 6$)		$D/D_{\text{stand}} = 8.09/0.62$ ($n = 8$)		$D/D_{\text{stand}} = 8.31/0.83$ ($n = 8$)			

Примечание. D_{stand} – стандартизированная величина индекса разнообразия кормов, n – число желудков; * – виды родов подмаренник, злаковые, шиповник и мхи объединены из-за невозможности определения видовой принадлежности.

групп разнотравье и бобовые (более 90%) (см. табл. 1).

Отдельно рассчитывали число и процент эксклюзивно потребляемых видов кормовых растений. Суммарная доля этих видов в рационах малой лесной мыши составила 4.3%, гудаурской полевки – 13.6%, обыкновенной полевки – 18.5%, серого хомячка – 15.4% и лесной сони – 21%. Видно, что специализация на определенном виде растения в рационах питания грызунов выражена слабо.

Соотношение однодольных и двудольных видов растений в рационах питания рассматриваемых видов грызунов показало превышение первой группы видов растений над второй. Лишь у лесной сони в рационе питания преобладали двудольные виды растений. Среди однодольных ви-

дов доля злаковых превышала долю остальных семейств растений в рационах грызунов.

На основе полученных данных о рационах питания видов грызунов рассчитали степень их сходства посезонно (табл. 2–4). Максимальные значения сходства рационов питания выявлены в парах следующих видов: лесная мышь – гудаурская полевка, гудаурская полевка – серый хомячок, обыкновенная полевка – серый хомячок. Средние значения степени перекрытия рационов питания у всех видов грызунов составили весной, летом и осенью 0.59, 0.24, 0.46 соответственно. Рационы лесной сони и гудаурской полевки не сравнивали, так как эти виды микростацально не пересекаются. Весной, когда значения фитомассы и видовой разнообразия минимальны,

Таблица 2. Сходство весенних рационов питания у видов рассматриваемого сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Вид*	<i>S. u.</i>	<i>C. g.</i>	<i>M. a.</i>	<i>C. m.</i>	<i>D. n.</i>
<i>S. uralensis</i>	—	0.77	0.55	0.64	0.17
<i>C. gud</i>		—	0.69	0.82	—
<i>M. arvalis</i>			—	0.75	0.28
<i>C. migratorius</i>				—	0.32
<i>D. nitedula</i>					—

* Здесь и в табл. 3, 4 *C. gud* и *D. nitedula* не рассматриваются в анализе, так как не пересекаются микростацциально.

Таблица 3. Сходство летних рационов питания у видов рассматриваемого сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Вид	<i>S. u.</i>	<i>C. g.</i>	<i>M. a.</i>	<i>C. m.</i>	<i>D. n.</i>
<i>S. uralensis</i>	—	0.5	0.47	0.14	0.29
<i>C. gud</i>		—	0.39	0.37	—
<i>M. arvalis</i>			—	0.3	0.25
<i>C. migratorius</i>				—	0.05
<i>D. nitedula</i>					—

Таблица 4. Сходство осенних рационов питания у видов рассматриваемого сообщества мышевидных грызунов в районе исследования

Вид	<i>S. u.</i>	<i>C. g.</i>	<i>M. a.</i>	<i>C. m.</i>	<i>D. n.</i>
<i>S. uralensis</i>	—	0.63	0.64	0.46	0.16
<i>C. gud</i>		—	0.68	0.83	—
<i>M. arvalis</i>			—	0.64	0.17
<i>C. migratorius</i>				—	0.21
<i>D. nitedula</i>					—

величина степени сходства рационов питания у видов грызунов была высокой ($p < 0.05$), летом — низкой ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Использование микрогистологического кутикулярно-копрологического метода позволило выявить видовой состав и долю потребляемых кормов у видов модельного сообщества грызунов Высокогорной зоны Республики Дагестан. Рационы питания рассмотренных видов грызунов характеризовались достаточно широким составом потребляемых видов растений (от 19 до 27), животные показали высокую лабильность кормового поведения, переходя с одного кормового растения или группы растений на другое, что говорит о типичной полифагии. Доля эксклюзивно потреб-

ляемых видов кормовых растений в рационах рассматриваемых грызунов, кроме лесной сони, не превышала 19%.

У всех грызунов, за исключением лесной сони, выявлена сопряженность рационов питания со структурой травянистой растительности. Лесная соня отличается по образу жизни от остальных видов грызунов. Во-первых, она ведет древесно-наземный образ жизни, что выражается в присутствии древесно-кустарниковых видов растений в рационе вида, и, во-вторых, потребляет больше кормов животного происхождения. Отсюда и минимальные значения сходства рационов питания между лесной соней и остальными видами грызунов. Степень сходства рационов питания у видов сообщества мышевидных грызунов характеризовалась в широком диапазоне: у 12 пар видов (данные по трем сезонам) обнаружена высокая и очень высокая степени.

На основании полученных результатов мы попытались выяснить, как виды с высокой степенью перекрытия трофической ниши могут сосуществовать в общем пространстве? В ряде работ [12–17] показана возможность сосуществования совместно обитающих видов, характеризующихся высокой степенью перекрытия рационов питания в условиях достаточной обеспеченности кормами. В дополнение структурная ниша вида наряду с трофическим компонентом включает пространственно-временной компонент, что существенно упрощает механизм сосуществования видов в общем пространстве.

Обсуждая возможность сосуществования видов, наиболее важно учитывать уровень обеспеченности кормами, а не степень сходства рационов питания. Потребности организма в кормах должны соответствовать возможностям их получения в окружающей среде. Достижение этого условия зависит от обилия кормовых ресурсов, возможности организма их добыть и эффективно использовать [18]. Для сосуществования видов важен нижний порог обеспеченности кормами. В весенне-летне-осенний период уровень наземной массы травянистой растительности в районе исследования соответствовал среднегодовой величине, а в условиях достаточной и разнообразной кормовой базы высокие показатели сходства рационов питания не могут быть причиной усиления межвидовых отношений между рассматриваемыми видами грызунов.

Считается, что природа трофических отношений растительных животных с их естественными кормами носит напряженный характер [19, 20]. Интенсивность трофического воздействия млекопитающих на растительность в зависимости от природных ландшафтов различна. В пустынных территориях изъятие грызунами первичной продукции по разным данным составляет

от 1 до 10.7% [1, 21, 23]. В луговых степях фитофаги потребляют не более 6% от продукции наземной фитомассы [24]. В лесных экосистемах величина трофического изъятия фитомассы растительноядными животными составляет единицы процентов первичной продукции [1], а, к примеру, в открытых горных ландшафтах Восточного Кавказа изъятие только дагестанским туром и овцами составляет $53.2 \pm 7.18\%$ [25].

Современная структура сообществ сформирована в результате эволюционно обусловленных перестроек в прошлом [23]. Текущий набор видов в рамках определенного пространства объясняется подходящими для совместно обитающих видов условиями обитания [24]. Мозаичность этих условий, отражающаяся на распределении видов грызунов по микростанциям, достаточный уровень кормовой обеспеченности и внутривидовые механизмы адаптаций дают возможность сосуществовать изученным видам грызунов в районе исследования.

Таким образом, применение микрогистологического кутикулярно-копрологического метода на примере модельного сообщества мышевидных грызунов в различных биоценозах Высокогорной зоны Республики Дагестан позволяет выявить видовой состав и долю поедаемых растительных кормов, а также степень сходства рационов питания совместно обитающих видов.

Работа профинансирована из средств Прикаспийского института биологических ресурсов ДФИЦ РАН. Автор выражает благодарность к.б.н., в.н.с. Р.А. Муртазалиеву за помощь при определении растительного материала.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов и подтверждает, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
2. Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Дмитриев И.А. и др. Распределение трофических ресурсов среди крупных травоядных восточной Монголии в летний период // Сибирский экологич. журн. 2014. № 5. С. 765–775.
3. Магомедов М.-Р.Д. Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов // Журн. общей биол. 1989. Т. 50. Вып. 6. С. 824–834.
4. Магомедов М.Ш. Анализ питания мышевидных грызунов в предгорной зоне Республики Дагестан (микростанционный кутикулярно-копрологический метод) // Зоол. журн. 2017. Т. 96. Вып. 5. С. 581–588.
5. Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 213–228.
6. Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 356 с.
7. Wynne-Edwards V.C. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962. 653 p.
8. Акаев Б.А. Рельеф // Физическая география Дагестана. Махачкала: Школа, 1996. С. 112–150.
9. Лепехина А.А. Растительность // Физическая география Дагестана. Махачкала: Школа, 1996. С. 267–314.
10. Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.
11. Hurlbert S.H. The Measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. V. 59. № 1. P. 67–77.
12. Pianka E.R. The structure of lizard communities // Annual Review of Ecology and Systematics. 1973. № 4. P. 53–74.
13. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
14. Букварева Е.Н., Алешенко Г.М. Разделение ниш — условие или следствие наблюдаемого видового разнообразия? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры экологических сообществ // Успехи соврем. биол. 2012. Т. 132. № 4. С. 337–353.
15. Северцов А.С. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // Журн. общей биол. 2012. Т. 73. № 5. С. 323–333.
16. Hubbell S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // Functional Ecology. 2005. V. 19. № 1. P. 166–172.
17. Clark J.S. Beyond neutral science // Trends Ecology and Evolution. 2009. V. 24. P. 8–15.
18. Ларионов К.О. Питание и обеспеченность сайгаков *Saiga tatarica* кормом в зависимости от особенностей растительности на пастбищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 2008. 27 с.
19. Магомедов М.-Р.Д., Магомедов М.Ш. Сравнительная оценка интенсивности питания лесной сони (*Dryomys nitedula*, Dryomys, Rodentia) и желтогорлой мыши (*Apodemus flavipectus*, Murinae, Rodentia) в связи с особенностями их сезонной активности // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 6. С. 748–753.
20. Абатуров Б.Д., Джапова Р.Р. Кормовая обеспеченность и состояние сайгаков *Saiga tatarica* на степных пастбищах с разным соотношением злаков и разнотравья // Изв. РАН. Серия биологич. 2015. № 2. С. 207–214.
21. Chew R.M., Chew A.E. Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community // Ecological Monographs. 1970. № 40. P. 1–21.
22. Soholt L.T. Consumption of primary production by a population of kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) in the Mojave Desert // Ecological Monographs. 1973. № 43. P. 357–376.
23. Perrin M.R., Boyer D.C. The effect of rodents on plant recruitment and production in the dune fields of the Namib Desert // Tropical Zoology. 1994. V. 7. № 2. P. 4299–308.
24. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с.
25. Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blyth) в неволе // Зоол. журн. 1997. Т. 76. Вып. 2. С. 243–251.
26. Connell J.H. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past // Oikos. 1980. № 35. P. 131–138.
27. Lack D. Ecological Isolation in Birds. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1971. 192 p.

УДК 595.713:574.32

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ *PARISOTOMA NOTABILIS* (COLLEMBOLA) В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

© 2023 г. А. В. Стрючкова^а, *^аМосковский педагогический государственный университет, Россия 129164 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3

*e-mail: astr2502@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.10.2022 г.

После доработки 14.01.2023 г.

Принята к публикации 05.03.2023 г.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, коллемболы, популяции, толерантность, экологическая специализация

DOI: 10.31857/S036705972304011X, **EDN:** RSRXAI

Почвенная фауна чувствительна к различным антропогенным воздействиям [1, 2]. Коллемболы — одна из самых разнообразных и распространенных групп мелких членистоногих в почве [3]. Они довольно ограничены в перемещении и хорошо отражают условия среды обитания [4]. Сообщества коллембол используют в качестве биоиндикаторов загрязнения городских почв [5], качества почвы в системах землепользования [6], степени антропогенной нагрузки на лесные экосистемы [7] и т.д. В биотестировании широко используют *Folsomia candida* (Willem, 1902), *Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871) и другие виды, для которых оценивают различные параметры жизненного цикла [8, 9].

За последние десятилетия возросло число генетических исследований коллембол, которые позволили установить для многих морфологически однородных широко распространенных видов дифференциацию на генетические линии [10]. Подобные работы крайне редко имеют экологическую интерпретацию. Однако вполне вероятно, что повсеместное распространение таких видов связано с экологической специализацией внутривидовых генетических линий. Так, у *Lepidocyrtus lanuginosus* (Linnaeus, 1788) были обнаружены три линии: L1 была многочисленной и встречалась в каждом из трех исследуемых мест обитания (леса, пастбища, пахотные поля), L2 — только в лесах, L3 — только на пастбищах и пахотных полях [11].

Одним из модельных видов для генетических исследований коллембол стал *Parisotoma notabilis* (Schaeffer, 1896). Этот многочисленный космополитический партеногенетический вид в умеренных регионах западной Палеарктики присутствует практически в каждом биотопе и преобладает в большинстве сообществ коллембол [12], даже го-

родских почв [5]. Показано, что *P. notabilis* обнаруживает среднюю толерантность к нарушенным местообитаниям [13], устойчив к пестицидам [14], тяжелым металлам [15, 16], внесению различных удобрений [17] и умеренному вытаптыванию [18]. В Западной Европе было выявлено 6 генетических линий этого вида: L0–L3, L4-Hebert, L4-Saltzwedel [19–22]. Средние генетические *p*-станции между линиями высокие: от 15 до 18% — для гена COI, от 5 до 11% — для H3 и от 0.5 до 1.9% — для 28S [21], что соответствует межвидовому уровню [23]. Учитывая освоение видом различных местообитаний, широкое распространение и высокую численность, можно предположить, что генетические линии имеют различную толерантность к нарушениям среды. Для территории Московского региона известны линии L1, L2 и L4-Hebert [22].

Цель настоящей работы — проверка гипотезы о неоднородности распределения генетических линий *Parisotoma notabilis* в градиенте антропогенной нагрузки — урбанизации.

В г. Москве выбраны два градиента антропогенной нагрузки (Юго-Западный и Северо-Восточный), каждый из которых включал три различных по нарушенности местообитания: естественный лес, лесопарк, газон внутри городской застройки (рис. 1). В каждом местообитании выбирали прямоугольную площадку размером 100 × 100 м с местом отбора проб в центре и проводили количественную оценку степени урбанизации, основанную на видоизмененной методике [24]. С использованием спутниковых снимков и приложения QGIS [25] измеряли площади древостоя, газонов (в том числе косимое естественное разнотравье и почвы без растительного покрова), построек и поверхностей с покрытием (в основном дороги и парковки, тротуары, велодорожки) и за-



Рис. 1. Расположение участков градиентов в Северо-Восточном и Юго-Западном регионах г. Москвы.

тем представляли их в долях для всей площадки. Для площадки 10×10 м с пробой в центре указаны почва, преобладающие виды в растительном покрове и оценена степень замусоренности (наличие бытовых инородных плохо разлагающихся объектов): 0 баллов — отсутствие мусора, 1 балл — одна—три единицы мусора, 2 балла — четыре и более единиц мусора (табл. 1).

В каждом местообитании отбирали сборную пробу подстилки и верхнего слоя почвы объемом 2 л с площади 5×5 м. Выгонку коллембол проводили с использованием воронок Тульгрена в 96%-ный спирт. *P. notabilis* отбирали под биноклем по признакам, указанным в определителях [12, 26]. Спиртовые пробы хранили в холодильнике при $+4^\circ\text{C}$. Для выделения ДНК и постановки ПЦР использовали набор Phire tissue direct PCR master mix от Thermo Scientific. ДНК экстрагировали из целых образцов в 20 мкл DNA Dilution Buffer и 0.5 мкл DNARelease Additive и инкубировали при 98°C в течение 2 мин. Данная методика позволяет выделять ДНК при сравнительно малом повреждении исходного материала, поэтому после экстракции ДНК образцы извлекали и сохраняли.

В задачи работы входило выявление состава генетических линий *P. notabilis* в различных местообитаниях. Разделение уже известных линий этого вида одинаково успешно можно проводить как по митохондриальному гену COI, так и по рибосомальному 28S [20, 21]. Поскольку выход успешных ПЦР-продуктов обычно выше по гену 28S, мы ограничились использованием именно

этого гена. Амплификацию D3-D5 региона 28S рДНК производили с использованием праймеров 28Sa 5'-GAC CCG TCT TGA AGC ACG-3' и 28Sbout 5'-CCC ACA GCG CCA GTT CTG CTT ACC-3' [27, 28]. К мастер-миксу, состоящему из 7 мкл nuclease-free Water, 10 мкл Phire Tissue Direct PCR Master Mix, 1 мкл прямого и обратного праймера, добавляли 1 мкл ДНК особи.

Для амплификаций использовали следующий протокол реакции ПЦР: одна начальная стадия активации при 98°C в течение 5 мин, затем 30 циклов амплификации: денатурация при 98°C в течение 5 с, отжиг праймеров при 57°C в течение 5 с, элонгация при 72°C в течение 20 с и заключительный этап элонгации при 72°C в течение 1 мин. Результат ПЦР оценивали с помощью проведения электрофореза в агарозном геле с бромистым этидием и очищали с помощью смеси ферментов экзонуклеазы I (Exo I) и рекомбинантной щелочной фосфатазы (rSAP). Высушенные ПЦР-продукты сдавали на секвенирование в лабораторию Синтол.

Полученные секвенограммы редактировали в программе Chromas Lite (версия 2.6.6) [29]. Затем последовательности выравнивали с использованием BioEdit (версия 7.2) [30]. В программе MEGA-X [31] выполняли построения дерева по алгоритму Maximum Likelihood с параметрической моделью Jukes-Cantor и Gamma Distributed (предложена программой; наименьшие BIC = 4062.822, AICc = 2586.707) и расчет генетических расстояний между линиями (*p*-distance). С каждой пробной площади было проанализировано по 7–11

Таблица 1. Характеристика пробных площадок с пробой в центре

Градиент нагрузки	Северо-Восточный				Юго-Западный				
	Лес	Лесопарк	Газон	Лес	Лесопарк	Газон	Лес	Лесопарк	Газон
Координаты	55°52.212' с.ш. 37°43.392' в.д.	55°48.822' с.ш. 37°40.068' в.д.	55°48.966' с.ш. 37°39.012' в.д.	55°36.126' с.ш. 37°33.804' в.д.	55°36.144' с.ш. 37°33.378' в.д.	55°36.12' с.ш. 37°33.234' в.д.			
Преобладающие виды в растительном покрове	Размер площадки 10 × 10 м								
	Древостой: береза повислая Подлесок: лещина обыкновенная, крушина ломкая Травостой: копытень европейский	Древостой: осина обыкновенная, береза повислая Подлесок: рябина обыкновенная Травостой: копытень европейский, кислица обыкновенная	Газон: мятлик луговой, одуванчик обыкновенный, подорожник большой	Древостой: липа сердцелистная, клен остролистный Подлесок: лещина обыкновенная Травостой: осока волосистая, зеленчук желтый, папоротник щитовник мужской	Древостой: клен остролистный, береза повислая Подлесок: черемуха обыкновенная, рябина обыкновенная, дуб черешчатый Травостой: сныть обыкновенная, крапива двудомная, одуванчик обыкновенный	Газон: мятлик луговой, одуванчик обыкновенный, будра плющевидная, подмаренник цепкий			
Почва	Дерново-подзолистая	Дерново-подзолистая	Урбанозем	Дерново-подзолистая	Дерново-подзолистая	Урбанозем	Дерново-подзолистая	Дерново-подзолистая	Урбанозем
Замусоренность	0	2	0	0	1	0	0	1	0
	Размер площадки 100 × 100 м								
Площадь древостоя, доля	0.96	1	0.23	1	0.66	0.03			
Площадь газона, доля	0	0	0.15	0	0.20	0.42			
Площадь построек, доля	0	0	0.26	0	0.01	0.08			
Площадь поверхности с покрытием, доля	0.04	0	0.36	0	0.13	0.47			

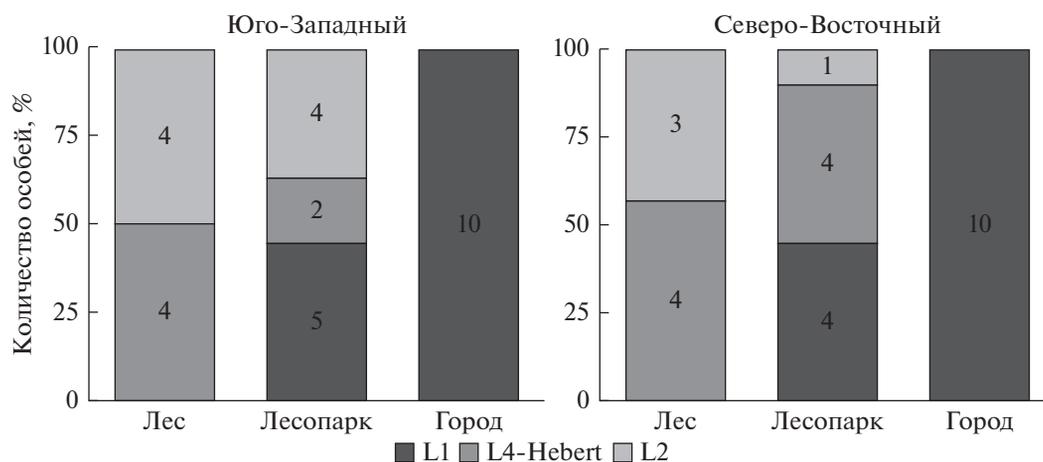


Рис. 2. Соотношение разных генетических линий *P. notabilis* в различных местообитаниях Юго-Западного и Северо-Восточного градиентов урбанизации (% от общего числа особей; цифры внутри столбцов – число особей отдельных генетических линий).

экз. этого вида (55 особей). Сравнение генетической структуры выборок проводили с помощью точного критерия Фишера в программе R [32]. Данные загружены в GenBank: OR643622–OR643676.

В двух градиентах были обнаружены все известные для г. Москвы генетические линии *P. notabilis*: генетическое расстояние между линиями L1 и L2 – 1.41%, между L1 и L4-Hebert – 0.90%, между L2 и L4-Hebert – 1.03%. Внутрилинейная изменчивость не обнаружена. Результаты показали сходное распределение генетических линий в обоих градиентах урбанизации (рис. 2). Расчет точного критерия Фишера подтвердил различия местообитаний по распределению этих линий как в целом, так и по каждому градиенту отдельно ($p < 0.0005$).

По усредненным данным обоих градиентов в естественных лесах встречаются линии L2 (43–50%) и L4-Hebert (50–57%); в лесопарках – L2 (10–36%), L4-Hebert (18–45%), L1 (45%); на газонах внутри городской застройки – L1 (100%). Распределение генетических линий *P. notabilis* различалось в местообитаниях градиента урбанизации: L2 и L4-Hebert предпочитали естественные леса, L1 – газоны, а в лесопарках обнаружили все три линии. Экология генетических линий *P. notabilis* на данный момент не известна, но можно предположить, что на распределение линий влияют те же факторы, что на сообщества коллембол в целом [33]. На газонах из-за кошения и сбора листового опада уменьшен объем подстилки, которая является как кормовой базой, так и средой обитания представителей почвенной фауны [34], и снижены колебания температуры и влажности [35]. Показано [36, 37], что почвы газонов и лесопарков из-за деятельности человека могут иметь более высокий pH, чем почвы естественных лесов, а также содержать различные поллютанты.

Изученные генетические линии различаются по толерантности к каким-то из вышеперечисленных факторов. Более точные выводы можно сделать только после специальных исследований. Наименее устойчива к нарушениям линия L2, наиболее – L1, промежуточное положение занимает линия L4-Hebert.

Таким образом, соотношение генетических линий повсеместно встречающегося вида почвенных коллембол *P. notabilis* показывает, вероятно, биоиндикация состояния среды возможна не только на уровне сообществ и отдельных чувствительных видов, но и на внутривидовом уровне. Однако эти данные носят предварительный характер и необходима их проверка на других градиентах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00984).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Koehler H.H. The use of soil mesofauna for the judgement of chemical impact on ecosystems // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 1992. V. 40. № 1. P. 193–205. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90092-P](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90092-P)
2. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. P. 280.
3. Hopkin S.P. Biology of the springtails (Insecta: Collembola). Oxford: University Press, 1997. P. 340.
4. Van Straalen N. Community structure of soil arthropods as a bioindicator of soil health // *Biol. Indic. Soil Health*. 1997. P. 235–264.
5. Fiera C. Biodiversity of Collembola in urban soils and their use as bioindicators for pollution // *Pesqui. Agropecuária Bras*. 2009. V. 44. P. 868–873. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2009000800010>
6. Machado J. da S., Oliveira L.C.I., Santos J.C.P. et al. Morphological diversity of springtails (Hexapoda: Collembola) in urban soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. V. 42. P. 1000–1005. <https://doi.org/10.1016/j.sbb.2010.03.015>

- bola) as soil quality bioindicators in land use systems // *Biota Neotropica*. 2019. V. 19. № 1. e20180618. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0618>
7. *Kopeszki H.* An active bioindication method for the diagnosis of soil properties using Collembola // *Pedobiologia*. 1997. V. 41. P. 159–166.
 8. *Sahana A.* Soil Pollution vs. Soil Collembola as a Bio-indicator: A review // *J. Sci.* 2018. V. 2. № 5. P. 1–11. <https://doi.org/10.47944/jos2.5.2018.1>
 9. ISO 11267, Soil quality — Inhibition of reproduction of Collembola (*Folsomia candida*) by soil pollutants. Inter. Stand. Org. Ed. Genève, 1999. P. 1–16.
 10. *Porco D., Greenslade B.A.P., Janion C.* et al. Challenging species delimitation in Collembola: cryptic diversity among common springtails unveiled by DNA barcoding // *Invertebr. Syst.* 2012. V. 26. № 6. P. 470–477. <https://doi.org/10.1071/IS12026>
 11. *Zhang B., Chen T.-W., Mateos E.* et al. Cryptic species in *Lepidocyrtus lanuginosus* (Collembola: Entomobryidae) are sorted by habitat type // *Pedobiologia*. 2018. V. 68. P. 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2018.03.001>
 12. *Potapov M.B.* Synopses on Palaearctic Collembola: Isotomidae // *Abh. Berichte Naturkundemuseums Gorlitz*. 2001. V. 73. P. 1–603.
 13. *Kuznetsova N.* Biotopic groups of Collembolans in the mixed forest subzone of Eastern Europe // *Entomol Rev.* 2002. V. 82. P. 1047–1057. <https://doi.org/10.1134/S0013873810080014>
 14. *Petersen H., Krogh P.H.* Effects of perturbing microarthropod communities of a permanent pasture and a ryefield by an insecticide and a fungicide // *Soil Fauna and Soil Fertility, proc. 9th int. Coll. Soil zool.*, 1987. P. 217–229.
 15. *Eitminaviciute I.* Microarthropod communities in anthropogenic urban soils. 1. Structure of microarthropod complexes in soils of roadside lawns // *Entomol. Rev.* 2006. V. 86. S128–S135. <https://doi.org/10.1134/S0013873806110029>
 16. *Winkler D., Bidaló A., Bolodár-Varga B.* et al. Long-term ecological effects of the red mud disaster in Hungary: Regeneration of red mud flooded areas in a contaminated industrial region // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 644. P. 1292–1303. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.059>
 17. *Buchholz J., Querner P., Paredes D.* et al. Soil biota in vineyards are more influenced by plants and soil quality than by tillage intensity or the surrounding landscape // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. 17445. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17601-w>
 18. *Таранец И.П.* Пространственное распределение почвенных коллембол в рекреационных лесах Подмоскovie: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2013. P. 163.
 19. *Hebert P.D.N., Ratnasingham S., Zakharov E.V.* et al. *Parisotoma notabilis* L4 voucher BIOUG04875-G02 cytochrome oxidase subunit 1 (COI) gene, partial cds; mitochondrial, NCBI. 2014. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/KM622110>
 20. *Porco D., Potapov M., Bedos A.* et al. Cryptic diversity in the ubiquitous species *Parisotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae): a long-used chimeric species? // *PLOS ONE*. 2012. V. 7. e46056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046056>
 21. *von Saltzwedel H., Scheu S., Schaefer I.* Genetic structure and distribution of *Parisotoma notabilis* (Collembola) in Europe: Cryptic diversity, split of lineages and colonization patterns // *PLOS ONE*. 2017. V. 12. e0170909. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170909>
 22. *Striuchkova A., Malykh I., Potapov M., Kuznetsova N.* Sympatry of genetic lineages of *Parisotoma notabilis* s. l. (Collembola, Isotomidae) in the East European Plain // *ZooKeys*. 2022. V. 1137. P. 1–15. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1137.95769>
 23. *Sun X., Bedos A., Deharveng L.* Unusually low genetic divergence at COI barcode locus between two species of intertidal *Thalassaphorura* (Collembola: Onychiuridae) // *Peer J*. 2018. V. 6. e5021. <https://doi.org/10.7717/peerj.5021>
 24. *Liker A., Papp Z., Bókony V., Lendvai Á.Z.* Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient // *J. Anim. Ecol.* 2008. V. 77 P. 789–795. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01402.x>
 25. QGIS (version 3.18.3). 2020. <https://www.qgis.org/ru/site/> (accessed December 26, 2022).
 26. *Fjellberg A.* The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona // *BRILL*. 2007. P. 266. <https://brill.com/view/title/14147> (accessed September 27, 2022).
 27. *Whiting M.F.* Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera // *Zool. Scr.* 2002. V. 31. P. 93–104. <https://doi.org/10.1046/j.0300-3256.2001.00095.x>
 28. *Prendini L., Weygoldt P., Wheeler W.C.* Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA // *Org. Divers. Evol.* 2005. V. 5. P. 203–236. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.12.004>
 29. Chromas Lite (version 2.6.6) | Technelysium Pty Ltd. 2018. <http://technelysium.com.au/wp/chromas/> (accessed December 6, 2021).
 30. BioEdit (version 7.2). Softw. Inf. 2017. <http://bioedit.software.informer.com/> (accessed December 6, 2021).
 31. *Kumar S., Stecher G., Li M.* et al. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Mol. Biol. Evol.* 2018. V. 35. 1547.
 32. R Core Team. RStudio (version 4.2.1.). 2022. <https://www.r-project.org/> (accessed October 10, 2022).
 33. *Kuznetsova N.A.* Collembolan guild structure as an indicator of tree plantation conditions in urban areas // *Memorabilia Zoologica*. 1994. V. 49. P. 197–205.
 34. *Fujii S., Berg M.P., Cornelissen J.H.C.* Living litter: dynamic trait spectra predict fauna composition // *Trends Ecol. Evol.* 2020. V. 35. P. 886–896. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.05.007>
 35. *Huang Y., Yesilonis I., Szlavecz K.* Soil microarthropod communities of urban green spaces in Baltimore, Maryland, USA // *Urban For. Urban Green*. 2020. V. 53. 126676. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2020.126676>
 36. *Mao Q., Huang G., Buyantuev A.* et al. Spatial heterogeneity of urban soils: the case of the Beijing metropolitan region, China // *Ecol. Process*. 2014. V. 3. P. 23. <https://doi.org/10.1186/s13717-014-0023-8>
 37. *Qiao Z., Wang B., Yao H.* et al. Urbanization and green-space type as determinants of species and functional composition of collembolan communities // *Geoderma*. 2022. V. 428. 116175. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116175>