

ISSN 0367-0597

Номер 1

Январь - Февраль 2023



# ЭКОЛОГИЯ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)



# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

## Номер 1, 2023

---

---

Структура комплекса опылителей *Veronica spicata* L. на северной границе распространения

*Н. И. Филиппов, Л. В. Тетерюк*

3

Многолетний мониторинг растительного покрова на осушенных болотах Южной Карелии (на примере мезотрофного травяно-сфагнового болота)

*С. И. Грабовик, Л. В. Каницерова*

13

Неоднородность почвенно-растительного покрова при постагрогенной восстановительной сукцессии в средней подзоне тайги

*Е. Н. Наквасина, Т. А. Паринова, А. Г. Волков, Л. В. Голубева*

22

Замор крупных двустворчатых моллюсков в реках Южного Приморья в летне-осенний сезон 2021 г.

*В. В. Богатов, Л. А. Прозорова, Т. В. Никулина*

35

Средовые предпочтения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в отличающихся биотопических условиях на охраняемой территории Среднего Урала

*Л. Е. Лукьянова*

46

Оценка состояния популяций европейского хариуса в условиях ограниченной информации

*Э. И. Бознак, А. Б. Захаров, В. И. Пономарев*

58

Энергетический обмен ракообразных (Amphipoda) из северных популяций (бассейн Белого моря)

*Н. А. Березина*

66

Об уменьшении размеров одновозрастных волков Северо-Западного Причерноморья в XXI столетии

*В. А. Лобков*

74

---

---



УДК 582.944:581.162.3:595.799(470.1)

## СТРУКТУРА КОМПЛЕКСА ОПЫЛИТЕЛЕЙ *VERONICA SPICATA* L. НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

© 2023 г. Н. И. Филиппов<sup>а</sup>, \*, Л. В. Тетерюк<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии ФИЦ Коми научного центра УрО РАН, Россия 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

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

Поступила в редакцию 06.05.2022 г.

После доработки 05.08.2022 г.

Принята к публикации 23.08.2022 г.

На Севере лимитирующим фактором для энтомофильных растений становится низкая численность насекомых-опылителей, которая усугубляется коротким вегетационным периодом и часто неблагоприятными погодными условиями для их жизнедеятельности. В работе представлены результаты изучения комплекса опылителей специализированного мелиттофильного вида *Veronica spicata* на северном пределе его распространения. Показано, что структура этого комплекса определяется особенностями строения цветка *V. spicata*, широтным положением и дифференциацией экологических ниш вида на Севере. В отличие от других частей ареала, где важную роль в опылении *V. spicata* играют одиночные пчелы, на Севере эту функцию выполняют представители рода *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae). С учетом уровня видового разнообразия и структуры населения основу комплекса опылителей *V. spicata* составляют короткохоботковые виды шмелей: *Bombus lucorum* s.l., *B. jonellus*, *B. pratorum*, *B. sporadicus*, а также среднехоботковый *B. pascuorum*. В соответствии с дифференциацией экологических ниш *V. spicata* на Севере выявлены различия в структуре комплекса опылителей и стратегиях фуражировки шмелей.

**Ключевые слова:** Европейский Северо-Восток России, экологическая ниша, реликтовый скальный флористический комплекс, Pinetum cladinosum, *Bombus* Latreille 1802

**DOI:** 10.31857/S0367059723010055, **EDN:** GZGYHF

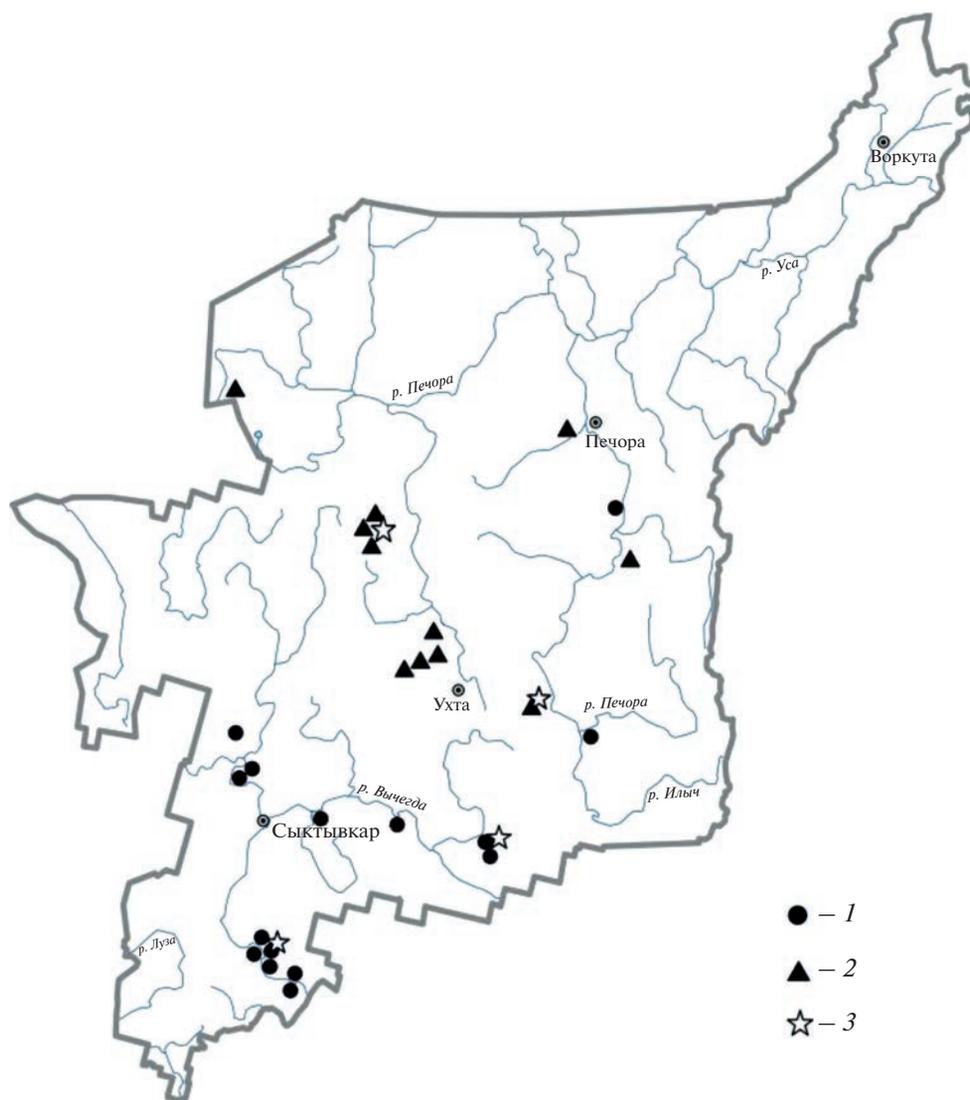
На Севере проблема перекрестного опыления растений связана с меньшей численностью насекомых-опылителей. Отсутствие медоносной пчелы (*Apis mellifera*) и низкая численность иных пчел являются следствием климатических особенностей северных территорий (части таежной, лесотундровой и тундровой зон), что приводит к перестроению комплекса насекомых-опылителей. Роль основных опылителей энтомофильных растений здесь переходит к представителям Diptera и *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae) [1]. В сравнении с другими Apidae *Bombus* более активны при низких температурах и интенсивности света, дождливой погоде, живут дольше [2, 3]. В таежной зоне Евразии эта мезофильная умеренно-теплолюбивая группа насекомых составляет 55–70%, а в тундровых биогеоценозах – 85–95% от общего числа пчелиных [1].

В последние десятилетия проблема усугубляется резким сокращением общей численности медоносных пчел и шмелей, которое приобрело глобальный характер [4, 5]. “Кризис опылителей” будет иметь негативные последствия для энтомофильных растений (критичные – для облигатных ксеногамов) [6, 7], приведет к изменениям в со-

ставе и структуре растительных сообществ. Особого внимания в этом плане требует группа редких и исчезающих растений [8–10]. Недостаток сведений о системах скрещивания и опылителях мешает эффективному сохранению энтомофильных видов, разработке видовых программ реставрации и поддержания численности популяций.

Объектом наших исследований является энтомофильный вид специализированного мелиттофильного комплекса *Veronica spicata* L. (сем. Plantaginaceae). Северная граница распространения этого лесостепного евразийского вида в европейской части России проходит по линии Финский залив – устье р. Вычегда – нижнее течение р. Печора (около 66° с.ш.), по территории Республики Коми и сопредельных регионов. В наиболее северных местонахождениях *V. spicata* входит в состав скального реликтового комплекса [11]. Вид на северном пределе распространения редок, включен в Красные книги Республики Коми [12], Ханты-Мансийского автономного округа – Югры [13], Ненецкого автономного округа [14].

Самоподдержание популяций *V. spicata* осуществляется за счет вегетативного и семенного размножения. В работе G.B. Wilson [15] приво-



**Рис. 1.** Местонахождения *Veronica spicata* на территории Республики Коми: 1 – боровые террасы, 2 – выходы кальций-содержащих пород в долинах рек, 3 – места отбора проб.

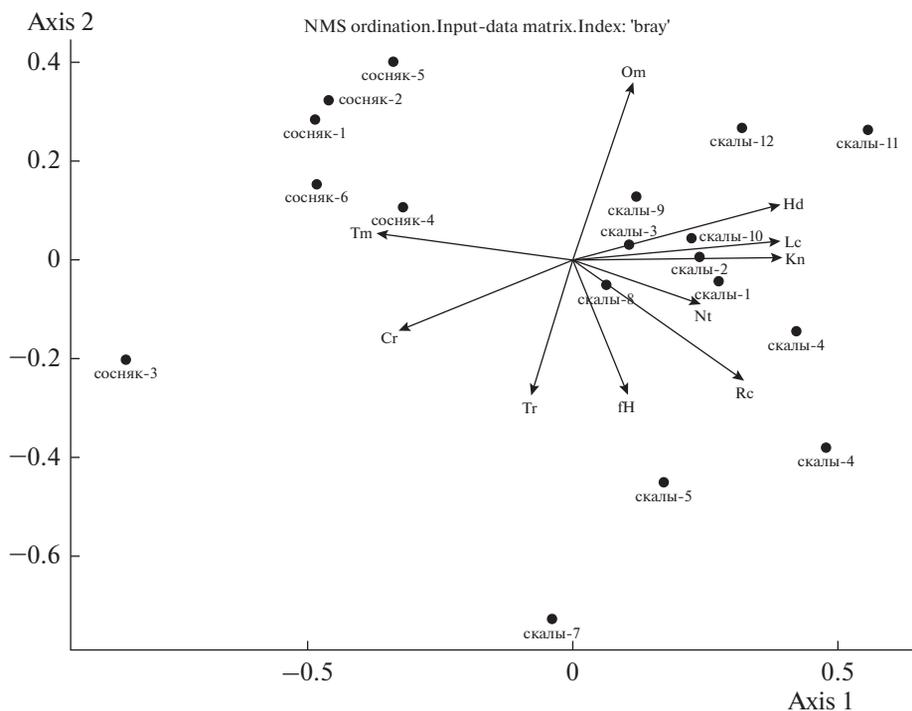
дятся данные о способности *V. spicata* к самоопылению, R. Scalone с соавт. [16] относят его к факультативным ксеногамам, Е.И. Демьянова и А.Н. Пономарев на Среднем Урале – к облигатным ксеногамам [17]. В опылении вида участвуют представители семейств Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, Melittidae, среди которых наибольшим числом видов представлены одиночные пчелы [18–21]. На Севере вопросы консорционных связей *V. spicata* с опылителями остаются малоизученными.

Цель настоящей работы – изучение структуры комплекса опылителей *V. spicata* в двух основных типах местообитаний на северной границе распространения вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2005–2018 гг. в пределах Вычегодско-Мезенской равнины и Тиманского кряжа, в подзонах средней и северной тайги. Материал собран на охраняемых природных территориях Республики Коми и прилегающих участках: на боровых террасах рек Сысола (заказник “Ужгинский”) и Вычегда (“Немский”), а также на выходах известняков Среднего (“Белая Кедва”) и Южного Тимана (“Сойвинский”) (рис. 1).

На 18 пробных площадях выполнены геоботанические описания (в сосняках размером 20 × 20 м, на выходах известняков – в естественных границах сообществ), на 8 участках (по 4 на тип экотопа) проведены популяционные исследования *V. spicata* [22, 23]. Названия растений приведены в соот-



**Рис. 2.** Дифференциация двух типов местообитаний *Veronica spicata* на территории Республики Коми. Корреляция экологических факторов с осями ординации: по оси 1 – Tm, Kп, Cr, Hd, Rc, Lc ( $p < 0.01$ ), по оси 2 – Om, Tr, fH ( $p < 0.01$ ), Rc ( $p < 0.05$ ).

Условные обозначения. Фитоиндикационных экологических шкал (здесь и далее): Tm – термоклиматическая, Kп – континентальности климата, Om – омброклиматическая аридности-гумидности, Cr – криоклиматическая, Lc – освещенности-затенения, Hd – увлажнения почв, Tr – солевой режим почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотность почв, fH – переменности увлажнения.

ветствии с базой данных “World Flora Online”. При географическом анализе использован метод биогеографических координат [24–26].

Насекомых собирали в светлое время суток на цветущих растениях при помощи энтомологического сачка методом безвыборочного вылова, при фиксации факта питания. Выборка составила 1500 экз. насекомых. Таксоны рода *Bombus* Latr. приведены по Р.Н. Williams [27]. Для оценки видового разнообразия и меры доминирования использованы индексы Маргалефа, Шенона, Симпсона и Бергера-Паркера, коэффициент Сьеренсена-Чекановского [28], для выявления детерминирующих видов – метод главных компонент (РСА). Анализ данных проведен с использованием программных пакетов ExceltoR [29] и R версии 4.1.3 (пакет “bipartite”), обработка геоботанических описаний – методом MNS-ординации с использованием фитоиндикационных экологических шкал [30, 31].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Дифференциация экологических ниш *V. spicata* на Севере.** На территории Республики Коми известно более 30 местонахождений *V. spicata*, кото-

рые связаны с интра- или азональными типами растительности. На Вычегодско-Мезенской равнине вид встречается в сосняках лишайниковых на борových террасах (*Pinetum cladinosum*), севернее – в местах выхода кальцийсодержащих пород по рекам Тимана, Малокожвинской возвышенности, Предуралья (см. рис. 1).

Методами фитоиндикации и MNS-ординации показано разделение обследованных биотопов на две группы (рис. 2). Значимый ( $p < 0.01$ ) вклад в дифференциацию вносит ряд климатических факторов. На борových террасах в биотопы поступает больше тепла, менее выражен диапазон перепадов между летними и зимними температурами, зимние температуры выше, чем на скальных выходах (табл. 1, 2). Это наиболее теплообеспеченные выделы на территории Республики Коми [32], для которых характерны более сухие и кислые почвы, а также высокий уровень освещенности. В сообществах *Pinetum cladinosum* для травяно-кустарничкового яруса характерны низкие показатели видового разнообразия. Вместе с *V. spicata* встречаются 29 (от 8 до 18) таксонов высших споровых и цветковых растений. Эту группу биотопов дифференцирует ряд представителей бореальной, южнобореальной и лесостепной ши-

**Таблица 1.** Экологический диапазон *Veronica spicata* на территории Республики Коми

Диапазон	Экологические шкалы									
	Tm	Kn	Om	Cr	Lc	Hd	Tr	Nt	Rc	fH
Потенциальный	4.0–12.0	3.0–13.0	5.0–11.0	3.0–11.0	1.0–5.0	3.0–13.0	3.0–11.0	1.0–5.0	3.0–11.0	5.0–8.0
Фактический, на борových террасах	7.6–7.9	8.4–8.8	8.1–8.5	6.6–7.0	3.1–3.5	11.0–12.0	5.0–5.9	4.1–4.5	5.4–6.7	5.2–5.7
Фактический, на скальных выходах	6.9–7.6	8.5–9.5	7.9–8.7	6.0–7.2	3.3–4.1	11.4–12.8	4.9–6.0	4.3–4.8	6.3–7.4	5.1–6.7

**Таблица 2.** Корреляция осей координат MNS со значениями экологических факторов

Оси	Экологические шкалы									
	Tm	Kn	Om	Cr	Lc	Hd	Tr	Nt	Rc	fH
1	<b>-0.71*</b>	<b>0.76*</b>	0.22	<b>-0.63*</b>	<b>0.75*</b>	<b>0.75*</b>	-0.15	0.46	<b>0.62*</b>	0.20
2	0.12	0.01	<b>0.79*</b>	-0.31	0.08	0.24	<b>-0.59*</b>	-0.19	<b>-0.53**</b>	<b>-0.60*</b>

\* На уровне значимости  $p < 0.01$ ; \*\*  $p < 0.05$ .

ротных групп, в том числе *Anthoxanthum odoratum* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hill., *Carex ericetorum* Pollich, *Pilosella officinarum* Vaill., *Anemone patens* L.

В районе выходов кальцийсодержащих пород вдоль рек *V. spicata* встречается на открытых или облесенных склонах преимущественно южной экспозиции, в составе реликтового скального флористического комплекса. Вместе с *V. spicata* встречаются 78 (в отдельных сообществах – от 13 до 40) таксонов. Это виды, хорошо приспособленные к недостатку тепла, сезонным перепадам температур, холодным зимам, в том числе представители арктической, аркто-альпийской и гипоарктической широтных групп (*Arctous alpina* (L.) Nied., *Euphrasia frigida* Pugsley, *Minuartia verna* (L.) Hiern., *Poa alpina* L., *Salix recurvigemmis* A.K.Skvortsov, *S. reticulata* L., *Vaccinium uliginosum* L.), а также виды с азиатским или сибирским распространением (*Adonis sibirica* (Patrin ex DC.) Ledeb., *Chrysanthemum zawadskii* Herbich, *Saussurea parviflora* (Poir.) DC, *Silene chamarensis* Turcz. и др.). Почвенные условия (см. табл. 1) более благоприятны для растений по плодородию, кислотности и увлаж-

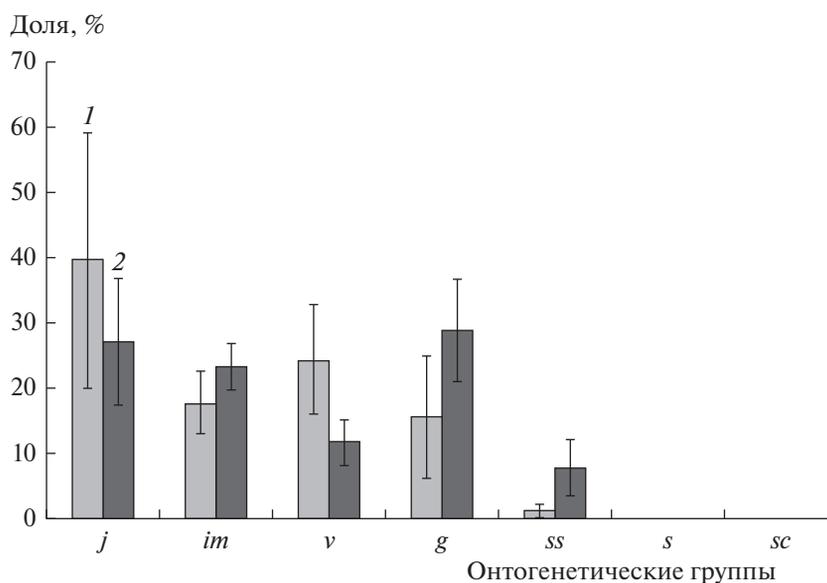
нению [33], чем в первом типе экотопов. Приуроченность *V. spicata* к кальцийсодержащим породам на северном пределе распространения отмечена и на других территориях [34].

Показатели занимаемой площади, численности и доли цветущих растений (табл. 3, рис. 3) свидетельствуют о более благоприятных условиях для развития *V. spicata* на борových террасах, чем на выходах известняков.

**Комплекс опылителей *V. spicata*** включает 19 видов насекомых из 3 семейств отрядов Нуменпортера и Diptera (табл. 4). Среди опылителей из семейства Apidae преобладают виды с широкими ареалами, преимущественно палеарктические, голарктические по долготной составляющей и температурные, полизональные – по широтной. Как правило, такие таксоны обладают большей экологической пластичностью, осваивают разные биотопы, что особо актуально на Севере с его нестабильными климатическими условиями в летний период. Опылители *V. spicata* относятся к луговой, лугово-болотной, лугово-лесной и эвритопной топическим группам (или “группиров-

**Таблица 3.** Характеристика экотопических популяций *Veronica spicata*

Критерии	Борových террасы		Выходы известняков	
	Ужгинский	Немский	Белая Кедва	Сойвинский
Площадь, км <sup>2</sup>	7	17	0.01	0.5
Численность, шт.	До 1000	До 10000	500	1000
Типы обследованных ценопопуляций	Переходная, молодая	Переходная, молодая	Молодые	Молодые
Плотность, шт/м <sup>2</sup>	1.6–8.9	14.6–76	3.9–5.7	5.6–9.1



**Рис. 3.** Усредненные онтогенетические спектры экологических популяций *V. spicata* на выходах известняков (1) и борových террасах (2): *j* – ювенильная, *im* – имматурная, *v* – виргинильная, *g* – генеративная, *ss* – субсенильная, *s* – сенильная, *sc* – отмершие.

кам” в понимании А.Г. Татарина и М.М. Долгина [35]), преобладают представители двух последних групп. Вместе с тем в этом комплексе отмечены редкие виды: *B. muscorum*, занесенный в основной список Красной книги Республики Коми [12], и виды дополнительного списка (бионадзор) – *B. schrencki*, *B. sporadicus*.

В отличие от других частей ареала *V. spicata*, где важную роль в опылении играют одиночные пчелы [18, 19], на северной границе распространения вида эту функцию осуществляют шмели (*Bombus* Latr.) (см. табл. 4). Их доля доходит до 100% от общего числа видов опылителей в сосновых борах и до 98.8% на скальных обнажениях Тимана, где 1.2% относятся к семействам Halictidae и Syrphidae. Это соответствует общим географическим закономерностям трансформации комплекса опылителей на Севере [1].

Структура комплекса опылителей *V. spicata* тесно связана с морфологией ее цветков, в частности с длиной трубки венчика, которая составляет около 2 мм. Как отмечал С. М. Кампу [36], короткие трубчатые цветки рода *Veronica* эволюционно приспособлены для опыления пчелами и мухами с коротким хоботком. В районе исследований среди шмелей-опылителей *V. spicata* 10 таксонов (67%) приходится на долю короткохоботковых видов, 4 (27%) – среднехоботковых. Несмотря на присутствие в мелиттофауне изученных участков нескольких длиннохоботковых шмелей, среди опылителей *V. spicata* отмечен лишь один вид (*B. hortorum*): число его особей составляет 2.6–5.3% от общей численности (см. табл. 4).

**Влияние экотопа.** Показано, что в соответствии с дифференциацией экологических ниш *V. spicata* состав насекомых-опылителей подразделяется на две группы: скальные обнажения (“Сойвинский”, “Белая Кедва”) и боровые террасы (“Ужгинский”, “Немский”). Уровень сходства внутри кластеров колеблется в пределах 70–75%, между ними – 64% ( $p < 0.05$ ).

Высокий уровень видового разнообразия шмелей на скальных выходах (см. табл. 4) обусловлен широким спектром экологических условий и высоким ценотическим разнообразием. Из обследованных локалитетов только в этом типе экотопов выявлены семь таксонов, не являющихся опылителями *V. spicata*. Среди них *B. balteatus*, местонахождения которого на Среднем Тимане – наиболее южные в регионе, *B. semenoviellus* – наиболее западные в ареале, *B. bohemicus* (клептопаразит *B. distinguendus* и других таксонов) и *B. consobrinus*, распространение которого сопряжено с *Aconitum septentrionale* [37].

В скальных экотопах одновременно с *V. spicata* шмели фуражируют на 16 таксонах реликтового флористического комплекса (см. рис. 4а), включая специализированные мелиттофильные виды *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum* (B.Fedtsch.) P.W. Ball, *Thymus* sp., *Vicia sepium* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Среди опылителей *V. spicata* отмечено 57–75% видов локальных фаун шмелей (см. рис. 4б). Учитывая небольшие размеры и численность популяций (см. табл. 3, рис. 3), значительное давление в конкуренции за опылителей может приводить к попа-

**Таблица 4.** Распространение, показатели численности, видового состава, характеристика ротового аппарата насекомых-опылителей *Veronica spicata*

Виды насекомых	Длина хоботка	Тип ареала	Боровые террасы				Выходы известняков			
			Немский		Ужгинский		Белая Кедва		Сойвинский	
			доля, %	балл обилия	доля, %	балл обилия	доля, %	балл обилия	доля, %	балл обилия
<b>Семейство Syrphidae</b>										
<i>Melangyna barbifrons</i> *	–	ТЕБ	–	–	–	–	–	–	1.2	1
<i>Eristalis interrupta</i> *	–	ЦАТ	–	–	–	–	2.6	1	–	–
<b>Семейство Halictidae</b>										
<i>Dufourea minuta</i> *	–	ЕСТ	–	–	–	–	2.6	1	–	–
<i>Sphcodes</i> sp.*	–	–	–	–	–	–	1.3	1	–	–
<b>Семейство Apidae</b>										
<i>Bombus balteatus</i> Dahl.	Д	ГААБ	–	–	–	–	–	2	–	–
<i>B. bohemicus</i> Seidl	К	ТПП	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>B. cingulatus</i> Wahl.	С	ТЕТ	–	–	–	–	–	–	–	3
<i>B. consobrinus</i> Dahl.	Д	ТПП	–	–	–	–	–	3	–	3
<i>B. distinguendus</i> Mor.	С	ТЕБ	–	–	–	–	–	3	–	3
<i>B. flavidus</i> Evers.*	К	ГААБ	4	2	10.7	3	–	–	6.2	2
<i>B. hortorum</i> (L.)*	Д	ЕСТ	–	–	5.3	2	2.6	1	3.7	1
<i>B. hypnorum</i> (L.)*	К	ПОП	9.9	3	12	3	6.6	2	6.2	2
<i>B. jonellus</i> Kirby*	К	ГААБ	14.8	4	–	–	14.5	4	7.4	2
<i>B. lucorum</i> s.l.*	К	ГАОП	25.7	5	–	–	–	–	–	–
<i>B. muscorum</i> (L.)*	С	ТЕТ	2	1	–	–	–	–	–	–
<i>B. norvegicus</i> (Sp.-Schn.)*	К	ПОП	–	–	8	3	9.2	3	7.4	3
<i>B. pascuorum</i> (Scop.)*	С	ТЕТ	18.8	4	10.7	3	9.2	3	8.6	3
<i>B. patagiatus</i> Nyl.*	К	ПОП	–	–	2.6	1	–	–	–	–
<i>B. pratorum</i> (L.)*	К	ЕСТ	4	2	6.7	2	10.5	3	13.6	3
<i>B. schrencki</i> Mor.*	С	ПОП	4.9	3	8	3	6.6	2	7.4	2
<i>B. semenoviellus</i> Skor.*	К	ЕСТ	–	–	–	–	–	–	2.5	1
<i>B. soroensis</i> (F.)	К	ТЕП	–	–	–	–	–	3	–	–
<i>B. sporadicus</i> Nyl.*	К	ПОП	2	4	22.7	5	22.4	3	21	4
<i>B. sylvestris</i> (Lep.)*	К	ТПП	3	1	5.3	2	6.6	3	8.6	3
<i>B. veteranus</i> (F.)*	С	ТЕТ	10.9	3	8	3	5.3	2	6.2	2
Общее число видов	19		11		11		11 (17)		13 (17)	
Индекс Шенона			2.42		2.47		2.71		2.74	
Индекс Маргалефа			2.11		2.32		3.1		3.41	
Индекс Симпсона			1.01		1.03		1.03		0.99	
Индекс Бергера-Паркера			0.23		0.23		0.12		0.14	

Примечание: К – короткохоботковые виды, С – среднехоботковые, Д – длиннохоботковые; ЕСТ – евро-сибирская температурная; ТЕБ – трансевразийская бореальная; ТЕП – трансевразийская полизональная; ТЕТ – трансевразийская температурная; ПОП – палеаркто-ориентальная полизональная; ТПП – транспалеарктическая полизональная; ГААБ – голарктическая арктобореальная; ГАОП – голаркто-ориентальная полизональная; ЦАТ – циркумголарктическая температурная; \* – отмечены опылители; в скобках указано общее число видов шмелей на скальных обнажениях.

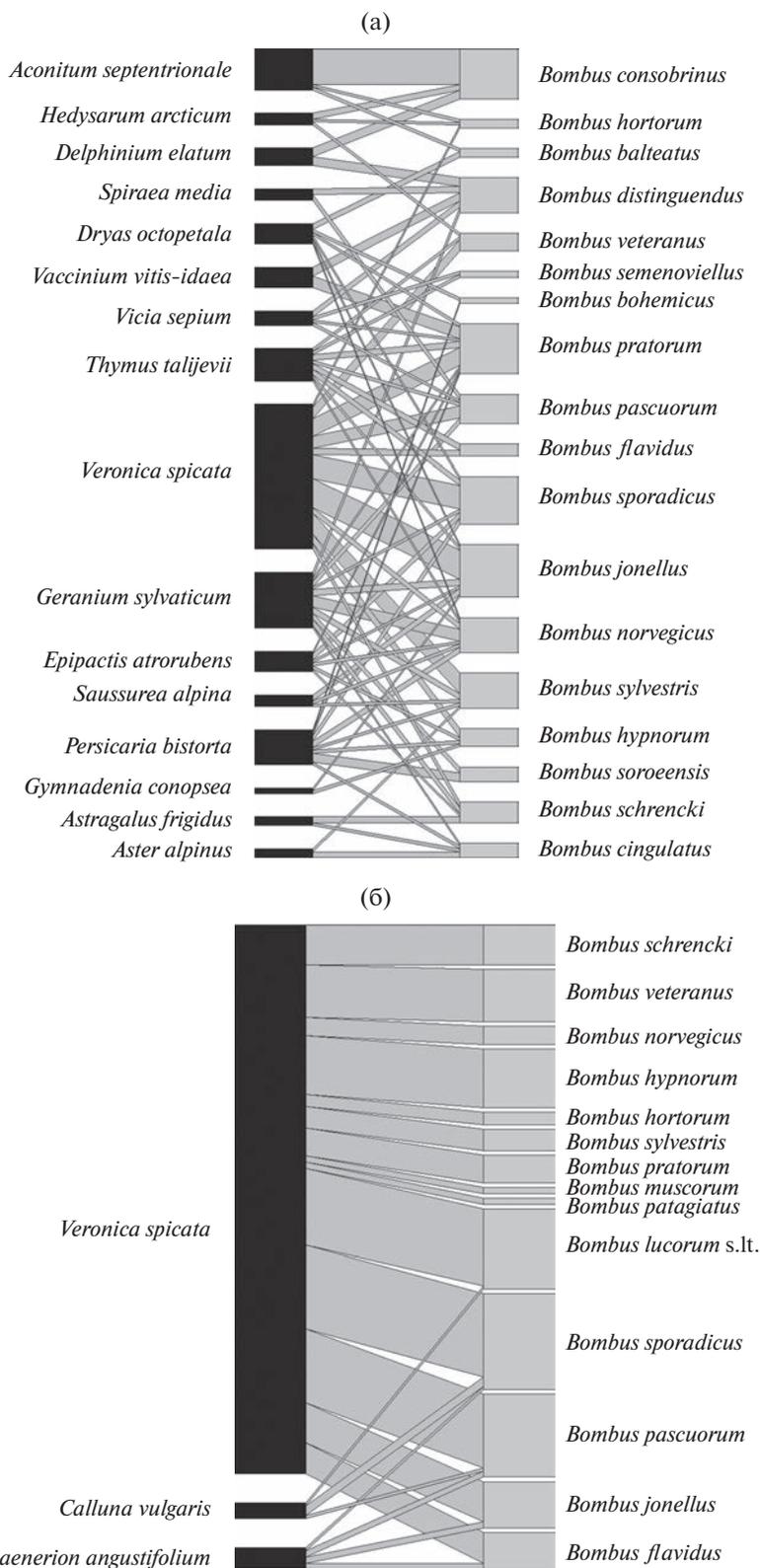


Рис. 4. Взаимосвязь шмелей и опыляемых ими растений на скальных обнажениях (а) и борových террасах (б).

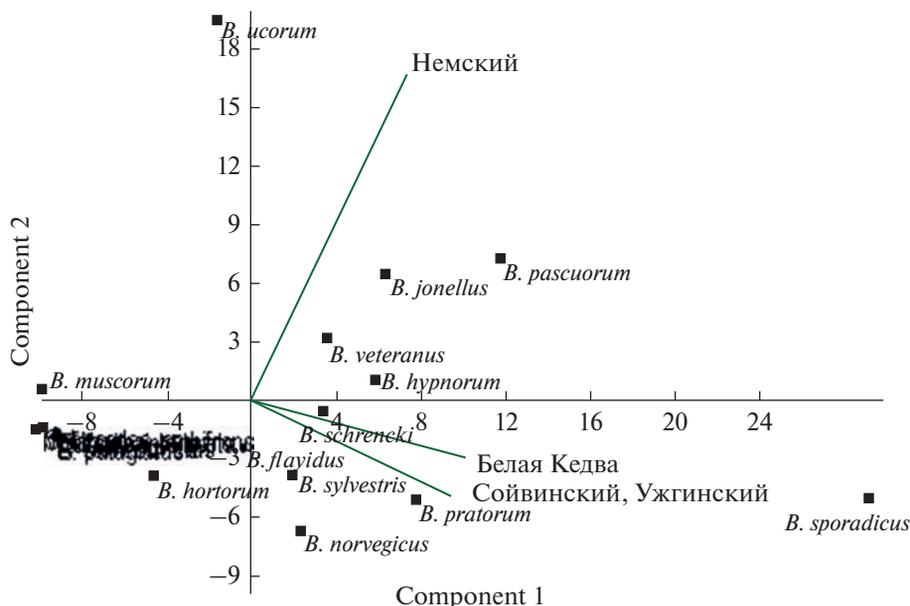


Рис. 5. Ординация выборок опылителей *V. spicata* с учетом количественных данных.

данию недостаточного количества пыльцы [38, 39] на цветки *V. spicata*.

В обследованных локалитетах на борových террасах (“Ужгинский”, “Немский”) выявлен также достаточно высокий уровень видовой разнообразия шмелей. Мы связываем его с обилием кормовых ресурсов, предоставляемых опылителям цветками *V. spicata*. Образуя крупные популяции (см. табл. 3, рис. 3), в период массового цветения этот вид становится доминирующим источником нектара и пыльцы для 100% представителей рода *Bombus* Latr., выявленных в локальных фаунах борových террас. Такая олиголектичность шмелей (см. рис. 4б) обусловлена характерными для *Pinetum cladinosum* низкими показателями видовой разнообразия и обилия других растений.

Доминантный комплекс опылителей *V. spicata* на Севере образуют *B. jonellus*, *B. lucorum* s.l., *B. pascuorum*, *B. sporadicus*. Эти же таксоны являются детерминирующими при ординации выборок опылителей *V. spicata* с учетом количественных данных (см. табл. 4, рис. 5). В локалитетах “Ужгинский”, “Белая Кедва”, “Сойвинский” доминирует *B. sporadicus* — таежный вид, малочисленный по всему ареалу и нуждающийся в биологическом надзоре на территории Республики Коми [12]. Обособленность в ординационном пространстве локалитета “Немский” (самой крупной из обследованных популяций *V. spicata*) связана с доминированием *B. lucorum* s.l. По данным А.М. Бывальцева [20, 21], этот вид избирателен в фуражировке и связан с видами рода *Veronica*. Два вида доминантного комплекса опылителей *V. spicata* (*B. lucorum* s.l. и *B. jonellus*), а также не столь многочис-

ленный *B. veteranus* отмечены среди активных опылителей этого вида и в других частях ареала [18, 20, 21].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Севере комплекс опылителей *V. spicata*, вида специализированного мелиттофильного комплекса, насчитывает 19 видов насекомых из 2 отрядов и 3 семейств. Преобладание в нем широко распространенных полилектичных видов связано с относительной молодостью и преимущественно миграционным характером энтомофауны Европейского Северо-Востока России [40].

Показано, что структура комплекса определяется особенностями строения цветка *V. spicata*, дифференциацией его экологических ниш на северном пределе распространения и широтным фактором. В отличие от других частей ареала, где важную роль в опылении вида играют одиночные пчелы [18], на Севере ведущая роль принадлежит представителям рода *Bombus* Latr. С учетом уровня видовой разнообразия и структуры населения основу комплекса составляют короткохоботковые виды шмелей: *B. lucorum* s.l., *B. jonellus*, *B. pratorum*, *B. sporadicus*, а также среднехоботковый *B. pascuorum*.

Подтверждены различия комплекса опылителей *V. spicata* в двух типах местообитаний вида на Севере — в интразональных сообществах *Pinetum cladinosum* на борových террасах и азональных выходах кальцийсодержащих пород с реликтовым скальным флористическим комплексом. Такая дифференциация экологических ниш *V. spicata*

связана с историей развития растительного покрова на Европейском Северо-Востоке России [34, 41]. В сообществах *Pinetum cladinosum* большая площадь популяций и высокое обилие *V. spicata*, в сочетании с низкими показателями видового разнообразия и обилия других растений, создают предпосылки для олиголектичности шмелей. На выходах известняков реализуется иная стратегия фуражировки – шмели одновременно питаются на целом ряде растений скального комплекса. С учетом небольших размеров и численности популяций *V. spicata* такое значительное давление в конкуренции за опылителей может приводить к попаданию недостаточного количества пыльцы на цветки этого вида.

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ тем 122040600026-9 и 122040600025-2). Авторы признательны А.Б. Новаковскому за консультации и помощь в обработке материалов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Панфилов Д.В. Общий обзор населения пчелиных Евразии // Сборник трудов Зоологического музея Московского ун-та. 1968. Т. 11. С. 18–35.
2. Фэгри К., Ван дер Пейл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 344 с.
3. Liu Y., Jin H., Naeem M., An J. Comparative transcriptome analysis reveals regulatory genes involved on cold tolerance and hypoxic adaptation of high-altitude Tibetan bumblebees // *Apidologie*. 2020. V. 51. P. 1166–1181. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00795-w>
4. Potts S.G., Imperatriz-Fonseca V., Ngo H.T. et al. Safeguarding pollinators and their values to human well-being // *Nature*. 2016. V. 540. P. 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
5. Soroye P., Newbold T., Kerr J. Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents // *Science*. 2020. V. 367. Is. 6478. P. 685–688. <https://doi.org/10.1126/science.aax8591>
6. Gagic V., Kirkland L., Kendall L.K. et al. Understanding pollinator foraging behaviour and transition rates between flowers is important to maximise seed set in hybrid crops // *Apidologie*. 2021. V. 52. P. 89–100. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00800-2>
7. Wei N., Kaczorowski R.L., Arceo-Gómez G. et al. Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity // *Nature*. 2021. V. 597. P. 688–692. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03890-9>
8. Kwak M.M., Bekker R.M. Ecology of plant reproduction: extinction risks and restoration perspectives of rare plant species // *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. Eds. Waser N.M., Ollerton J. Chicago: The University of Chicago Press, 2006. 445 p. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.08.001>
9. Zych M., Jakubiec A. Pollination of Polish Red list plants: a preliminary statistical survey // *Acta agrobotanica*. 2008. V. 61. Is. 1. P. 85–90.
10. Демьянова Е.И. О системах скрещивания у охраняемых растений Среднего Урала // *Вестник Пермского ун-та*. 2015. Вып. 2. С. 91–126.
11. Юдин Ю.П. Реликтовая флора известняков Северо-Востока европейской части СССР // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 493–587.
12. Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 2019. 768 с.
13. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа - Югры: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Баско, 2013. 460 с.
14. Красная книга Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар: Администрация Ненецкого автономного округа, 2019. 455 с.
15. Wilson G.B., Houston L., Whittington W.J., Humphries R.N. *Veronica spicata* L. ssp. *spicata* and ssp. *hybrida* (L.) Gaudin (*Pseudolysimachium spicatum* (L.) Opiz) // *J. of Ecology*. 2001. V. 88. № 5. P. 890–909.
16. Scalone R., Kolf M., Albach D.C. Mating system variation in *Veronica* (Plantaginaceae): inferences from pollen/ovule ratios and other reproductive traits // *Nordic J. of Botany*. 2012. V. 31. Is. 3. P. 372–384. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.01706.x>
17. Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. К антэкологии некоторых степных растений лесостепного Зауралья // *Экология опыления*. Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1979. С. 113–125.
18. Banaszak J. Pszczoły (Apoidea, Hymenoptera) siedlisk kserotermicznych rejonu dolnej Wisły // *Fragmenta faunistica*. 1980. V. 25. № 19. P. 335–360.
19. Fisogni A., Massol F., de Manincor N. et al. Network analysis highlights increased generalisation and evenness of plant-pollinator interactions after conservation measures // *Acta Oecologica*. 2021. V. 110. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103689>
20. Бывальцев А.М. Сообщества шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) в Кулундинской равнине Западной Сибири // *Евразиатский энтомол. журн.* 2013. Т. 12. № 6. С. 575–586.
21. Бывальцев А.М., Белова К.А., Проскуракова А.А. Население и экология шмелей Прииртышской степи в раннелетний период (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) // *Вестник Новосибирского гос. ун-та. Серия: Биология, клиническая медицина*. 2013. Т. 11. Вып. 1. С. 40–46.
22. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.
23. Серебрякова Т.И., Каргалицкая Т.Н. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch. // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1972. Т. 77. № 6. С. 81–98.
24. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.
25. Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 273 с.; 1976. Т. 2. 315 с.; 1976. Т. 3. 293 с.; 1977. Т. 4. 311 с.
26. Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР / *Ареалы на-*

- секомых европейской части СССР. Л.: Наука, 1984. С. 3–20.
27. *Williams P.H.* Bumblebees of the World. Natural History Museum. URL:<https://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/subgenericlist.html> (дата обращения: 28.06.2022).
  28. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
  29. *Новаковский А.Б.* Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 3. С. 26–33. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3\(197\).4](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).4)
  30. *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
  31. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Ред. Жукова Л.А. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та, 2010. 368 с.
  32. Лесорастительное районирование Республики Коми / Козубов Г.М., Мартыненко В.А., Дегтева С.В. и др. // Леса Республики Коми. М.: Издат.-продюс. центр “Дизайн. Информация. Картография”, 1999. С. 257–288.
  33. *Тетерюк Л.В., Елсаков В.В., Лаптева Е.М.* Роль рельефа в формировании терморегима и биоразнообразия реликтовых экосистем на известняках Европейского Северо-Востока России // Экология. 2012. № 6. С. 410–416. [*Teteryuk L.V., Elsakov V.V., Lapteva E.M.* The role of topography in forming the thermal regime and biological diversity of relict ecosystems on limestones in the Northeast of European Russia // *Russ. J. of Ecology*. 2012. V. 43. № 6. P. 433–439.] <https://doi.org/10.1134/S1067413612060082>
  34. *Еленевский Л.Г.* Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука, 1978. 259 с.
  35. *Татаринов А.Г., Долгин М.М.* Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на Европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.
  36. *Кампу С.М.* Pollination and flower diversity in Scrophulariaceae // *The Botanical Review*. 1995. V. 61. № 4. P. 350–366.
  37. *Teräs I.* Food plants and flower visits of bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. Helsinki, 1985. 84 p.
  38. *Длусский Г.М.* Значение конкуренции за опыление в формировании структуры комплекса энтомофильных растений // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 6. С. 434–449.
  39. *Pojar J.* Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia // *Canadian Journal Botany*. 1974. V. 52. P. 1819–1834. <https://doi.org/10.1139/b74-234>
  40. *Крыжановский О.Л.* Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2002. 237 с.
  41. *Горчаковский П.Л.* Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Труды Института экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск: Урал. филиал АН СССР, 1969. Вып. 66. 286 с.

УДК 58.01/.07

## МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОСУШЕННЫХ БОЛОТАХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ (НА ПРИМЕРЕ МЕЗОТРОФНОГО ТРАВЯНО-СФАГНОВОГО БОЛОТА)

© 2023 г. С. И. Грабовик<sup>а</sup>, Л. В. Канцерова<sup>а</sup>, \*

<sup>а</sup>ФГБУН Институт биологии Карельского научного центра РАН, Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

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

Поступила в редакцию 08.04.2022 г.

После доработки 01.09.2022 г.

Принята к публикации 05.09.2022 г.

При помощи градиентного анализа и экошкал Элленберга выявлены факторы дифференциации растительного покрова (увлажнение, освещенность, кислотность почвы, богатство почвы минеральным азотом). С помощью неметрического шкалирования была создана ординационная диаграмма распределения геоботанических описаний за 50 лет исследования (с 1971 г. по 2021 г.). Проведена корреляция осей ординации и экологических факторов. На ординационной диаграмме и по результатам кластерного анализа геоботанические описания образуют три ярко выраженные группы, соответствующие определенным временным периодам. Причиной смен видового состава в растительных сообществах являются изменения освещенности, увлажнения и трофности. Под влиянием осушения и сукцессий растительного покрова в течение 50 лет на месте мезотрофного кочковато-топяного травяно-сфагнового комплекса, представленного мезотрофными гидрогигрофильными болотными видами, сформировался олиготрофный кочковато-равнинный сосняк ерничково-сфагновый, образованный олиготрофными, мезогигрофильными лесо-болотными видами.

*Ключевые слова:* сообщества, экошкалы, градиентный анализ, экологические факторы, осушенные болота, Карелия

DOI: 10.31857/S0367059723010067, EDN: GZJTTE

В Республике Карелия болота занимают 3.63 млн га (21%), из них на долю травяно-сфагново-гипновых (карельские кольцевые аапа болота) приходится 0.9 млн га [1]. Одним из наиболее распространенных способов трансформации болотных экосистем таежной зоны является лесосушительная мелиорация, в результате которой происходит изменение гидрологического режима болотных массивов: на некоторых осушенных площадях проводили обработку почвы и создавали лесные культуры, ряд участков оставляли для естественного облесения. В 60–70-е годы XX в. 25% общей площади болот Карелии было осушено для целей лесного и сельского хозяйства, в отдельных районах эта цифра достигает 70% [2, 3].

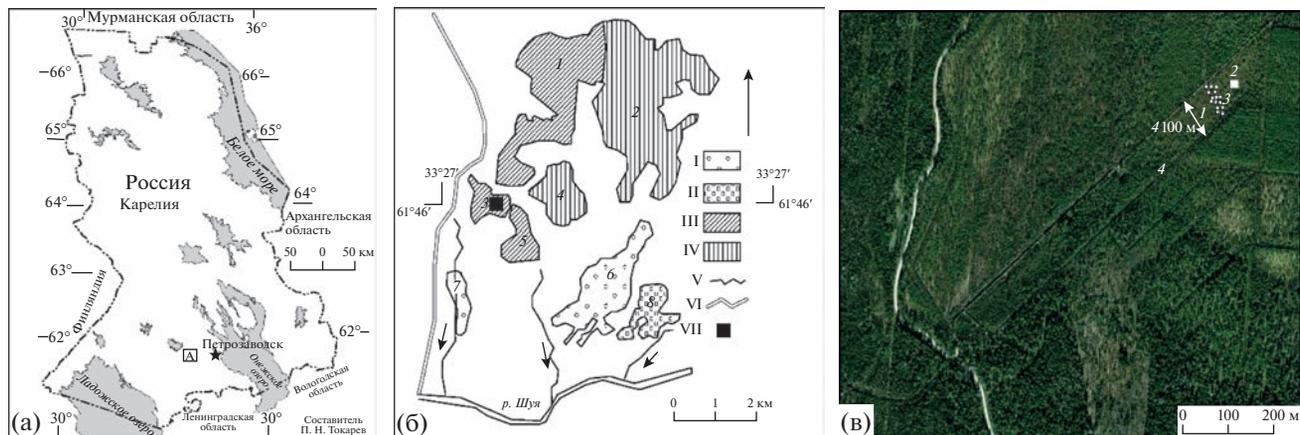
Изменению растительности болот и заболоченных лесов под влиянием осушения посвящено достаточно много работ как у нас в стране [4–7], так и за рубежом [8–11]. Анализ литературы показывает, что большая часть материалов об изменении растительного покрова болот и заболоченных лесов получена на основе однократных учетов, проведенных через достаточно большой период после осушения. При этом динамика на-

почвенного покрова рассматривается в сравнительно немногих работах, в основном на болотах европейской части России [12–14]. В Западной Сибири [4, 15] основное внимание уделяется реакции на осушение древесного яруса или его формированию на открытых болотах.

Основная цель настоящей работы — анализ результатов 50-летних исследований постмелиоративной динамики видового состава растительного покрова, а также выявление основных экологических факторов мезотрофного травяно-сфагнового болотного массива во временном аспекте. В задачи исследования входило рассмотреть разнообразие растительного покрова осушенного болотного участка и провести градиентный анализ с выявлением ведущих факторов их дифференциации.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории Европейского Севера России наиболее распространены четыре типа болотных массивов [16]: сфагновый грядово-мочажинный олиготрофный, травяно-сфагновый мезотрофный, травяно-сфагново-гипновый (карельские



**Рис. 1.** Мезотрофный травяно-сфагновый болотный массив: а – географическое положение болота в пределах Карелии; б – схема болотных массивов стационара “Киндасово”: I – мезотрофный травяно-сфагновый, II – мезотрофный сфагновый лесной, III – южнокарельский вариант кольцевого аапа типа, IV – олиготрофный сфагновый грядово-мочажинный, V – ручьи; VI – река Шуя; VII – пробная площадь; 1–8 – болотные массивы: 1 – Неназванное, 2 – Мустусуо, 3 – Койвусуо, 4 – Ритусуо, 5 – Райское, 6 – Деловое, 7 – Близкое, 8 – Березовое; в – центральная часть болота Койвусуо: 1 – пробная площадь (0,4 га), 2 – постоянная пробная площадь (50 м<sup>2</sup>), 3 – постоянная метровая площадь (1 м<sup>2</sup>), 4 – мелиоративные каналы.

кольцевые аапа болота) и мезотрофный сфагновый лесной (рис. 1). Значительная их часть в южной и средней Карелии была осушена в 60–70-е годы XX в.

В 1969 г. под руководством члена-корр. АН СССР Н.И. Пьявченко были начаты комплексные научно-исследовательские работы по изучению структуры и динамики болот и заболоченных лесов в естественном состоянии и под влиянием мелиорации на территории Южной Карелии в подзоне средней тайги на лесоболотном научном стационаре “Киндасово” в заказнике Койву-Ламбасуо. В климатическом отношении территория стационара характеризуется следующими средними многолетними данными: продолжительность вегетационного периода – 148 дней, температура воздуха за вегетационный период – 11,7°C, количество атмосферных осадков за год – 565 мм, за вегетационный период – 316 мм [17].

Мы рассматриваем динамику видового состава растительного покрова мезотрофного травяно-сфагнового болотного массива Койвусуо площадью 40 га, который относится к южно-карельскому варианту аапа болот и имеет торфяную залежь мощностью около 1,5 м. Пробная площадь болотного массива составляет 0,4 га (61°46′22,7″ с.ш. и 33°29′22,9″ в.д.). Структуру растительного покрова изучали на постоянной пробной площади (50 м<sup>2</sup>), заложенной в центральной части болотного массива в мезотрофном кочковато-топяном травяно-сфагновом комплексе, который занимал 27% от площади массива. Мониторинг изменений видового состава велся на 15 постоянных площадках размером 1 м<sup>2</sup>, заложённых на понижениях, которые были расположены рассеянно в пределах

пробной площади изучаемого болотного комплекса. На постоянных метровых площадках проективное покрытие видов (в %) травяно-кустарничкового и мохового ярусов оценивали с периодичностью 1–2 года, реже до 7 лет. Первые описания были сделаны в год осушения. В задачи исследования не входило измерение уровня почвенно-грунтовых вод (УПГВ) в течение вегетационного периода, но на постоянной пробной площади был измерен УПГВ в понижениях до осушения, а также через 25 и 50 лет.

Исследования динамики видового состава и структуры растительного покрова выполняли апробированными и модифицированными методами [18, 19]. Таксономия сосудистых растений приводится по [20] с учетом более поздней работы [21], мхов – по [22]. Экологические группы сосудистых растений и мхов по факторам обводненности, трофности и приуроченности к экотопам приводятся по работам [23, 24]. Для установления экологических особенностей выделенных сообществ и определения их положения в экологическом пространстве был использован градиентный анализ, выполненный методом неметрического шкалирования (NMS) [25] в прикладном пакете для обработки геоботанических данных PC-ORD 6.12. Нагрузки на оси ординации рассчитаны after-the-fact посредством сравнения дисперсии, объясняемой отдельной осью с общей дисперсией в таблице эмпирических данных [26]. В качестве анализируемого параметра использовался показатель проективного покрытия видов (в %) для растительных сообществ постоянных метровых площадок за разные годы исследования. Поскольку прямые измерения факторов сре-

ды отсутствовали, для интерпретации ординационных градиентов были использованы значения экологических факторов, рассчитанные методом экологических шкал Х. Элленберга [27]. Характеристика в шкалах Элленберга представлена для 67% видов из общего списка. Кластеризация материала была проведена методом гибкой беты (flexible beta) при значении  $\beta = -0.25$  [28]. Для вычисления матрицы расстояний использовалась относительная дистанция Сьеренсена.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

При помощи градиентного анализа и по шкалам Элленберга выявлены 4 основных фактора дифференциации растительного покрова в каждый год исследования (табл. 1). Отмечены незначительные уменьшения степени освещенности (от 8.3 – полностью световые растения до 7.5 – преимущественно световые растения, в основном произрастают на освещенных участках, но иногда встречаются в затененных местах); степени увлажнения почвы (от 9 – эти растения растут на сырых, плохо аэрируемых почвах до 8.5 – растения растут на влажных, не просыхающих почвах); кислотности почвы (от 2.5 до 2.1 – растения растут на кислых почвах) и богатства почвы минеральным азотом (от 2.4 до 1.6 – растения растут на бедных азотом почвах) [27].

С помощью неметрического шкалирования (NMS) была создана ординационная диаграмма распределения геоботанических описаний за 50 лет (рис. 2). Проведена корреляция осей ординации и экологических факторов. Первая ось показывает 61.8% общей дисперсии, вторая – 32.6%. Корреляция факторов с первой осью не проявилась, зато заметна сильная отрицательная корреляция второй ординационной оси с богатством почв минеральным азотом ( $r = -0.840$ ), освещенностью ( $r = -0.826$ ), немного меньше с кислотностью почв ( $r = -0.733$ ) и увлажненностью ( $r = -0.645$ ) (табл. 2).

На ординационной диаграмме и по результатам кластерного анализа (рис. 3) геоботанические описания образуют три ярко выраженные группы, соответствующие определенным временным периодам. Группы (периоды) достаточно четко очерчены в ординационном пространстве NMS и не перекрываются друг с другом. Разрыв между I и II группами может быть связан с отсутствием данных за длительный период времени. Изменения факторов освещенности и трофности являются основными причинами смен видового состава на местообитаниях, подвергшихся осушению, а фактор увлажнения зависит от степени трофности.

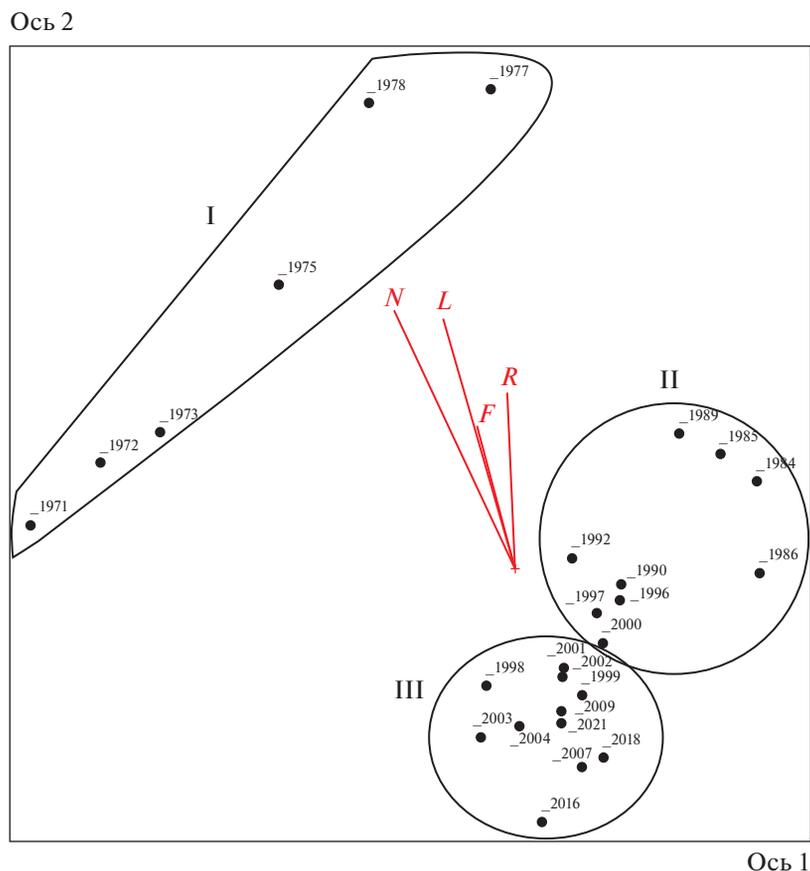
**До осушения (1971 г.).** Болото осушено в 1971 г., расстояние между осушительными каналами

**Таблица 1.** Основные экологические факторы растительных сообществ мезотрофного травяно-сфагнового болотного массива за 50 лет исследования (по экошкалам Элленберга). Пунктирные линии указывают на переходы между периодами осушения (рис. 2)

Годы исследования	Экологический фактор			
	<i>L*</i>	<i>F</i>	<i>R</i>	<i>N</i>
1971	8.3	9.0	2.5	2.4
1972	8.3	9.1	2.2	2.4
1973	8.2	9.1	2.6	2.5
1975	8.1	9.0	2.4	2.2
1977	8.4	9.1	2.6	2.5
1978	8.3	8.8	2.7	2.7
Средние значения I периода	8.3	9.0	2.5	2.4
1984	8.2	9.0	2.5	1.9
1985	8.2	9.1	2.6	2.1
1986	7.7	8.5	2.1	1.9
1989	8.0	9.1	2.7	2.1
1990	8.0	9.1	2.3	2.1
1992	8.1	9.0	2.4	1.9
1996	7.8	8.5	2.4	2.0
1997	8.0	8.9	2.3	2.0
1998	7.9	8.9	2.3	2.1
1999	7.6	8.7	2.1	1.9
2000	7.6	8.9	2.2	1.9
Средние значения II периода	7.9	8.8	2.4	2.0
2001	7.8	8.8	2.4	1.9
2002	7.7	8.7	2.4	2.0
2003	7.6	8.7	1.9	1.8
2004	7.8	8.6	2.1	1.9
2007	7.7	8.6	1.7	1.6
2009	7.5	8.5	2.3	1.6
2016	7.5	8.5	2.1	1.5
2018	7.5	8.5	2.1	1.5
2021	7.5	8.5	2.1	1.6
Средние значения III периода	7.6	8.6	2.1	1.7

Примечание. Здесь и в табл. 2: *L* – освещение, *F* – увлажнение почвы, *R* – кислотность почвы, *N* – богатство почвы азотом.

100 м, в настоящее время каналы заросли травянистой растительностью. До осушения во флористическом составе участка отмечено 20 видов: деревьев – 2, кустарничков – 4, трав – 8, мхов – 6. Отдельные сосны и березы, высотой 1–2 м, были приурочены к осоково-сфагновым кочкам.



**Рис. 2.** NMS-ординация растительных сообществ на постоянных метровых площадках за 50 лет исследований. Римские цифры – периоды увлажнения: I – 1971–1978 гг.; II – 1984–2000 гг.; III – 2001–2021 гг. Векторы экологических значений (см. в табл. 1): *L* – освещение, *F* – увлажнение почвы, *R* – кислотность почвы, *N* – богатство почвы азотом.

Для изучения изменений структуры растительного покрова в центральной части участка было выполнено крупномасштабное картирование. Кочки занимали 36%, растительный покров которых был представлен фитоценозами *Andromeda polifolia*–*Carex lasiocarpa*–*Sphagnum divinum* + *S. angustifolium*. Сообщества ковров *Carex lasiocarpa*–*Sphagnum subsecundum* и топей *Carex limosa*–*Menyanthes trifoliata* занимали 64% (табл. 3). Проективное покрытие кустарничково-травяно-

го яруса повышений – 80%, мхов – 100%, понижений – соответственно 65 и 55%.

В нашей работе анализ динамики растительного покрова приводится на примере растительных сообществ *Carex lasiocarpa*–*Sphagnum subsecundum*, приуроченных к коврам, и *Carex limosa*–*Menyanthes trifoliata*, приуроченных к топям (см. табл. 3); УПГВ – 2–3 см ниже поверхности сфагнового покрова.

**I период осушения (1971–1978 гг.).** В данный период осушения на месте прежнего кочковато-топяного комплекса сформировался кочковато-равнинный (см. табл. 3). Кочки *Betula nana* + *Andromeda polifolia*–*S. divinum* + *S. angustifolium* занимают 33%, ковры *Carex lasiocarpa*–*Menyanthes trifoliata* – 67%. Растительный покров ковров представлен мезотрофными гидрогигрофильными болотными видами сосудистых растений и мхов. Диагностическими видами сообществ данного периода являются *Andromeda polifolia*, *Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum*. Эти виды по-прежнему сохраняют высокую кон-

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции Пирсона (*r*) и Кендалла ( $\tau$ ) ординационных осей с факторами среды по экошкалам Элленберга

Экологический фактор	Ось 1		Ось 2	
	<i>r</i>	$\tau$	<i>r</i>	$\tau$
<i>L</i>	–0.445	–0.141	–0.826	–0.698
<i>F</i>	–0.326	–0.103	–0.625	–0.606
<i>R</i>	–0.159	–0.026	–0.733	–0.680
<i>N</i>	–0.576	–0.206	–0.840	–0.708

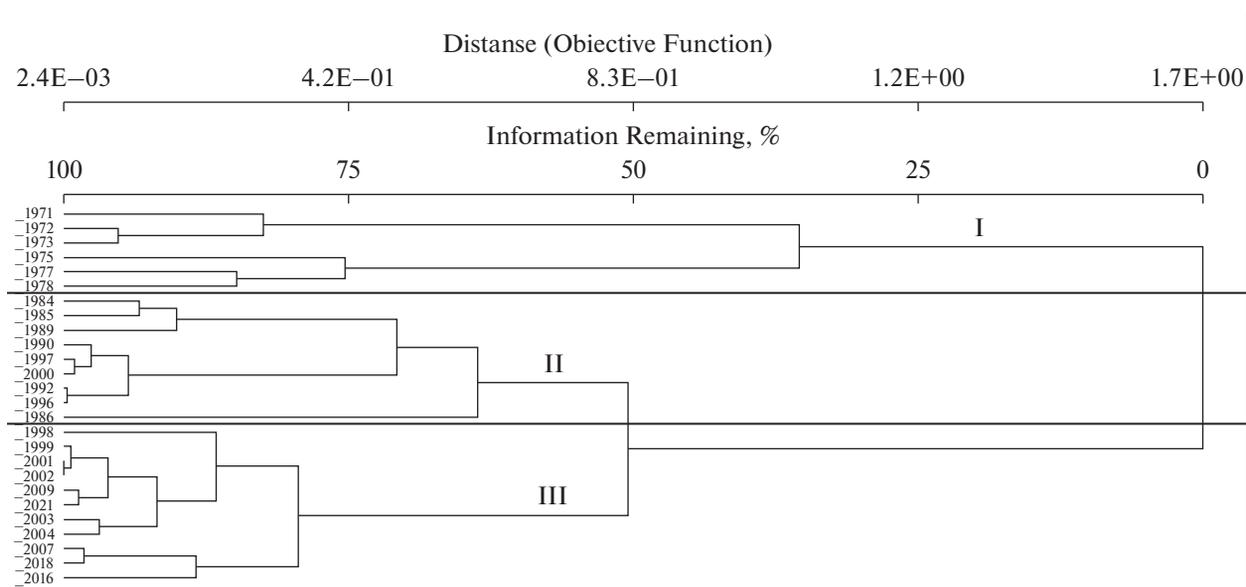


Рис. 3. Кластерный анализ растительных сообществ на постоянных метровых площадках за 50 лет исследований. Периоды увлажнения: I – 1971–1978 гг.; II – 1984–2000 гг.; III – 2001–2021 гг.

стантность, но проективное покрытие их снижается (табл. 4).

**II период осушения (1984–2000 гг.).** Во втором периоде отмечено дальнейшее сглаживание микрорельефа. Через 13 лет (1984 г.) после осушения кочки занимают 50%, а через 30 лет (2000 г.) – 10%; напочвенный покров ковров через 13 лет сменяется на *Carex lasiocarpa*–*S. angustifolium* (50%), а через 30 лет – на *Pinus sylvestris*–*Betula nana*–*S. angustifolium* (90%) (см. табл. 3).

Растительный покров ковров образован сообществами мезоолиготрофных, гидрофильных болотных видов. Различные виды болотных растений реагируют на осушение неодинаково. Из растительного покрова исчезли гидрогигрофильные и гидрофильные виды *Chamaedaphne calyculata*, *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Sphagnum subsecundum*, а другие испытывают явное угнетение и отмирают постепенно – *Menyanthes trifoliata* и *Equisetum fluviatile* (см. табл. 4). Встречаются виды, которые развиваются даже лучше, и их роль в

Таблица 3. Изменение структуры растительного покрова мезотрофного кочковато-топяного травяно-сфагнового комплекса под влиянием осушения

Фитоценозы	Микрорельеф	До осушения, %	Периоды осушения				
			I	II	III		
Год картирования			1975 г.	1984 г.	2000 г.	2007 г.	2018 г.
<i>Andromeda polifolia</i> – <i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Sphagnum divinum</i> + <i>S. angustifolium</i>	Кочки	36	–	–	–	–	–
<i>Betula nana</i> + <i>Andromeda polifolia</i> – <i>S. divinum</i> + <i>S. angustifolium</i>	То же	–	33	–	–	–	–
<i>Betula nana</i> – <i>S. angustifolium</i> + <i>S. divinum</i>	»	–	–	35	–	–	–
<i>Betula nana</i> – <i>Polytrichum strictum</i> + <i>Polytrichastrum longisetum</i>	»	–	–	15	10	10	10
<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>S. subsecundum</i>	»	18	–	–	–	–	–
<i>Carex limosa</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i>	Топи	46	–	–	–	–	–
<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i>	Ковры	–	67	–	–	–	–
<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>S. angustifolium</i>	То же	–	–	50	–	–	–
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Betula nana</i> – <i>S. angustifolium</i>	»	–	–	–	90	90	90

**Таблица 4.** Постмелиоративная динамика видового состава мезотрофного кочковато-топяного травяно-сфагнового комплекса

Видовой состав	Периоды осушения и годы														
	I					II					III				
	1971*	1972	1973	1975	1978	1984	1986	1990	1997	2000	2001	2007	2009	2018	2021
<i>Andromeda polifolia</i>	V <sup>8</sup>	V <sup>9</sup>	IV <sup>7</sup>	V <sup>8</sup>	V <sup>5</sup>	II <sup>2</sup>	IV <sup>2</sup>	V <sup>5</sup>	IV <sup>2</sup>	IV <sup>5</sup>	IV <sup>3</sup>	V <sup>5</sup>	IV <sup>3</sup>	V <sup>3</sup>	V <sup>3</sup>
<i>Betula nana</i>	IV <sup>6</sup>	IV <sup>7</sup>	IV <sup>7</sup>	IV <sup>12</sup>	IV <sup>14</sup>	V <sup>37</sup>	V <sup>28</sup>	V <sup>24</sup>	V <sup>27</sup>	V <sup>28</sup>	V <sup>32</sup>	V <sup>31</sup>	V <sup>25</sup>	V <sup>26</sup>	V <sup>23</sup>
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	II <sup>+</sup>	II <sup>1</sup>	II <sup>1</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	—	—	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>
<i>Oxycoccus palustris</i>	IV <sup>4</sup>	V <sup>6</sup>	IV <sup>5</sup>	V <sup>3</sup>	III <sup>1</sup>	III <sup>8</sup>	V <sup>4</sup>	V <sup>16</sup>	V <sup>13</sup>	V <sup>17</sup>	V <sup>14</sup>	V <sup>18</sup>	V <sup>14</sup>	V <sup>12</sup>	V <sup>10</sup>
<i>Salix myrtilloides</i>	I <sup>+</sup>	—	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>2</sup>	II <sup>2</sup>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	—	—	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	—	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>
<i>V. vitis-idaea</i>	—	—	—	—	—	—	III <sup>+</sup>	—	I <sup>1</sup>	I <sup>1</sup>	II <sup>1</sup>	II <sup>2</sup>	III <sup>3</sup>	III <sup>4</sup>	III <sup>3</sup>
<i>Carex chordorrhiza</i>	V <sup>21</sup>	V <sup>16</sup>	V <sup>8</sup>	V <sup>5</sup>	III <sup>+</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>
<i>C. dioica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>
<i>C. lasiocarpa</i>	V <sup>15</sup>	V <sup>16</sup>	V <sup>12</sup>	IV <sup>7</sup>	V <sup>11</sup>	V <sup>5</sup>	III <sup>2</sup>	V <sup>2</sup>	V <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	V <sup>+</sup>	III <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>
<i>C. limosa</i>	III <sup>8</sup>	III <sup>8</sup>	—	—	II <sup>+</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. pauciflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>
<i>C. paupercula</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	—	—	—	—	II <sup>+</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Comarum palustre</i>	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Drosera rotundifolia</i>	I <sup>+</sup>	—	—	—	—	II <sup>+</sup>	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>
<i>Equisetum fluviatile</i>	IV <sup>1</sup>	V <sup>+</sup>	IV <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	—	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	—	—	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	V <sup>5</sup>	IV <sup>3</sup>	IV <sup>2</sup>	IV <sup>2</sup>	III <sup>1</sup>	IV <sup>9</sup>	IV <sup>1</sup>	IV <sup>2</sup>	III <sup>+</sup>	IV <sup>2</sup>	V <sup>2</sup>	—	IV <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>
<i>E. vaginatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	—	II <sup>1</sup>	II <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	IV <sup>+</sup>	IV <sup>+</sup>
<i>Menyanthes trifoliata</i>	IV <sup>4</sup>	V <sup>7</sup>	V <sup>2</sup>	V <sup>3</sup>	V <sup>3</sup>	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aulacomnium palustre</i>	II <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	—	—	III <sup>2</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>	—	IV <sup>1</sup>	IV <sup>+</sup>
<i>Dicranum polysetum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I <sup>+</sup>	I <sup>+</sup>
<i>Pleurozium schreberi</i>	I <sup>4</sup>	—	I <sup>+</sup>	—	—	—	II <sup>28</sup>	—	I <sup>+</sup>	—	—	I <sup>+</sup>	—	III <sup>2</sup>	III <sup>2</sup>
<i>Polytrichum commune</i>	—	—	—	—	—	—	II <sup>1</sup>	III <sup>8</sup>	I <sup>1</sup>	—	II <sup>3</sup>	—	II <sup>7</sup>	II <sup>+</sup>	II <sup>+</sup>
<i>Polytrichum strictum</i>	II <sup>3</sup>	I <sup>+</sup>	—	—	III <sup>3</sup>	V <sup>39</sup>	IV <sup>21</sup>	V <sup>36</sup>	V <sup>34</sup>	V <sup>36</sup>	V <sup>21</sup>	V <sup>17</sup>	V <sup>18</sup>	V <sup>20</sup>	V <sup>19</sup>
<i>Sphagnum angustifolium</i>	III <sup>19</sup>	IV <sup>18</sup>	IV <sup>19</sup>	III <sup>12</sup>	III <sup>7</sup>	II <sup>1</sup>	III <sup>12</sup>	V <sup>26</sup>	V <sup>25</sup>	V <sup>30</sup>	V <sup>32</sup>	V <sup>57</sup>	V <sup>39</sup>	V <sup>54</sup>	V <sup>53</sup>
<i>S. capillifolium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III <sup>3</sup>	II <sup>3</sup>	II <sup>4</sup>	—	III <sup>3</sup>	III <sup>3</sup>
<i>S. divinum</i>	IV <sup>31</sup>	V <sup>31</sup>	IV <sup>28</sup>	III <sup>12</sup>	III <sup>2</sup>	IV <sup>6</sup>	IV <sup>4</sup>	V <sup>7</sup>	V <sup>15</sup>	V <sup>13</sup>	V <sup>17</sup>	V <sup>10</sup>	V <sup>12</sup>	V <sup>7</sup>	V <sup>6</sup>
<i>S. fuscum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	I <sup>2</sup>	II <sup>6</sup>	II <sup>6</sup>	II <sup>2</sup>	—	II <sup>1</sup>	II <sup>1</sup>
<i>S. subsecundum</i>	III <sup>34</sup>	—	II <sup>2</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. В таблицу не вошли все годы исследования из-за достаточно большого объема материала. Римские цифры – константность видов: V – 81–100%, IV – 61–80%, III – 41–60%, II – 21–40%, I – 1–20%; арабские цифры – обилие видов (%).

покрове заметно увеличивается после осушения: *Betula nana*, *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum*. Проективное покрытие в растительных сообществах в отличие от первых лет осушения резко возрастает – в среднем с 5–10% до 20–50%. В связи с улучшением аэрации корнеобитаемого слоя *Betula nana* усиленно разрастается. В сообществах на коврах разрастаются *Vaccinium vitis-idaea* и *V. uliginosum*, а также *Sphagnum fuscum* и *S. capillifolium*, которые ранее росли на высоких кочках. Зеленые мхи, а именно *Polytrichum commune* и *P. strictum*, полностью заселяют участки с мертвым *Sphagnum subsecundum*, также здесь поселяется и *Polytrichastrum longisetum* (УПГВ – 25–30 см). В это же время здесь началось поселение сосны. Общее число стволов со-

ставляет до 1103 экз/га, в том числе сосны – 937, березы – 166.

**III период осушения (2001–2021 гг.).** В данный период кочки занимали 10%, а на коврах сформировалось сосново-ерниково-сфагновое сообщество (*Pinus sylvestris*–*Betula nana*–*S. angustifolium* (90%)) (см. табл. 3). Растительный покров ковров образован олиготрофными, мезогигрофильными лесоболотными видами. Растения гигрофильные угнетаются, конкуренция с их стороны практически устраняется. В напочвенном покрове за этот период осушения большинство болотных видов (*Betula nana*, *Carex lasiocarpa*, *Eriophorum angustifolium*, *Polytrichum strictum*) продолжают сохраняться, но жизненность и проективное покрытие их снижаются. С застойным режимом увлажнения и

значительным снижением уровня почвенно-грунтовых вод (до 35–50 см ниже поверхности сфагнового покрова) связано исчезновение *Equisetum fluviatile*. Происходит расселение *Sphagnum angustifolium* по коврам, проективное покрытие его возрастает в два раза. В данный период осушения происходит внедрение лесоболотных видов (*Carex dioica*, *C. poupercula*, *C. pauciflora*, *Eriophorum vaginatum*, *Dicranum polysetum*), и в сложении напочвенного покрова они уже играют значительную роль. Эти виды указывают на переменность водного режима и динамические связи болот и лесов.

Общее количество стволов деревьев 1766 шт/га, в том числе сосны – 1233, ели – 125, березы – 408. Относительная полнота древостоя 0.4.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В данной работе для мезотрофных травяно-сфагновых болот Южной Карелии с помощью градиентного анализа и экошкал Элленберга выявлена общая направленность растительных сукцессий в течение 50 лет после осушения, с акцентом внимания на детальные экологические характеристики растительных сообществ и изменения видового состава в них. Наши исследования позволяют полнее раскрыть механизм влияния мелиорации не только на древесный ярус, но и на почвенный покров и экологические условия осушенных участков.

Анализ литературы показывает, что большая часть материалов об изменении растительного покрова болот и заболоченных лесов получена на основе однократных учетов, проведенных через достаточно большой период после осушения. Финские исследователи Л. Хейкурайнен [29] и Ю. Лайне [30] отмечают, что на осушенных болотах напочвенный покров достигает устойчивого, отличного от первоначального типа, растительного сообщества только спустя более 40 лет после осушения. По нашим данным, характер происходящих изменений и чередование этапов динамики растительного покрова после осушения разнообразны и зависят не только от степени осушения, но и от исходного типа болотного участка. Растительный покров осушенного мезотрофного травяно-сфагнового болотного участка спустя 50 лет после осушения не достигает устойчивого состояния.

В Западной Сибири С.П. Ефремовым [31] подведены итоги 20-летних стационарных исследований, в которых основное внимание уделено комплексной оценке процесса формирования пионерных древостоев на осушенных безлесных и слабооблесенных болотах. Наши данные показывают, что через 50 лет после осушения на мезотрофном травяно-сфагновом болоте сформиро-

вался олиготрофный сосняк ерниково-сфагновый. Общее количество стволов деревьев составило 1766 шт/га, в том числе сосны – 1233, ели – 125, березы – 408. Относительная полнота древостоя 0.4.

Исследования растительного покрова под влиянием осушения безлесных травяно-сфагновых переходных болот и сосняков сфагновых с давностью осушения 30–50 лет [13] показали, что при интенсивном осушении травяно-сфагновых переходных болот доминантами травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сформировавшихся производных лесных сообществах стали лесные растения и лесные мхи.

Финские исследователи J. Laine et al. [10] изучали изменения напочвенного покрова в сосняках сфагновых с давностью осушения от 3 до 55 лет. Отмечено, что в первые годы после осушения исчезают гидрофильные осоки. Покрытие болотных кустарничков снижается с возрастанием сомкнутости древесного яруса, а участие сфагновых мхов – с уменьшением освещенности. J. Hotonen et al. [11] изучали влияние лесной мелиорации на 6 апа болотах, расположенных в северной бореальной зоне на 33 болотных участках. Описания растительности были сделаны в год осушения (1933 г.), а затем в 1943, 1950 и 1994 гг. По их данным, на первоначально влажных лесных болотах, в которых доминировали кустарнички, через 60 лет после осушения напочвенный покров полностью сменился лесными видами, тогда как по нашим данным в сосняке кустарничково-сфагновом [32] до осушения на кочках и коврах преобладали болотные кустарнички, осоки и сфагновые мхи, а в напочвенном покрове ковров и через 50 лет после осушения болотные виды продолжают сохраняться, но жизненность их снижается – они не цветут и не плодоносят.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Через 50 лет после осушения на месте мезотрофного кочковато-топяного травяно-сфагнового комплекса сформировался олиготрофный кочковато-равнинный сосняк ерниково-сфагновый. На основе обобщенной характеристики растительного покрова болотного массива, NMS-ординации и кластерного анализа за весь период осушения с 1971 г. по 2021 г. при помощи градиентного анализа и экошкал Элленберга выявлены факторы дифференциации растительного покрова (увлажнение, освещенность, кислотность почвы, богатство почвы минеральным азотом). Отмечены незначительные уменьшения степени освещенности, увлажнения, кислотности почвы, а также богатства почвы минеральным азотом. Вдоль временного градиента выделены три группы геоботанических описаний, каждая из которой соответствует определенному периоду осу-

шения, которые упорядочены в осях главных экологических факторов.

Причиной смен видового состава в растительных сообществах являются изменения освещенности, увлажнения и трофности. В течение 50 лет после мелиорации на месте кустарничково-травяно-сфагновых сообществ, представленных мезотрофными гидрогигрофильными болотными видами, сформировался сосняк ерничково-сфагновый, образованный олиготрофными, мезогигрофильными лесоболотными видами.

Растительный покров до осушения был представлен 20 видами сосудистых растений и мхов, который через 50 лет после осушения увеличился до 25 видов. В сообществах появляются лесоболотные и лесные виды, характерные для таежных лесов.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии КарНЦ РАН – ведущему биологу П.Н. Токареву за составление карт, Института леса КарНЦ РАН – канд. с. х. наук В.А. Ананьеву и канд. с. х. наук А.Н. Пеккоеву за помощь в полевых исследованиях.

Работа выполнена по госзаданию Института биологии КарНЦ РАН: FMEN-2022-0008 № 122031700449-3.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов, а также что настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пьявченко Н.И., Коломыцев В.А. Влияние осушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л.: Наука, 1980. С. 52–71.
2. Медведева В.М. Формирование лесов на осушенных землях среднетаежной подзоны. Петрозаводск: Кар.- Финн. АН СССР, 1989. 168 с.
3. Саковец В.И., Германова Н.И., Матюшкин В.А. Экологические аспекты гидромелиорации в Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 155 с.
4. Елисеева В.Н. К вопросу об изменении естественной растительности под влиянием осушения // Изв. Томского отд. ВБО. 1964. Вып. 5. С. 85–87.
5. Нешатаев В.Ю., Коновалова И.В. Влияние осушения на растительность сфагновых сосняков на верховых торфах // Вестник Ленинградского ун-та. 1986. Сер. 3. Вып. 4. С. 29–34.
6. Нешатаев В.Ю., Федорчук В.Н. Типы осушенных лесов и их происхождение // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат, 1989. С. 178–192.
7. Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб.: ЗАО Хромис, 2005. 382 с.
8. Sarasto Ju. Metsan kasvattamiseksi ojiteuujen soiden aluskasvillisunden rakenteesta ja kehityksesta Suomen etelapuoliskossa // Acta Forestation Fennica. 1957. V. 65(7). P. 1–108.
9. Буш К.К., Аболинь А.А. Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения // Вопросы гидроресурсомелиорации. Рига: Зинатне, 1968. С. 71–126.
10. Laine J., Vasander H., Laiho R. Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland // J. of Applied Ecology. 1995. V. 32. P. 785–802.
11. Hotonen J.P., Nousiainen H., Paalamo P. Vegetation succession and diversity on Teuravuoma experimental drainage area in northern Finland // Suo. 1999. V. 50. № 2. P. 55–82.
12. Ниценко А.А. Наблюдения над изменениями растительного покрова под влиянием осушения // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 4. С. 349–355.
13. Юрковская Т.К. Изменение растительного покрова переходных болот Южной Карелии под влиянием осушения // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. 1963. Вып. 145. № 7. С. 337–345.
14. Гузлена А.Д. Изменения растительного покрова низинного болота Бейбежи под влиянием осушения и освоения // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. 1963. Вып. 145. № 7. С. 298–305.
15. Платонов Г.М. Смена растительности болот под влиянием осушения // Взаимоотношения леса и болота. М.: Наука, 1967. С. 128–140.
16. Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
17. Чесноков В.А. Изменение стока с заболоченных водосборов Южной Карелии под влиянием лесосушения: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л., 1979. 25 с.
18. Грабовик С.И. Динамика растительного покрова болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа под влиянием осушения // Бот. журн. 1989. Вып. 74. № 12. С. 1757–1768.
19. Грабовик С.И., Канцерова Л.В., Кутенков С.А. Влияние осушения на динамику растительного покрова мезотрофных травяно-сфагновых болот Южной Карелии // Бот. журн. 2019. Вып. 104. № 6. С. 888–899. <https://doi.org/10.1134/S000681361906005X>
20. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Наука, 1995. 992 с.
21. Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.
22. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V.15. P. 1–130.
23. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze, 1974. 97 S.
24. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Высшая школа, 1983. 105 с.
25. Kruskal J.B., Wish M. Multidimensional Scaling. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, № 07-011. 1978. 93 p.

26. *McCune B., Mefford M.J.* PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12. Gleneden Beach. Oregon: MjM Software. 2011.
27. *Ellenberg H., Weber H.E., Dull R.I.* et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa (Indicator Values of Plants in Central Europe). Scripta Geobotanica 18. Göttingen: Goltze, 1991. 248 S.
28. *Lance G.N., Williams W.T.* A general theory of classification sorting strategies. I. Hierarchical systems // Computer Journal. 1967. V. 9. P. 373–380.
29. *Хейкурайнен Л.* Болота. Перевод с финск. М.: Наука, 1983. 40 с
30. *Laine J.* Metsäojitetujen soiden luokittelu (English summary: Classification of peatlands drained for forestry) // Suo. 1989. V. 40. № 2. P. 37–51.
31. *Ефремов С.П.* Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с.
32. *Grabovik S.I., Kantserova L.V., Ananyev V.A.* Changes in plant cover of a mire in southern Karelia, Russia over 50 years following drainage. // Mires and Peat. 2021. V. 27. № 24. 11 p.  
<https://doi.org/10.19189/Map.2021.OMB.StA.2161>

УДК 574:631.95

## НЕОДНОРОДНОСТЬ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПРИ ПОСТАГРОГЕННОЙ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ В СРЕДНЕЙ ПОДЗОНЕ ТАЙГИ

© 2023 г. Е. Н. Наквасина<sup>а</sup>, Т. А. Парина<sup>а</sup>, \* А. Г. Волков<sup>а</sup>, Л. В. Голубева<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, Россия 163002 Архангельск, наб. Северной Двины, 17

<sup>б</sup>Архангельский педагогический колледж, Россия 163002 Архангельск, ул. Смольный Буян, 5

\*e-mail: t.parinova@narfu.ru

Поступила в редакцию 05.03.2022 г.

После доработки 08.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

Представлены результаты исследований по выявлению особенностей неоднородности почвенно-растительного покрова на ранних стадиях самовосстановительной сукцессии, детерминированных биотическими и биокосными условиями, измененными под влиянием антропогенных факторов после длительной распашки на азональных окарбоначенных почвах в подзоне средней тайги (Россия, Архангельская обл., Каргопольский р-н). Объем анализируемого материала: 25 полнопрофильных почвенных разрезов, 500 почвенных проб, 125 площадок для учета видов деревьев и кустарников, 25 стандартных геоботанических пробных площадей, 250 площадок для учёта травянистых видов. Показано, что в первые 15 лет восстановительной сукцессии на залежном поле приоритет в фитоценотической значимости имеет травянистая растительность. В условиях остаточного карбонатных почв лесной зоны специализация экологических свойств, как приуроченность видов к определенным факторам, проявляется слабо и только у отдельных травянистых видов. Факторами формирования мозаичности растительного покрова на 15-летней залежи являются не изменчивость почвенных свойств и влияние поселившихся древесных и кустарниковых видов, а биологические свойства видов травянистых растений, их специфические потребности к экологическим факторам. Плодородие и увлажнение почв – главные факторы, обуславливающие варьирование растительности на этой стадии.

*Ключевые слова:* неоднородность, сукцессия, залежь, заброшенная пашня, почвенный покров, растительный покров, элементный состав пахотного горизонта, средняя подзона тайги

DOI: 10.31857/S0367059723010080, EDN: HAWHYD

Изучению неоднородности растительного и почвенного покровов в последнее время уделяется все больше внимания. Считается, что неоднородность является основополагающей в сохранении биоразнообразия и существовании видов и поддержания экосистем [1–5], а ее снижение может привести к потере биоразнообразия [6].

Формирование неоднородности представляется закономерным природным процессом [7, 8], главными факторами которого являются биотические [5], создающие фитоценогенные микрогруппировки [9]. При этом признается роль биокосных факторов, связанных с педогенными причинами и почвообразующими породами [9–12]. Относительно земель, используемых в сельском хозяйстве, однозначно признается влияние агротехнических и агромелиоративных приемов в сочетании с естественно-генетическими факторами на формирование неоднородности почвенного

покрова как в отношении морфогенетических показателей, так и изменчивости агрохимических свойств почв [4, 10, 12–15]. Уровень сельскохозяйственной нагрузки и тип землепользования определяют комбинации факторов в природно-антропогенных экосистемах, которые способствуют специализации среды обитания видов [16].

Распахивание почв природных ландшафтов при вовлечении в сельскохозяйственную деятельность влияет на формирование неоднородности почв неоднозначно. Гетерогенность почвенного покрова по отдельным параметрам может снижаться, по другим увеличиваться – эти изменения имеют региональный характер [15, 17]. Так, агрогенное воздействие выраивает агрофизические и агрохимические показатели верхнего почвенного слоя [9, 12, 18], но в то же время при интенсивном сельскохозяйственном производстве неравномерность внесения удобрений при-

водит к усилению гетерогенности связанных с ними свойств [8, 19]. Кроме того, на пашнях, в верхнем гомогенном слое почв (пахотном горизонте), могут сохраняться мозаики природных почв, связанные с внутренним рельефом почвообразующих пород [9, 11] и сохраняющие свое влияние во время восстановительной сукцессии. Распахивание почв нарушает естественные процессы и сохраняет свое воздействие длительное время [12, 15], оказывая влияние на сукцессионные процессы. Мозаичность почвенно-растительного покрова при демулационных сукцессиях усиливается при расселении на открытые местообитания опушечной и луговой растительности [18].

Неоднородность растительного и почвенного покрова различных ландшафтов чаще рассматривалась представителями отдельных специальностей – геоботаниками, почвоведом, агрономами, а число комплексных работ невелико. Знание пространственной неоднородности почв востребовано для точного земледелия: для оптимального управления продуктивностью посевов с учетом плодородия почв на каждом метре поля [2, 7, 8, 15], для мониторинга и оценки уровня деградации земель [20] и сельскохозяйственного управления [21]. Мозаичность растительности в различных ландшафтах изучали для познания структуры фитоценозов, динамики смен растительности, моделирования биоразнообразия и изучения продуктивности биогеоценозов [5, 13, 22–24]. Все чаще экосистемы рассматриваются комплексно, с междисциплинарных точек зрения [21], основываясь на мозаично-циклической концепции развития экосистем [25] и учитывая их разные элементы [4, 25, 26].

При этом важным считается изучить не только мозаичность растительного покрова и почвенной среды, но и их взаимодействие [26, 27] в системе “вид–среда обитания” [2, 28]. Мозаичность почвенного покрова обеспечивает неоднородность и разнообразие автохтонных и аллохтонных видов растений и микроорганизмов [4, 29], так как создаются экологические ниши для их поселения. Так, на черноземах именно пространственная составляющая и экологические функции почв обеспечили 43.6% разнообразия почвенной микрофлоры [30].

Особый интерес с точки зрения неоднородности почвенно-растительного покрова вызывают залежи (выведенные из оборота пашни), проходящие этапы восстановительной сукцессии при зарастании лесом. Отчуждение пашни не только влияет на рост древесной растительности, но и запускает различные механизмы процесса самозарастания [31, 32]. Поселение видов деревьев и кустарников начинает усиливать прежде всего почвенную неоднородность [20, 28]. В то же время, по данным Vellend et al. [33], в лесах, сформиро-

ванных на бывших полях, биоразнообразие ниже по сравнению с нативными, что может сохраняться столетиями.

Отчуждение сельскохозяйственных земель из активного пользования, охватившее не только Россию, но практически все регионы мира, вызывает проблему экологических изменений в ландшафтах, которые предсказать невозможно [34] из-за значительных локальных и региональных особенностей влияния абиотических и биотических факторов, типов окружающих залежи сообществ, предшествующих агротехнических воздействий и применяемых технологий. Для прогнозирования реакции видов на изменение ландшафта, динамики формирования сообществ необходимо изучение процессов зарастания таких земель с учетом типологических характеристик почв, общей сукцессионной смены растительности и истории поля.

Цель наших исследований – выявить особенности неоднородности почвенно-растительного покрова на ранних стадиях самовосстановительной сукцессии, детерминированные биотическими и биокосными условиями, измененными влиянием антропогенных факторов после длительной распашки, для прогнозирования потенциала формирования лесных насаждений в подзоне средней тайги на азональных окарбонированных почвах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для Европейского Севера России исторически характерно мелкополье. В советское время нередко проводили перепланировку полей, в частности при укрупнении совхозов, что приводило к объединению полей разных сроков использования, припахиванию вновь осваиваемых участков с разной технологией освоения. Все это влияло на мозаичность почвенного покрова в пределах большого поля при его забрасывании. Окружающий лес является источником обсеменения залежи лесными видами. Под пологом древесной растительности на землях сельскохозяйственного пользования сохраняется потенциал сорной и культурной растительности многопольного севооборота.

Объектом нашего изучения было заброшенное поле площадью 44.7 га в районе бывшей деревни Васильево (Каргопольский р-н Архангельской обл., 61°30'41.79" с.ш., 38°47'30.92" в.д.). Предмет изучения – неоднородность почвенно-растительного покрова заброшенного поля.

Неоднородность понимается нами как варьирование свойств в пространстве и во времени [35], а однородность соответственно как константность значений в пределах изучаемого объекта [36]. Неоднородность почвенного покрова



**Рис. 1.** Расположение трансекты на поле в районе бывшей деревни Васильево Каргопольского р-на Архангельской области (а) и местоположение объекта исследований на Русской равнине (б).

залежного поля анализируется нами через оценку показателей, характеризующих пространственную изменчивость (мощность пахотного слоя, гранулометрический состав, содержание элементов питания), которая возникает в процессе залежобразования. Неоднородность растительного покрова оценивается через элементы горизонтальной структуры растительности, которая проявляется в том, что на разных участках преобладают (имеют высокий индекс фитоценотической значимости) растения разных видов и/или отсутствуют растения каких-либо видов, встречающиеся в окружающих залежь фитоценозах.

Для Каргопольской суши, где проводились исследования, характерны аazonальные текстурно-метаморфические грубогумусированные остаточнo-карбонатные почвы [37], сформированные на карбонатной морене и известковой плите. Эти почвы широко использовались в сельском хозяйстве, как правило, обладают одновременно практически несовместимыми свойствами: высокой гумусностью, высоким значением рН, с одной стороны, и оподзоленностью, с другой.

Рассматриваемое нами поле имеет сложную историю, связанную с двукратным укрупнением: в послевоенное время поле укрупняли за счет отжига и распашки лесного участка, позднее (1960-е годы) — за счет припахивания старых огородов бывшей деревни и поймы ручья. Таким образом, время сельскохозяйственного использования поля колеблется от 30 лет до более века (на полях деревенских огородов). В последние десятилетия перед забрасыванием залежное поле использовалось в многопольном севообороте. По данным СХП “Каргопольское”, в севообороте выращивали кормовые многолетние злаки, бобовые культуры (горох, клевер), зерновые культуры (овес, ячмень, озимую и яровую рожь), после уборки культур поле передавалось под осеннее пастбище для крупного рогатого скота. Поле заброшено окончательно в 1999 г., обследовано нами в 2015 г.

На территории поля вдоль его длинной стороны, примыкающей к лесу, заложили трансекту:

25 точек с интервалом 20 м, общая длина трансекты 500 м (рис. 1). Подобная методика изучения мозаичности почвенно-растительного покрова применяется как в России, так и за рубежом [13, 14, 38].

Общий рельеф поля равнинный, высота над уровнем моря — 136 м, встречаются линейные перепады 50–80 см, представленные колеями, оставленными машинами. Поле с трех сторон окружено лесом. В нулевой точке трансекты произрастает 90-летний сосняк хвощово-разнотравный (состав 8С2Е + Б): средняя высота *Pinus sylvestris* —  $29.5 \pm 0.8$  м, диаметр —  $33.3 \pm 1.7$  см. Согласно перечету на пяти площадках размером  $2 \times 5$  м, подрост (2300 шт/га) представлен *Pinus sylvestris*, *Picea abies* × *P. obovata*, *Populus tremula* и *Betula pendula* × *B. pubescens* (состав 39С35Е17Ос9Б) в основном средней крупности (0.5–1 м); подлесок (900 шт/га) представлен *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia* и *Juniperus communis*. Почва органо-аккумулятивная светлогумусовая глееватая остаточнo-карбонатная среднесуглинистая.

В конечной точке трансекты произрастает 80-летний осинник разнотравный (снытьевый), в состав которого входят *Populus tremula*, *Betula pendula* × *B. pubescens*, *Alnus incana* и *Picea abies* × *P. obovata*, *Pinus sylvestris* (8Ос2Б + Олх ед. Е, С). Диаметр *Populus tremula* составляет в среднем  $52.2 \pm 5.6$  см, высота —  $32.2 \pm 1.3$  м. Подрост (11000 шт/га) представлен *Alnus incana* и *Picea abies* × *P. obovata* (состав 91Олх9Е) высотой не более 1.5 м, подлесок (2400 шт/га) — *Padus racemosa*, *Salix caprea* и *Sorbus aucuparia*. Почва текстурно-дифференцированная дерново-подзолистая остаточнo-карбонатная легкосуглинистая.

Точки опробования закрепляли в натуре колышками с указанием номера. У каждой из точек закладывали почвенный разрез с описанием горизонтов и диагностикой почвы. Отбирали пробы почвы металлическим буром для определения плотности сложения по общепринятой методике с толщи пахотного горизонта (5–15 см) с интервалом 1 м на расстоянии 10 м в обе стороны от точки

опробования (20 проб в каждой точке опробования, всего 500 проб). Эту же почву использовали для химических анализов, проводимых по общепринятым методикам. Состав и численность видов деревьев и кустарников описывали на 5 площадках размером  $2 \times 5$  м, расположенных вблизи опорной точки, напочвенный покров – на 10 площадках размером  $1 \times 1$  м, расположенных в пределах геоботанической площади  $10 \times 10$  м, с центром в точке опробования. Всего было заложено: 25 полнопрофильных почвенных разрезов, 125 площадок для учета видов деревьев и кустарников, 25 стандартных геоботанических пробных площадей, 250 площадок для учета травянистых видов. Для каждого вида определяли проективное покрытие по равномерной шкале (0–5–10–15...95–100%). Номенклатура видов указана по сводке С.К. Черепанова [39].

Чтобы учесть проективное покрытие и встречаемость вида в напочвенном покрове, использовали фитоценотический индекс (индекс Понятовской – Сырокомской, индекс фитоценотической значимости, ИФЗ) [40]:

$$I = \frac{n}{N} \Sigma P,$$

где  $I$  – фитоценотический индекс, ИФЗ;  $n$  – число площадок, на которых отмечен вид;  $N$  – общее число площадок;  $\Sigma P$  – сумма проективных покрытий вида на отмеченных площадках. Для удобства значения полученных индексов логарифмировали.

Анализировали данные о соотношении на трансекте эколого-ценотических групп видов растений [41], групп по отношению к фактору увлажнения, фактору трофности почвы, соотношение групп по жизненным формам [42].

Элементный состав пахотного горизонта почв определяли на CHNS анализаторе EA 3000 в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Арктика” Северного (Арктического) федерального университета имени М.В. Ломоносова. Подвижные формы фосфора и калия определяли после экстрагирования раствором соляной кислоты (0.2 моль/дм), с последующим количественным измерением подвижных соединений фосфора на фотоэлектроколориметре и калия – на пламенном фотометре в лаборатории САС “Архангельская”.

Для анализа флористической структуры и экологических условий в пределах трансекты использована ординация методом NMS (мера расстояния – коэффициент Сьеренсена) в программном пакете PC-ORD 6.0 [43]. Интерпретация полученных осей ординации проведена с использованием индикаторных значений по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [44], расчет которых выполнен в программе Ecoscale 5.0 [45]. Для анализа

видового списка, расчета индексов сходства/различия и ординации использовали R и пакет Vegan [46].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Неоднородность почвенного покрова.** Почва поля диагностируется как старопахотная реградированная текстурно-дифференцированная дерново-подзолистая остаточно-карбонатная. Однако на линии трансекты выделяются две почвенные разновидности, занимающие 60 и 40% площади поля соответственно. Отличия проявляются прежде всего в строении нижней части почвенного профиля, не затронутой вспашкой. Это не позволяет отнести почвенный покров поля к однородному в типологическом отношении.

Вскипание почвы от HCl на глубине 40–55 см подтверждает окарбонанность почвообразующей породы. Изменчивость толщи пахотного горизонта и общей толщи почвы менее 25% (табл. 1), и показатели в пределах трансекты оцениваются как однородные [47]. Изменчивость толщи образующегося реградированного горизонта W (39%) носит ценотический (вторичный) характер, при сохранении первичных признаков почвообразования (толщи почвы до почвообразующей породы) и выравненного пахотной деструкцией агрогенного горизонта Pw.

Деструктивные изменения почвы, созданные 30-летней вспашкой, сохраняются, несмотря на 15-летнее восстановление и зарастание видами трав, деревьев и кустарников. Плотность сложения почвы имеет минимальную изменчивость из всех изученных показателей (3%), что согласуется с исследованиями других авторов [12, 15].

Слабая изменчивость по протяженности трансекты в пределах поля характерна для обменной кислотности, содержания органического углерода и связанного с ним содержания гумуса (8–21%). Несмотря на низкую изменчивость показателя  $pH_{KCl}$ , реакция среды значимо влияет на содержание подвижного калия ( $r = 0.73$  при  $p \leq 0.05$ ) и определяет степень сформированности реградированного горизонта ( $r = -0.59$  при  $p \leq 0.05$ ).

В нашем случае неоднородность пахотного горизонта в пределах поля проявляется по содержанию подвижных форм фосфора и калия (рис. 2а), коэффициент изменчивости которых составляет 46–53%. Это может быть связано как с изначальной невыравненностью внесения удобрений в период сельскохозяйственного использования поля, так и носить ценотический характер и заключаться в поступлении опада различного качества при зарастании поля. На большую изменчивость содержания фосфора в пахотных горизонтах дерново-подзолистых почв указывается в ряде источников [8, 19], однако уровень изменчивости определяется литологией почв [15].

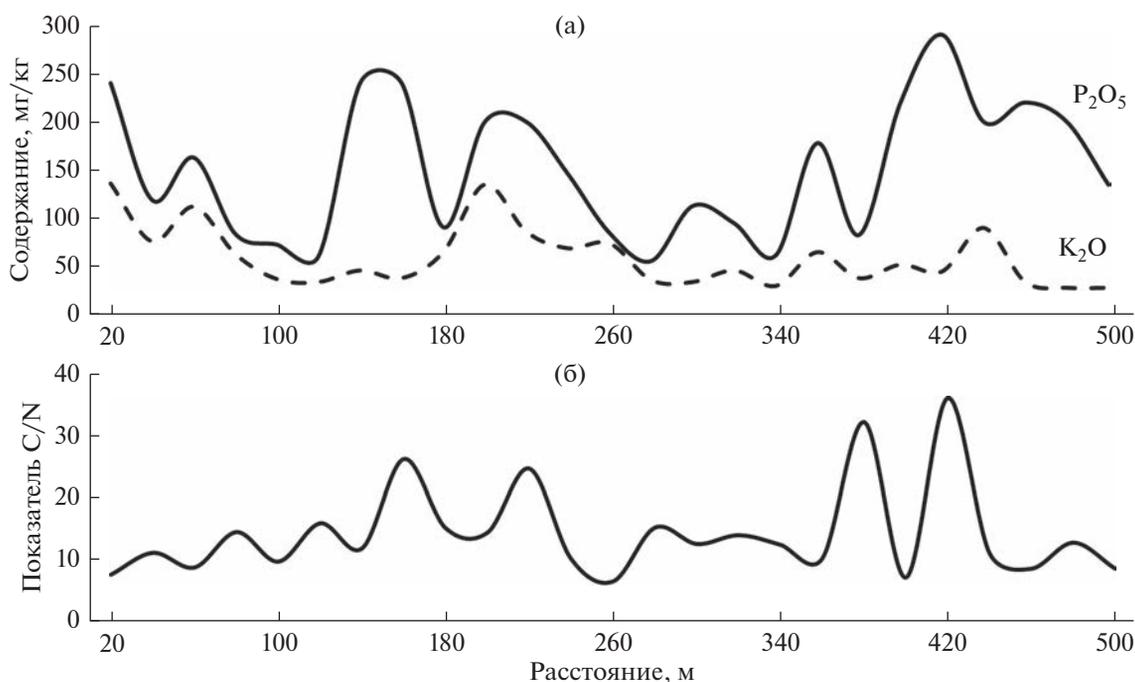
**Таблица 1.** Характеристики почвенных переменных

Показатель		$M \pm m$	Минимум– максимум	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %
Содержание, мг/кг	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	151.8 ± 14.0	56.0–290.0	69.9	46
	K <sub>2</sub> O	59.9 ± 6.3	28.0–136.0	31.6	53
Элементный состав, %	N	0.09 ± 0.01	0.01–0.16	0.05	41
	C	1.25 ± 0.05	0.58–1.76	0.26	21
Содержание гумуса, %		2.2 ± 0.1	1.0–3.0	0.5	21
C/N		15.8 ± 1.8	7.0–35.0	8.0	50
рН <sub>KCl</sub>		5.8 ± 0.1	4.8–6.8	0.5	8
Плотность сложения, г/см <sup>3</sup>		1.25 ± 0.01	1.19–1.30	0.03	3
Мощность, см	W	7.7 ± 0.6	3.0–12.0	3.0	39
	Pw	19.8 ± 0.7	13.0–26.0	3.3	17
	Профиль	43.7 ± 1.5	31.0–62.0	7.5	17

Примечание:  $M$  – среднее значение,  $m$  – стандартная ошибка; W – мощность реградированного горизонта, см; Pw – мощность пахотного горизонта, см; Профиль – мощность профиля, см.

В пределах изученного поля изменчивость содержания азота (41%) при небольшой изменчивости количества органического углерода (21%) обеспечивает высокую изменчивость показателя C/N, который колеблется от 7 до 35 при коэффициенте изменчивости 50% (табл. 1, рис. 26). По мнению ряда авторов [3, 26, 29], пространственная неоднородность содержания N и показателя C/N в почве может способствовать повышению

разнообразия растительности, в том числе и древесной, играя активную роль в сохранении богатства видов. Есть мнение [48], что именно содержание органического углерода определяет 50% физических свойств почвы, прежде всего структурообразование, и, следовательно, совместно с азотом отражает изменения, происходящие как в органогенной, так и минеральной частях почвы под влиянием лесных пород [31].



**Рис. 2.** Изменчивость содержания подвижных форм фосфора и калия (а) и показателя C/N (б) в пределах трансекты залежного поля.

**Таблица 2.** Корреляционная связь почвенных показателей с факторами гумусонакопления

Показатели	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
N, %	0.0	-0.2	1.0	0.4	0.4	0.1	-0.7	0.4	0.3	0.3	0.0
C, %	-0.5	0.1	0.4	1.0	1.0	0.2	-0.3	-0.1	0.0	-0.2	0.3
C/N	0.0	0.4	-0.7	-0.3	-0.3	-0.01	1.0	-0.5	-0.3	-0.3	-0.1

Примечание: 1 – содержание  $P_2O_5$ , мг/кг; 2 – содержание  $K_2O$ , мг/кг; 3 – содержание N, %; 4 – содержание C, %; 5 – содержание гумуса, %; 6 –  $pH_{KCl}$ ; 7 – показатель C/N; 8 – мощность реградированного горизонта W, см; 9 – мощность пахотного горизонта Pw, см; 10 – мощность профиля, см; 11 – плотность сложения, г/см<sup>3</sup>. Полу жирным выделены достоверные значения коэффициента корреляции.

Установлено, что в пределах трансекты залежного поля влияние содержания азота и углерода на изученные показатели и свойства почвы незначительное (табл. 2). Прослеживается лишь значимая связь содержания подвижного фосфора с углеродом ( $r = -0.5$  при  $p \leq 0.05$ ). Прямая значимая корреляционная связь ( $r = -0.5$ , достоверен при  $p \leq 0.05$ ) между показателем C/N и мощностью формирующегося реградированного горизонта Pw в верхней части пахотного горизонта позволяет говорить о связи величины C/N с развитием дернины при залужении поля. Этот горизонт густо насыщен корнями и обеспечивает запасы корневого опада, насыщенного азотом, при разрастании бобовых, в частности *Trifolium pratense*. Мощность реградированного горизонта оказалась не связана с содержанием азота и калия ( $r = 0.4$  при  $p \leq 0.05$ ), но в определенной мере обусловлена рыхлостью пахотного горизонта ( $r = 0.4$  при  $p \leq 0.05$ ).

**Неоднородность растительного покрова.** В результате процесса восстановительной сукцессии на заброшенном поле сформировался растительный покров, характеризующийся определенными сходными чертами, с одной стороны, и неоднородностью, с другой. Общий флористический список сосудистых растений в пределах трансекты (всего флористический учет вдоль трансекты выполнен на 3750 м<sup>2</sup>: 125 площадок по 10 м<sup>2</sup> для учета видов деревьев и кустарников; 25 стандартных геоботанических пробных площадей по 100 м<sup>2</sup>, в пределах которых 250 площадок по 1 м<sup>2</sup> для учета травянистых видов) включает 101 вид из 75 родов и 33 семейств. Основу составляют покрытосеменные растения (отдел Magnoliophyta), среди них преобладают двудольные; отдел Equisetophyta представлен тремя видами из рода *Equisetum*; отдел Polypodiophyta – одним видом из рода *Athyrium*; отдел Lycoperidiophyta – одним видом из рода *Lycopodium*. Кроме того, на трансекте зарегистрированы три вида из отдела Bryophyta, один напочвенный вид из Lichenophyta.

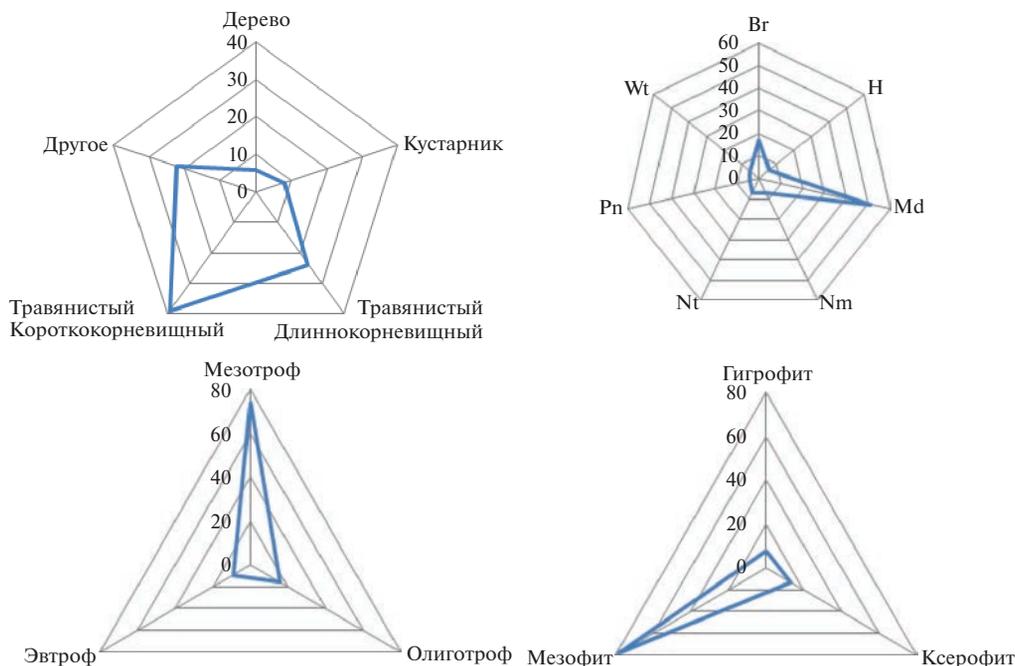
В целом наибольшее участие в сложении растительного покрова залежного сообщества (по количеству видов и их проективному покрытию) принимают травянистые короткокорневищные

гемикриптофиты со средней требовательностью к почвенному питанию и влаге (рис. 3). Деревья и кустарники (исходя из численности и габитусных размеров) пока играют незначительную роль в сложении залежного сообщества (см. рис. 3), однако сами по себе, при отсутствии всех видов хозяйственной деятельности, они являются существенным перспективным ценотическим фактором, повышающим уровень неоднородности [49]. Преобладающей эколого-ценотической группой ожидаемо (при отсутствии пока большей ценотической роли деревьев и кустарников) является луговая-луговоопушечная – это виды *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale* и др.

В то же время считается, что заметное воздействие древесных пород на почву и нижние ярусы растительности проявляется уже в первые 20 лет [50] и заключается в постепенном изменении уровня освещенности, качества и количества опада, состава кроновых вод и прежде всего отражается на почвенной биоте [51]. В условиях Каргопольской суши деревьям и кустарникам для этого требуется больше времени.

Пул древесных пород на изучаемом поле представлен основными лесообразующими видами: *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*, *Alnus incana*, а также видами подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Juniperus communis*, *Rosa majalis*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. acutifolia*). Средняя численность для видов деревьев –  $63 \pm 6.1$  шт/100 м<sup>2</sup>, основных лесообразующих видов подроста –  $47 \pm 4.2$  шт/100 м<sup>2</sup>, видов подлеска –  $16 \pm 3.6$  шт/100 м<sup>2</sup>, причем подлесок на 86% представлен видами ив.

Окружение поля лесными массивами с трех сторон определило одновременное поселение на нем основных лесообразующих видов посредством распространения семян от стен леса. По возрастному и размерному составу пула подроста (от всходов до деревьев высотой более 1.5 м) просматривается первоочередное заселение видами хвойных: *Pinus sylvestris* – доля в численности составляет 67%, в меньшей степени *Picea abies* – 19%. Доля подроста лиственных невелика (14% от общей численности деревьев), среди них много всходов *Betula pendula* (до 64 шт/100 м<sup>2</sup>).



**Рис. 3.** Соотношение эколого-ценотических групп видов в пределах трансекты залежного поля: Br – бореальная; H – высокотравная; Md – луговая и лугово-опушечная; Nm – неморальная; Nt – нитрофильная; Pn – боровая; Wt – водно-болотная (гигрофильная).

Вдоль трансекты в разных точках количество отдельных древесно-кустарниковых видов и их численность неоднородны (рис. 4). Особенно высокая изменчивость численности характерна для подлеска – от 1 до 51 шт./100 м<sup>2</sup>; для подроста коэффициент изменчивости численности в пределах трансекты составляет 45%.

Видовая насыщенность на 100 м<sup>2</sup> для травяного яруса вдоль трансекты в среднем составляет 27 видов – по отдельным участкам трансекты она варьирует от 14 до 35 видов. Проявляется влияние численности древесных и кустарниковых пород на видовое разнообразие травяного яруса ( $r = -0.25$  при  $p \leq 0.05$ ). Разрастание крон деревьев и кустарников изменяет уровень освещенности, меняется растительный опад, однако в молодом возрасте влияние древесных пород не оказывает кардинального влияния на состав напочвенного покрова, что согласуется с мнением ряда исследователей [50]. По их данным, признаки леса при зарастании полей начинают проявляться через 20 лет после отчуждения и начала зарастания древесными и кустарниковыми породами. На этой стадии сукцессионного развития, несмотря на поселение видов деревьев и кустарников, залежный ценоз все еще относится к луговой стадии развития, с преобладанием травянистых рыхлокустовых видов.

Наибольший индекс фитоценотической значимости обнаружен для таких видов травяного

яруса, как *Trifolium pratense* (ИФЗ = 7.5), *Hypericum perforatum* (ИФЗ = 6.5), *Galium mollugo* (ИФЗ = 6.4), *Briza media* (ИФЗ = 6.4) и *Leucanthemum vulgare* (ИФЗ = 5.8). Показатель учитывает встречаемость вида и покрытие, но в пределах трансекты проективное покрытие видов с высоким фитоценотическим индексом меняется. Интересно отметить, что по нашим наблюдениям *Elytrigia repens* всегда является индикатором молодых залежей на пойменных почвах района исследований, а в условиях 15-летнего самовосстановления окультуренных окисленных почв не проявляет высокую фитоценотическую значимость. Этому могло способствовать быстрое разрастание других видов, в частности из семейства бобовых, в условиях повышенного плодородия почв с благоприятной для них реакцией среды.

Характер распространения видов, поселившихся на залежном поле после его отчуждения из активного севооборота, обусловлен многими факторами: возможностью заноса зачатков, семенным и/или вегетативным расселением уже внедрившихся видов, воздействием внешних факторов (например, остановками гусеобразных на пролете) и в том числе свойствами верхнего (пахотного) горизонта почвенного покрова, вариативностью которых будет формировать фитоценотические группировки. Почвенные условия на отдельных участках вдоль трансекты создают экологические ниши для определенных видов и влияют на их локальную приуроченность, но при

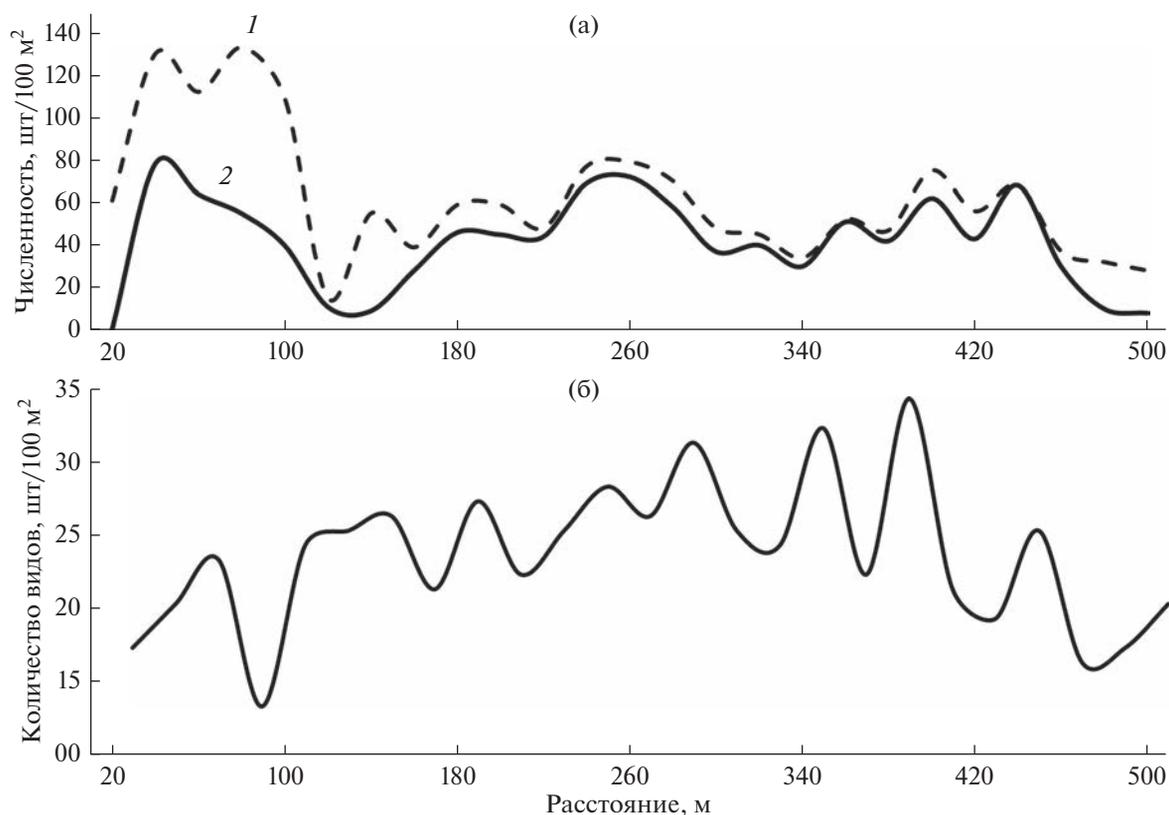


Рис. 4. Изменчивость численности видов деревьев (а) и кустарников (1), и в том числе хвойных (2), и количества видов травянистого яруса (б) в пределах трансекты залежного поля.

этом сказывается влияние комплекса самой формирующейся растительности, в частности зарождающиеся конкурентные и ценотические отношения между видами древесного и травянистого ярусов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Связь неоднородности растительного и почвенного покровов.** Агрогенное воздействие на неоднородный по генезису почвенный покров и формирование пахотного горизонта приводит к относительной выравненности свойств верхнего горизонта почвы, которая может сохраняться длительное время [12]. Однако в условиях 15-летнего самовосстановления биогеоценоза значимого влияния неоднородности свойств почв на формирование растительного покрова не выявлено. В данном случае большее влияние оказывают изменения, обусловленные заселением растительности из близлежащих растительных сообществ, а также сохранением семенных и вегетативных зачатков после действующих севооборотов. Одним из таких видов является фитоценотический лидер среди травянистых растений *Trifolium pratense*.

Влияние неоднородности свойств почвы проявляется специализированно, прежде всего в раз-

растении отдельных видов травянистого покрова. Так, для видов с высоким ИФЗ показана значимая корреляционная связь проективного покрытия с почвенными показателями в пределах трансекты (табл. 3). Большую значимость в их произрастании имеют содержание углерода и реакция среды. Соответствие экологической ниши конкретному виду растения обусловлено специфическими потребностями растений.

Корреляционный анализ показал, что существует тесная прямая связь между проективным покрытием *Leucanthemum vulgare* и содержанием в почве углерода, проективным покрытием *Briza media* с кислотностью почвы и содержанием в ней азота и углерода, а тесная обратная связь – между проективным покрытием *Galium mollugo* и *Hypericum perforatum* с содержанием калия, покрытием *Trifolium pratense* и содержанием углерода.

Результаты упорядочивания видов общего флористического списка для изученного участка залежного поля неметрическим многомерным шкалированием, представленные на рис. 5, демонстрируют неоднородность флористической структуры и наличие определенных градиентов. Отсутствие четко просматриваемых кластеров характерно как для древесных и кустарниковых видов, так и для травянистых. Векторы почвенных

**Таблица 3.** Корреляционная связь показателей растительного покрова с почвенными показателями в пределах трансекты залежного поля

Показатели растительного покрова	Почвенные показатели				
	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	N	C	pH <sub>KCl</sub>
Численность, шт/100 м <sup>2</sup> :					
древесных и кустарниковых видов	-0.19	0.34	0.25	-0.04	0.22
сосны	-0.25	0.26	0.37	0.25	0.27
ели	-0.05	-0.05	-0.11	-0.15	-0.11
ивы	-0.15	0.14	0.20	0.13	0.12
Число травянистых видов, шт.	-0.51	-0.22	0.05	0.32	0.16
Общее количество видов, шт.	-0.52	-0.27	-0.15	0.20	0.11
Виды растительного покрова (ИФЗ, lg):					
<i>Leucanthemum vulgare</i> (5.8)	-0.26	0.24	0.28	<b>0.38</b>	0.26
<i>Galium mollugo</i> (6.4)	-0.05	<b>-0.43</b>	-0.04	0.08	<b>-0.38</b>
<i>Briza media</i> (6.4)	-0.18	0.29	<b>0.41</b>	<b>0.65</b>	<b>0.45</b>
<i>Hypericum perforatum</i> (6.5)	0.03	<b>-0.42</b>	-0.08	-0.08	<b>-0.52</b>
<i>Trifolium pratense</i> (7.5)	0.13	-0.14	-0.01	<b>-0.43</b>	-0.20

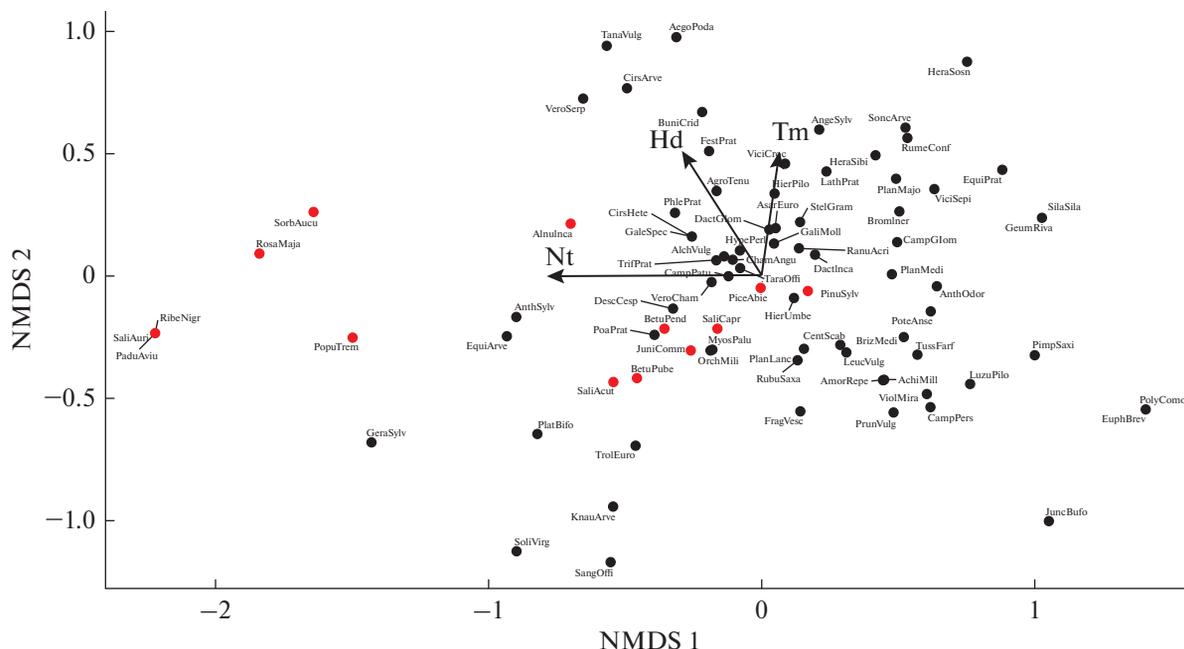
Примечание. Полу жирным выделены достоверные значения коэффициента корреляции.

свойств, полученные с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова [44], наложенные на график ординации (см. рис. 5), показывают наиболее существенное влияние на неоднородность древесно-кустарниковой и травянистой растительности в условиях Каргопольской суши таких факторов, как богатство почв азотом и увлажнение почв. При этом *Pinus sylvestris*, *Picea abies* приурочены к менее богатым почвам, а *Populus tremula* тяготеет к участкам с повышенным содержанием азота в почве. Такое же распределение, с приуроченностью к более высокому содержанию азота в почве, характерно для видов подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Juniperus communis*, *Rosa majalis*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. acutifolia*).

Полученная графическая интерпретация упорядочивания видов флористического списка в целом отражает общую закономерность, характерную для начальных стадий формирования залежных сообществ: большинство видов на графике локализуется в пределах одной общей области. Для залежей, находящихся на луговой рыхлокустовой стадии (по соотношению жизненных форм — см. рис. 3), это ожидаемо, так как парцеллярная структура лесного фитоценоза находится еще в самой начальной стадии формирования. К такому состоянию залежь пришла постепенно в течение 15 лет в результате нескольких процессов. С одной стороны, длиннокорневищевые травы (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis* и др.) с течением времени достигли развития и, постепенно заполняя корневищами почвенный слой, уплотнили почву, в результате чего затруднился доступ воздуха в почву, повысилось увлажнение, длинно-

корневищевые злаки в этих условиях стали слабее развиваться и постепенно начали выпадать из травостоя. С другой стороны, длиннокорневищные растения сами по себе имеют слабую конкурентную мощь и вытесняются рыхлодерновинными злаками, короткорневищными видами разнотравья, ползучими и куртинообразующими бобовыми. На месте корневищных видов трав на заброшенном поле Каргопольской суши быстро появляются более конкурентноспособные и менее требовательные к воздуху и почве рыхлокустовые злаки: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Phleum pratense*. Одновременно в травостое увеличилась доля видов из семейства бобовых, в первую очередь *Trifolium pratense*.

Свой вклад в процесс разделения экологических ниш вносят сложная история поля и неоднородность экологических условий, связанная с ландшафтными особенностями поля, в частности на ординационной диаграмме (см. рис. 5) выделяются несколько обособленных групп. Левее от основного скопления точек, символизирующих виды, отделяются виды, которые в начале трансекты (точки апробирования 1–5) характеризуются высокой встречаемостью (*Geranium sylvaticum*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Plantanthera bifolia*, *Trollius europaeus*, *Equisetum arvense*, *Anthriscus sylvestris*). Исходя из эколого-биологических особенностей данных травянистых видов, численности древесно-кустарниковых видов в этой части трансекты, близости стены леса можно заключить, что данный залежный участок в пределах поля быстрее перейдет в лесную стадию.



**Рис. 5.** Результаты упорядочивания видов растительного покрова залежного поля неметрическим многомерным шкалированием (красным выделены древесные и кустарниковые виды): Nt – богатство почв азотом, Hd – увлажнение почв, Tm – термоклиматическая шкала. Травянистые виды: AchiMill – *Achillea millefolium* L., AegoPoda – *Aegopodium podagraria* L., AgroTenu – *Agrostis tenuis* Sibth., AlchVulg – *Alchemilla* sp., AmorRepe – *Amoria repens* (L.) C. Presl, AngeSylv – *Angelica sylvestris* L., AnthOdor – *Anthoxanthum odoratum* L., AnthSylv – *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., AsarEuro – *Asarum europaeum* L., BrizMedi – *Briza media* L., BromIner – *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, BuniOri – *Bunias orientalis* L., CampGlom – *Campanula glomerata* L., CampPatu – *Campanula patula* L., CampPers – *Campanula persicifolia* L., CentScab – *Centaurea scabiosa* L., ChamAngu – *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., CirsArve – *Cirsium arvense* (L.) Scop., CirsHete – *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, DactGlom – *Dactylis glomerata* L., DactInca – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo, DescCesp – *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., EquiArve – *Equisetum arvense* L., EquiPrat – *Equisetum pratense* Ehrh., EuphBrev – *Euphrasia brevipila* Burnat & Greml, FestPrat – *Festuca pratensis* Huds., FragVesc – *Fragaria vesca* L., GaleSpec – *Galeopsis speciosa* Mill., GaliMoll – *Galium mollugo* L., GeraSylv – *Geranium sylvaticum* L., GeumRiva – *Geum rivale* L., HeraSibi – *Heraacleum sibiricum* L., HeraSosn – *Heraacleum sosnowskyi* Manden., HierPilo – *Hieracium pilosella* L., HierUmbe – *Hieracium umbellatum* L., HypePerf – *Hypericum perforatum* L., JuncBufo – *Juncus bufonius* L., KnauArve – *Knautia arvensis* (L.) J.M. Coult., LathPrat – *Lathyrus pratensis* L., LeucVulg – *Leucanthemum vulgare* Lam., LuzuPilo – *Luzula pilosa* (L.) Willd., MyosPalu – *Myosotis palustris* (L.) L., OrchMili – *Orchis militaris* L., PhlePrat – *Phleum pratense* L., PimpSaxi – *Pimpinella saxifraga* L., PlanLanc – *Plantago lanceolata* L., PlanMajo – *Plantago major* L., PlanMedi – *Plantago media* L., PlatBifo – *Platanthera bifolia* (L.) Rich., PoaPrat – *Poa pratensis* L., PolyComo – *Polygala comosa* Schkuhr, PoteAnse – *Potentilla anserina* L., PrunVulg – *Prunella vulgaris* L., RanuAcri – *Ranunculus acris* L., RubuSaxa – *Rubus saxatilis* L., RumeConf – *Rumex confertus* Willd., SangOffi – *Sanguisorba officinalis* L., SilaSila – *Silaum silaus* (L.) Schinz & Thell., SoliVirg – *Solidago virgaurea* L., SoncArve – *Sonchus arvensis* L., StelGram – *Stellaria graminea* L., TanaVulg – *Tanacetum vulgare* L., TaraOffi – *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., TrifPrat – *Trifolium pratense* L., TrolEuro – *Trollius europaeus* L., TussFarf – *Tussilago farfara* L., VeroCham – *Veronica chamaedrys* L., VeroSerp – *Veronica serpyllifolia* L., ViciCrac – *Vicia cracca* L., ViciSepi – *Vicia sepium* L., ViolMira – *Viola mirabilis* L. Деревья и кустарники: PinuSylv – *Pinus sylvestris* L., PiceAbie – *Picea abies* (L.) H. Karst., BetuPube – *Betula pubescens* Ehrh., BetuPend – *B. pendula* Roth, PopuTrem – *Populus tremula* L., AlnInc – *Alnus incana* (L.) Moench, SorbAucu – *Sorbus aucuparia* L., PaduAviu – *Padus avium* Mill., JuniComm – *Juniperus communis* L., RosaMaja – *Rosa majalis* Herrm., SaliAuri – *Salix aurita* L., SaliCapr – *S. caprea* L., SaliAcut – *S. acutifolia* Willd.

Одна обособленная группа видов (*Aegopodium podagraria*, *Tanacetum vulgare*, *Cirsium arvense*, *Bunias orientalis*, *Veronica serpyllifolia*) и вторая группа (*Juncus bufonius*, *Polygala comosa*, *Euphrasia brevipila*) представлены сорно-придорожными видами и видами нарушенных местообитаний: через обследуемое поле проходит несколько зарастающих дорог, встречаются кротовины и разрытые муравейники.

Развитие лесного сообщества на изучаемом нами заброшенном поле находится в начале сукцессионного ряда по отношению к формирова-

нию зональных типов растительности. Именно с этим может быть связана недостаточная четкость флористической структуры на ординационной диаграмме. В климаксовых лесных сообществах роль типа биогеоценоза и его парцеллярного строения стабилизирована [52], и парцеллы, а в их пределах и тессеры значительно связаны со свойствами почв, отражая состав растительности [51–53]. На ранних этапах сукцессии при формировании горизонтального строения ценоза, когда еще не стабилизирован древесный ярус леса, идет смена растительности открытого луга на лесную,

расселение растительности и ее мозаичность могут быть связаны не только с гетерогенностью свойств почв, но и определяться опадом и комплексом микроорганизмов, прежде всего в формирующейся лесной подстилке [51]. Из почвенных элементов питания при формировании гетерогенности растительности и ее кластеризации на группировки (парцеллы, тессеры) по мнению ряда авторов большую роль играют азот и углерод [31], азот и фосфор [53]. Стратегии расселения отдельных видов в связи с гетерогенностью почв пока изучены недостаточно и определяются биолого-экологическими особенностями видов и специфической потребностью в элементах минерального питания.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При сельскохозяйственном использовании в почве формируется пахотный горизонт, который нивелирует генетические свойства почв и почвообразующих пород в пределах поля. Постоянная пахота, внесение удобрений и мелиорантов, использование севооборота, поддерживающих плодородие почв в этот период, приводят к формированию горизонта с относительно однородными свойствами, которые сохраняются и после отчуждения поля и начала восстановительной сукцессии. Формирование растительного покрова на изученной залежи в лесной зоне происходит в результате расселения древесных и кустарниковых видов от стен леса, поселения видов травянистой растительности за счет распространения зачатков от ближайших ценопопуляций (на опушках, полянах, ранее заросших полях), а также за счет диаспор сорной и культурной растительности, встречающейся или используемой в севооборотах, и их постоянной конкурентной борьбы.

Широкие спектры возможностей расселения растительности формируют ее смешанный характер, однако в первые 15 лет восстановительной сукцессии, после отчуждения поля из активного сельскохозяйственного пользования, наибольшую фитоценологическую значимость имеет травянистая растительность, формируя луговые ценозы. Поселение древесных и кустарниковых видов в первые 15 лет существенно не влияет на пул травянистой растительности и не способствует образованию локальных (территориальных) группировок. Гетерогенность почвенных свойств и более высокое плодородие верхнего (пахотного) горизонта почв, по сравнению с почвами нативных лесных насаждений, способствуют формированию широкого спектра экологических ниш, не ограничивающих экологические аспекты формирования мозаики растительности на залежах. На этом этапе, через 15 лет залежеобразования, в условиях остаточных карбонатных почв лесной зоны, специализация экологических свойств, как

приуроченность видов к определенным факторам, проявляется слабо и только у отдельных травянистых видов. Факторами, определяющими формирование мозаичности растительного покрова на залежи, являются не изменчивость почвенных свойств и влияние поселившихся древесных и кустарниковых пород, которые со временем должны усилить свое влияние за счет разрастания крон и распространения корней, а биологические свойства видов травянистых растений, их специфические потребности к экологическим факторам.

Главными факторами, обуславливающими варьирование растительности на этой стадии сукцессии, являются плодородие почв и увлажнение. Именно на них реагируют виды травяного покрова 15-летней залежи в условиях Каргопольской суши. Древесно-кустарниковые виды менее дифференцированы в отзывчивости на мозаичность почвенных свойств на залежи из-за более широкой экологической амплитуды и отзывчивости на повышенное плодородие почв на залежном поле. На специфику почвенного питания, в частности насыщенность азотом, отзываются виды кустарников, входящие в пул подлесочных пород.

Исследования поддержаны грантом РФФИ и правительства Архангельской области № 17-44-290111.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. Смирновой О.В., Шапошникова Е.С. СПб.: РБО, 1999. 549 с.
2. *Ettema Ch.H., Wardle D.A.* Spatial soil ecology // Trends in ecology & evolution. 2002. V. 17. № 4. P. 177–183. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02496-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5)
3. *Zhou Z., Sun O.J., Luo Z.* et al. Variation in small-scale spatial heterogeneity of soil properties and vegetation with different land use in semiarid grassland ecosystem // Plant and Soil. 2008. V. 310. № 1. P. 103–112. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9633-1>
4. *Townsend D.E., Fuhlendorf S.D.* Evaluating relationships between spatial heterogeneity and the biotic and abiotic environments // The American Midland Naturalist. 2010. V. 163. № 2. P. 351–365. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-163.2.351>
5. *Лебедева В.Х., Инамов В.С., Туходеева М.Ю.* Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2015. № 2. С. 32–46.

6. *Moreira E.F., Boscolo D., Viana B.* Spatial Heterogeneity Regulates Plant–Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales // *PLoS ONE*. 2015. V. 10. № 4. P. 1–19.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
7. *Медведев В.В.* Неоднородность как закономерное проявление горизонтальной структуры почвенного покрова // *Грунтознание*. 2010. Т. 11. № 1–2. С. 6–15.
8. *Медведев В.В., Мельник А.И.* Неоднородность агрохимических показателей почвы в пространстве и во времени // *Агрохимия*. 2010. № 1. С. 20–26.
9. *Мишин Д.М.* Внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова // *Изв. Самарского НЦ РАН*. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1320–1323.
10. *Витковская С.Е.* Особенности пространственной неоднородности агрохимических показателей почвы и массы растений в полевом опыте // *Плодородие*. 2009. № 5. С. 8–9.
11. *Гончаров В.М., Фаустова Е.В.* Новые подходы к исследованию пространственной агрофизической неоднородности почвенного покрова // *Вестник Оренбургского гос. ун-та*. 2011. № 12 (131). С. 181–183.
12. *Басевич В.Ф.* Почвенные сукцессии и их связь с неоднородностью подзолистых почв // *Вестник Московского ун-та. Сер. 17. Почвоведение*. 2011. № 3. С. 38–42.
13. *Юркевич М.Г.* Горизонтальная структура агроценозов Южной Карелии // *Экология и география почв* / Под ред. Красильникова П.В. Петрозаводск, 2009. С. 105–115.
14. *Al-Rowaily S., El-Bana M., A.R. Al-Dujain F.* Changes in vegetation composition and diversity in relation to morphometry, soil and grazing on a hyper-arid watershed in the central Saudi Arabia // *Catena*. 2012. V. 97. P. 41–49.  
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.05.004>
15. *Иванов А.И., Конашенков А.А., Хомяков Ю.В.* и др. Оценка параметров пространственной неоднородности показателей плодородия дерново-подзолистых почв // *Агрохимия*. 2014. № 2. С. 39–49.
16. *Ntasin A., Sompongchaiyakul P., Singhruck P.* Soil Nutrients in heterogeneities land use in Hanoi-Luang Headwater Area of the Mekong River // *Journal of Environmental Management and Tourism*. 2017. V. 8. № 5. P. 1006–1012.  
[https://doi.org/10.14505/jemt.v8.5\(21\).04](https://doi.org/10.14505/jemt.v8.5(21).04)
17. *Сидорова В.А.* Изменение пространственной вариативности почвенных свойств в результате антропогенного воздействия // *Экология и география почв* / Под ред. Красильникова П.В. Петрозаводск, 2009. С. 30–47.
18. *Paz-González A., Vieira S.R., Taboada Castro M.T.* The effect of cultivation on the spatial variability of selected properties of an umbric horizon // *Geoderma*, 2000. V. 97. P. 273–292.
19. *Литвинович А.В.* Пространственная неоднородность агрохимических показателей пахотных дерново-подзолистых почв // *Агрохимия*. 2007. № 5. С. 89–94.
20. *Okayasu T., Okuro T., Jamsran U., Takeuchi K.* Degraded rangeland dominated by unpalatable forbs exhibits large-scale spatial heterogeneity // *Plant Ecology*. 2012. V. 213. № 4. P. 625–635.  
<https://doi.org/10.1007/s11258-012-0027-3>
21. *Dechesne A., Badawi N., Aamand J., Smets B.F.* Fine scale spatial variability of microbial pesticide degradation in soil: scales, controlling factors, and implications // *Frontiers in Microbiology*. 2014. V. 5. № 667.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00667>
22. *Seabloom E.W., Björnstad O.N., Bolker B.M., Reichman O.J.* Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands // *Ecological Monographs*. 2005. V. 75. № 2. P. 199–214.  
<https://doi.org/10.1890/03-0841>
23. *Kumar S., Tohlgren T.J., Chong G.W.* Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness // *Ecology*. 2006. V. 87. № 12. P. 3186–3198.  
<https://www.jstor.org/stable/20069347>
24. *DeAngelis D.L., Yurek S.* Spatially explicit modeling in ecology: a review // *Ecosystems*. 2017. V. 20. № 2. P. 284–300.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-016-0066-z>
25. *Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А.* и др. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Ильчском заповеднике // *Лесоведение*. 2011. № 6. С. 67–78.
26. *Wang L., Okin G.S., D'Odorico P.* et al. Ecosystem-scale spatial heterogeneity of stable isotopes of soil nitrogen in African savannas // *Landscape Ecology*. 2013. V. 28. № 4. P. 685–698.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-012-9776-6>
27. *Chen P., Chu Y., Gu F.* et al. Spatial heterogeneity of vegetation and soil characteristics in oasis-desert ecotone // *The Journal of Applied Ecology*. 2003. V. 14. № 6. P. 904–908.
28. *Schooley R.L.* Spatial heterogeneity and characteristic scales of species-habitat relationships // *BioScience*. 2006. V. 56. № 6. P. 533–537.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[533:shacso\]-2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[533:shacso]-2.0.co;2)
29. *Davies K.F., Chesson P., Harrison S.* et al. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship // *Ecology*. 2005. V. 86. № 6. P. 1602–1610.  
<https://www.jstor.org/stable/3450785>
30. *Zhukov A., Gadorozhnaya G.* Spatial heterogeneity of mechanical impedance of atypical chernozem: the ecological approach // *Ekológia (Bratislava)*. 2016. V. 35. № 3. P. 263–278.  
<https://doi.org/10.1515/eko-2016-0021>
31. *Солодовников А.Н., Рожков В.А.* Исследование влияния древесной породы на почву методом дискриминантного анализа // *Бюлл. Почвенного института им. В.В. Докучаева*. 2019. Вып. 96. С. 22–38.  
<https://doi.org/10.19047/0136-1694-2019-96-221-46>
32. *Москаленко С.В., Бобровский М.В.* Расселение лесных видов растений из старовозрастных дубрав на брошенные пашни в заповеднике “Калужские засеки” // *Изв. Самарского НЦ РАН*. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1332–1335.

33. *Vellend M., Verheyen K., Kathryn M.* et al. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use // *J. of Ecology*. 2007. V. 95. № 3. P. 565–573. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01233.x>
34. *Macdonald D.V., Crabtree J.R., Wiesinger G.* et al. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response // *J. of Environmental Management*. 2000. V. 59. № 1. P. 47–69. <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0335>
35. *Розанов Б.Г.* Морфология почв: Учебное пособие для вузов по спец. “Почвоведение и агрохимия”. М.: Изд-во МГУ, 1983. 320 с.
36. *Дмитриев Е.А.* Глава из неоконченной книги “Неоднородность почвы” // Масштабные эффекты при исследовании почв. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 8–38.
37. *Горячкин С.В.* Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция). М.: ГЕОС, 2010. 414 с.
38. *Geurpens M., Vanongeval L., Vogels N., Meykens J.* Spatial variability of agricultural soil fertility parameters in a gleyic podzol of Belgium // *Precision Agriculture*. 2004. V. 1. P. 319–326. <https://doi.org/10.1023/A:1009977109430>
39. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
40. *Понятовская В.М., Сырокомская И.В.* Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества // Труды БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. Л.: АН СССР, 1960. Вып. 12. С. 127–139.
41. *Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. Смирновой О.В. СПб., 2004. Кн.1. С. 165–175.
42. *Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х.* Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ). СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2015. 166 с.
43. *McCune B., Mefford M.J.* PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 6. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design. 2011. 28 p.
44. *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
45. *Грохлина Т.И., Ханина Л.Г.* О компьютерной обработке геоботанических описаний по экологическим шкалам // Математическое моделирование в экологии: Мат-лы 4-й нац. науч. конф. с международн. участием. Отв. ред. Комаров А.С. Пушкино, 2015. С. 63–64.
46. *Oksanen J., Blanchet F., Friendly M.* et al. 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4.
47. *Витковская С.Е.* Методы оценки неоднородности почвенного покрова при планировании и проведении полевых опытов. СПб.: Агрофизический институт, 2011. 52 с.
48. *Басевич В.Ф., Тетенькин В.Л.* Неоднородность подзолистых почв и пестрополье // Вестник Московского ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2010. № 2. С. 35–42.
49. *Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю.* О неоднородности лесной и болотной растительности Нижне-Свирского заповедника // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 6. С. 746–767.
50. *Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х., Панфиловская К.А.* Классификация типов зарастания суходольных лугов // Сборник научных трудов ГНБС. 2016. Т. 143. С. 242–248.
51. *Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О.* и др. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.
52. Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Отв.ред. Добровольский Г.В., Чернов И.Ю. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2011. 273 с.
53. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Отв. ред. Федорцев Н.Г. М.: Наука, 2006. 287 с.

УДК 594.1-113.9(571.63:282)

## ЗАМОР КРУПНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В РЕКАХ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ В ЛЕТНЕ-ОСЕННИЙ СЕЗОН 2021 г.

© 2023 г. В. В. Богатов<sup>а</sup>, \*, Л. А. Прозорова<sup>а</sup>, Т. В. Никулина<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Россия 690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

\*e-mail: vibogatov@mail.ru

Поступила в редакцию 18.08.2022 г.

После доработки 25.08.2022 г.

Принята к публикации 01.09.2022 г.

В аномально жаркий и маловодный летне-осенний сезон 2021 г. в равнинных реках юга Приморского края (юг Дальнего Востока России) отмечена массовая гибель Unionidae из родов *Middendorffinaia*, *Buldowskia* и *Sinanodonta*. Наиболее выносливыми к высокой температуре воды оказались *Nodularia douglasiae* (Griffith et Pidgeon, 1833), наименее выносливыми — виды из родов *Sinanodonta* и *Middendorffinaia*.

**Ключевые слова:** Приморский край, реки, Bivalvia, *Nodularia*, *Middendorffinaia*, *Buldowskia*, *Margaritifera*, замор Unionidae, изменение климата, высокая температура воды, антропогенное загрязнение

**DOI:** 10.31857/S0367059723010031, **EDN:** GYJBSP

В последние несколько десятилетий природа нашей планеты разрушается с невероятной скоростью, причем пресноводные экосистемы относятся к числу наиболее уязвимых. По прогнозам в ближайшем будущем воздействие климатических факторов на экосистемы земного шара усилится [1]. Изменение климата влияет на природные циклы наводнений: увеличивается сила паводка, однако вероятность ливней в сухой сезон уменьшается (т.е. наблюдается больше крайностей) [2]. В частности, на юге Дальнего Востока в августе и сентябре 2020 г. в Приморье прошли сильные дожди, в том числе вызванные двумя тайфунами, в то же время летне-осенний сезон 2021 г. обошелся без тайфунов, и по сведениям синоптиков подобной длительной межени в Приморье не случилось уже более 10 лет (последний раз длительный период без влияния тайфунов в регионе наблюдался до 2010 г.).

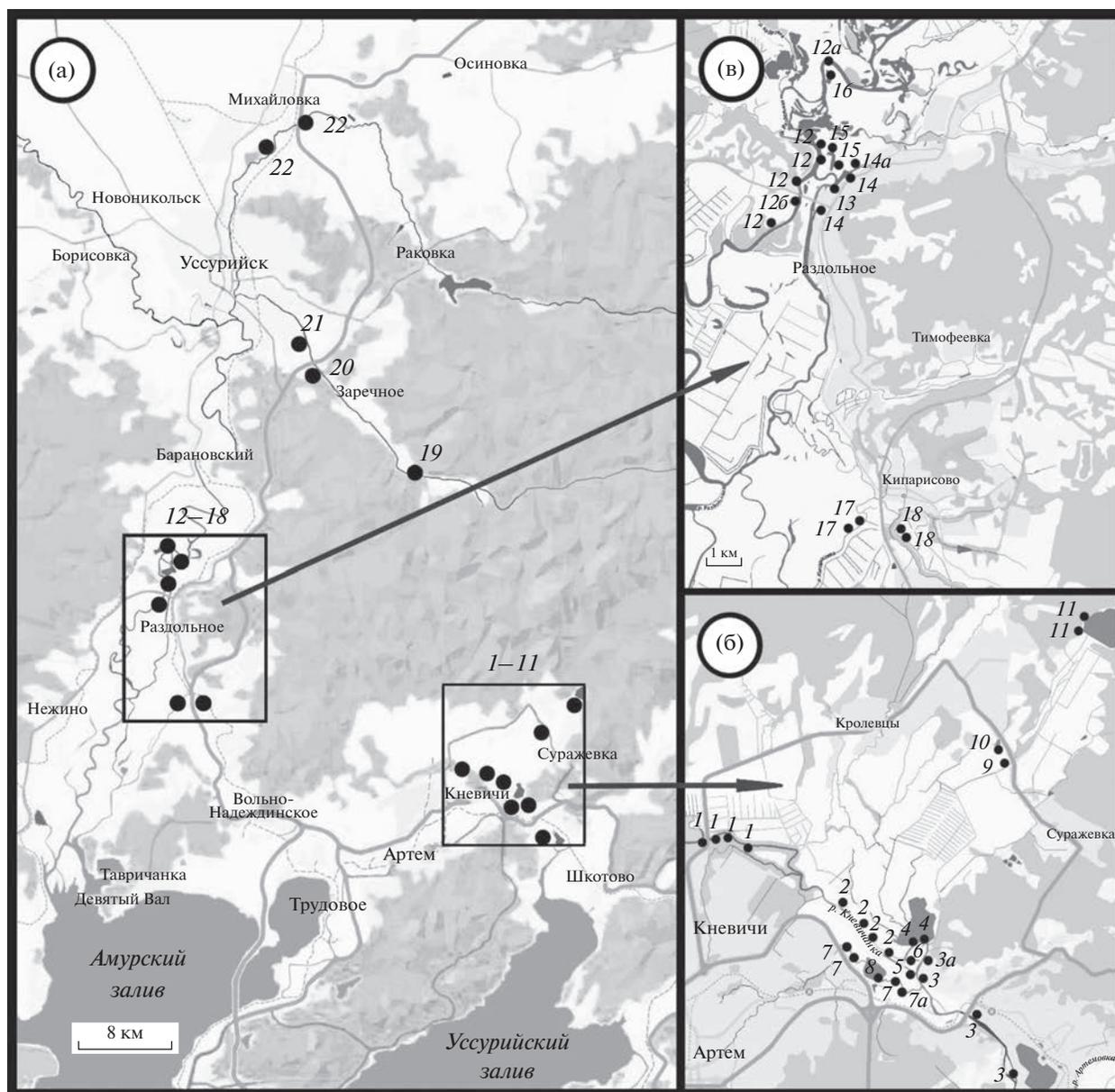
В сильный паводок происходит количественное истощение фито- и зообентоса вплоть до разрушения речных бентических сообществ, а при низкой водности усиливается прогрев воды, при этом активно развиваются личинки некоторых амфибиотических насекомых, брюхоногие моллюски и другие беспозвоночные. На фоне длительной межени и при высоких температурах воды активизируется бактериальное разложение органических веществ, например захороненного на дне водоема листового опада. Высокие температуры воды снижают парциальное давление кис-

лорода, что вызывает гибель реофильных организмов. От насыщения воды кислородом зависит устойчивость гидробионтов ко многим неблагоприятным факторам внешней среды, включая антропогенные загрязнения.

При низком уровне воды удобно проводить исследование крупных Bivalvia и других донных организмов, поскольку эти гидробионты становятся доступны для прямого сбора и учета. Принимая во внимание сложившуюся в регионе в 2021 г. маловодность речных систем, было принято решение провести оценку современного состояния популяций крупных двустворчатых моллюсков, особенно видов, включенных в последнее издание “Красной книги России”: *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851), *Middendorffinaia suffunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973, *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973 (все из семейства Unionidae) и *Dahurinaia dahurica* (Middendorff, 1850) (сем. Margaritiferidae) [3], проследить их способность к выживанию в экстремальных условиях маловодного сезона.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в июне–ноябре 2021 г. и апреле–июне 2022 г. на юге Приморского края в бассейнах рек Кневичанка (площадь бассейна 476 км<sup>2</sup>, правый приток р. Артемовка, которая в свою очередь впадает в Уссурийский залив Японского моря) и Раздольная (площадь бассейна



**Рис. 1.** Карта-схема района сбора материала (а), в том числе в бассейне рек Кневичанка (зона б) и Раздольная (зона в): 1–3 – русло р. Кневичанка (лесной участок – 1, луговая местность выше оз. Кролевецкое – 2, луговая местность ниже оз. Кролевецкое – 3); 4 – оз. Кролевецкое; 5 – действующий водоотводный канал; 6 – водоотводный канал, отшнурованный земляной дамбой; 7 – р. Орловка; 8 – оз. Орловское; 9 – р. Ивнянка (загрязненное русло); 10 – озерцо на р. Ивнянка у пос. Заводской; 11 – водохранилище; 12 – основное русло р. Раздольной; 13 – левое ответвление русла р. Раздольной; 14 – затоны р. Раздольной; 15 – старица; 16 – карьеры; 17 – р. Кипарисовка; 18 – оросительный канал у пос. Кипарисово; 19 – р. Комаровка ниже пос. Кондратеновка; 20 – оз. Банеурово; 21 – затон р. Комаровки у спорт-комплекса Радужное; 22 – р. Раковка.

16830 км<sup>2</sup>, впадает в Амурский залив Японского моря), включая реки Комаровка (площадь бассейна 1490 км<sup>2</sup>, левый приток р. Раздольной, Уссурийский район), Раковка (площадь бассейна 812 км<sup>2</sup>, правый приток р. Комаровка, Михайловский район) и Кипарисовка (левый приток р. Раздольной, Надеждинский район) (рис. 1а). Вся исследованная территория входит в экорегион “уссу-

рийские широколиственные и смешанные леса умеренного климата”, относящийся к биому “широколиственные и смешанные леса умеренного климата” (<https://ecoregions2017.appspot.com/>).

В бассейне р. Кневичанка обследовано русло в пределах речной долины примерно до 15 км выше слияния Кневичанки с р. Артемовка, два водоотводных канала (действующий и ныне отшнуро-

ванный земляной дамбой), р. Орловка (правый приток р. Кневичанка), озера Орловское и Кролевецкое, р. Ивнянка (впадает в оз. Кролевецкое), включая озерцо близ пос. Заводской и водохранилище в горной части речного бассейна. В нижнем течении р. Кневичанки были выделены три участка: верхний, расположенный в пределах широколиственного леса (11–15 км от впадения в р. Артемовка), и два нижних, расположенных в открытой луговой местности, соответственно выше и ниже оз. Кролевецкое (рис. 1б).

В низовьях р. Раздольной сбор моллюсков проводился у пос. Раздольное в основном русле на участке около 8 км длиной, левом ответвлении русла реки (около 300 м ниже станции Раздольная), а также в затонах, старицах и карьерах. В р. Кипарисовка исследованы русло и оросительный канал у пос. Кипарисово (рис. 1в), в р. Комаровка – предгорный участок русла у пос. Кондратеновка, оз. Баневурово и затоны реки у спорткомплекса Радужное, в р. Раковка – русло в окрестностях пос. Михайловское (рис. 1а).

Необходимо подчеркнуть, что все исследованные водные объекты еще 3–4 десятилетия назад отличались высоким разнообразием и значительной плотностью поселения крупных двустворчатых моллюсков из семейства Unionidae [4–15]. В частности, р. Раздольную и ее пойменные водоемы, а также р. Кипарисовку с мелиоративным каналом у пос. Кипарисово населяли многочисленные представители родов *Nodularia*, *Middendorffinaia*, *Buldowskia* и *Sinanodonta*, причем вышеназванный канал является типовым местонахождением *Anemina (Buldowskia) zatrawkini* Martynov et Tshernyshev, 1992 [11], позднее переопределенного как *Buldowskia suifunica suifunensis* (Shadin, 1938) [16]. Низовья рек Комаровка и Раковка, а также их пойменные водоемы населяли моллюски из родов *Buldowskia* и *Sinanodonta*, а в среднем течении этих рек доминировали виды из рода *Middendorffinaia*. Кроме того, в верховьях р. Комаровки, в пределах Уссурийского заповедника, обитала крупная популяция даурской жемчужницы *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) (сем. Margaritiferidae) [15] (ныне в р. Комаровке эти жемчужницы сохранились лишь в среднем течении, близ пос. Кондратеновка [17]). В нижней части бассейна р. Кневичанки, включая оз. Кролевецкое, преобладали беззубки из рода *Buldowskia*, в том числе *B. cylindrica*, для которого один из затонов реки ниже оз. Кролевецкое обозначен как типовое местонахождение [12]. Реже в низовьях р. Кневичанки встречались представители родов *Middendorffinaia*, *Sinanodonta* и солоноватоводные моллюски *Corbicula japonica* Prime, 1864 (сем. Cyrenidae). Река Орловка в свою очередь была обильно населена *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925) [16, табл. 65, 68].

Важно напомнить, что крупные *Bivalvia* в бассейнах рек Кневичанка и Раздольная sporadически исследовались на протяжении всего XX столетия, при этом в 1980-х годах были предприняты наиболее масштабные сборы моллюсков, в которых участвовал один из авторов статьи (В. Богатов). В последующие годы проводились разовые выезды специалистов на водоемы, в результате чего были получены первые сигналы, указывающие на деградацию местообитаний двустворчатых моллюсков. Например, при обследовании в 2000 и 2008 гг. верховьев р. Комаровки было зафиксировано исчезновение жемчужниц *Dahurinaia dahurica* из донного сообщества, а при обследовании в 2011 г. основного русла р. Раздольной у пос. Раздольное в составе малакофауны не были обнаружены доминировавшие здесь ранее представители рода *Middendorffinaia*. В этот же период отсутствие двустворчатых моллюсков было отмечено в р. Кипарисовка и мелиоративном канале близ пос. Кипарисово.

В 2021 г. сбор моллюсков осуществлялся на тех же водных объектах, что и в 1980-х годах, за исключением озерца и водохранилища на р. Ивнянка, состав малакофауны которых был исследован впервые. Сбор раковин проводился вручную или с применением крупноячеистого сачка и граблевого скребка. Количественный учет моллюсков выполняли путем тотального облова скребком определенной площади грунта до глубины 1.5 или 2 м, а также при ручном сборе на мелководьях. При количественной оценке живых особей поднятых с грунта моллюсков, как правило, возвращали в природу. Всего было собрано около 40 живых двустворок и более 400 пустых раковин. Определение моллюсков и фотографии выполнены В.В. Богатовым. Для оценки степени эвтрофирования водоемов проводился учет доминирующих видов водорослей в поверхностных альгобактериальных пленках. Определение водорослей проведено Т.В. Никулиной.

В 2021 г. в основных точках сбора измеряли температуру воды, определяли уровень pH и содержание в воде аммонийного азота ( $\text{NH}_4$ ) с использованием соответственно Value-Test и Ammonium/Ammonia-Test, производитель – Sera Werke Borsigstr. 49, D-52525 Heinsberg, Germany. Кроме того, в апреле–июне 2022 г. в условиях низкой воды было проведено контрольное обследование точек сбора моллюсков: дополнительно измеряли карбонатную жесткость воды (кН) и содержание в воде фосфатов ( $\text{PO}_4$ ), которые оценивали с использованием тест-систем того же производителя: “кН Test” и “Tetra Test  $\text{PO}_4$ ” соответственно (табл. 1, 2).

**Таблица 1.** Гидрохимические характеристики воды на станциях в бассейне р. Кневичанка

Место сбора (№ станции)	Координаты, с.ш./в.д.	Дата, время сбора	Температура воды, °С	pH	кН	NH <sub>4</sub> , мг/л	PO <sub>4</sub> , мг/л
Река Кневичанка, лесная зона (1)	43°25'19"/132°11'82"	20.10.21, 16-30	6.0	6.5–7.0	–	1.0	–
То же	43°25'22"/132°12'11"	25.05.22, 10-00	18.5	7.0	6.0	5.0	5.0
Река Кневичанка, выше озера (2)	43°25'19"/132°11'82"	20.10.21, 11-30	6.0	7.0	–	1.0	–
То же	43°23'54"/132°14'99"	25.10.21, 14-00	7.0	7.0	–	5.0	–
»	43°23'37"/132°15'33"	25.05.22, 15-00	24.0	9.0	3.0	0.5	0.5
Река Кневичанка, у сброса с очистных сооружений (3а)	43°23'18"/132°16'15"	25.05.22, 12-30	21.0	7.5	6.0	>10.0	10.0
Река Кневичанка, ниже очистных сооружений (3)	43°23'07"/132°16'08"	20.10.21, 14-00	10.0	7.5–8.0	–	10.0	–
То же	То же	25.05.22, 12-00	23.0	7.5	4.0	5.0	5.0
Канал р. Кневичанка, в устье (5)	43°23'08"/132°16'04"	15.09.21, 11-00	19.5	–	–	–	–
Река Орловка (7а)	43°23'02"/132°15'67"	26.10.21, 10-00	6.0	7.5	–	0.0	–
То же	То же	25.05.22, 14-00	22.0	8.0	5.0	0.0	0.0
Река Ивнянка, загрязненный участок (9)	43°26'30"/132°18'08"	20.10.21, 15-20	8.0	7.5	–	5.0–10.0	–
То же	То же	25.05.22, 11-30	16.0	7.0	3.0	5.0	5.0–10.0
Озерцо на р. Ивнянке (10)	43°26'56"/132°17'77"	20.10.21, 15-40	7.0	7.5	–	0.0	–
То же	То же	25.05.22, 11-00	19.0	7.5	4.0	0.0	0.0

**Таблица 2.** Гидрохимические характеристики воды на станциях в бассейне р. Раздольная

Место сбора (№ станции)	Координаты, с.ш./в.д.	Дата, время сбора	Температура воды, °С	pH	кН	NH <sub>4</sub> , мг/л	PO <sub>4</sub> , мг/л
Река Раздольная, выше карьера (12а)	43°35'04"/131°53'79"	20.05.22, 11-40	21.0	8.5	3.0	0.0	0.5
Река Раздольная, у моста (12b)	43°33'03"/131°53'23"	20.05.22, 16-00	20.0	8.5	3.0	0.0	0.5
Затон у ст. Раздольное (14а)	43°33'46"/131°54'60"	20.05.22, 15-00	27.0	7.5	3.0	0.0	0.5
Старица у ст. Раздольное (15)	43°33'50"/131°54'01"	20.05.22, 14-00	22.5	7.5	4.0	0.0	0.0
Карьер у р. Раздольная (16)	43°34'66"/131°53'98"	20.05.22, 12-50	22.0	7.5	3.0	0.0	0.0
Канал у с. Кипарисово (18)	43°27'83"/131°55'27"	20.05.22, 10-30	21.5	6.5	3.0	0.0	0.5
Река Комаровка, ниже с. Кондратенковка (19)	43°38'39"/132°09'56"	29.10.21, 12-00	6.0	7.0	–	0.0	–
То же	То же	19.11.21, 11-00	3.0	7.0	–	0.0	–
»	»	29.04.22, 13-00	6.5	6.5–7.0	3.0	0.0	0.0
Оз. Баневурово (20)	43°43'15"/132°03'10"	22.06.22, 11-00	18.5	7.5	4.0	0.0	0.0
Затон р. Комаровка у с/к Радужное (21)	43°45'19"/132°02'25"	22.06.22, 12-00	21.5	7.0	2.0	0.0	0.0
Река Раковка (22)	43°53'74"/132°00'50"	29.10.21, 16-00	7.0	7.5	–	5.0	–
То же	То же	22.06.22, 14-00	21.5	7.0	3.0	1.0	2.0

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Бассейн р. Кневичанка.** В основном русле р. Кневичанка, ее рабочем водоотводном канале, оз. Кролевецкое и р. Орловка (рис. 1б, 1–8) в период исследования были обнаружены только представители рода *Buldowskia*, причем во второй

половине августа 2021 г. был зафиксирован замор этих моллюсков, в то время как в июне еще можно было встретить живых двустворок. Несомненно, основная причина массовой гибели *Buldowskia* связана с продолжительным аномально теплым летним периодом, когда в условиях крайне низкой маловодности температура воды в водое-

мах и водотоках длительное время не опускалась ниже 28–30°C.

Количественные учеты пустых раковин *Buldotskia*, образовавшихся в результате замора моллюсков, показали их крайне неравномерное распределение по биотопам. В частности, в р. Кневичанка в верхней лесной зоне (рис. 1б, 1; 2а) при тотальном облове грунта от берега до глубины 1.5 м было собрано всего по 1–2 раковины на каждые 10 м русла, а на равнинном безлесном участке (рис. 1б, 2; 2б) – по 5–9 раковин. Очень низкая плотность двустворок в лесной зоне объясняется тем, что дно реки в 2021 г. было покрыто плотным слоем перегнивающего листового опада (рис. 2в), сохранившегося с осени 2020 г. Понятно, что листовое покрытие грунта легко смывается в периоды паводков, но при длительной межени листовая опад остается на грунте, тем самым сокращая местообитания моллюсков. Ниже по течению, вне лесной зоны, сплошного покрытия дна листовым опадом не отмечено, что, очевидно, обеспечило более высокую численность двустворок.

Наиболее существенный отход *Buldotskia* наблюдался в р. Орловка (рис. 1б, 7), где плотность раковин среди исследованных водоемов оказалась одной из наиболее высоких. Например, 3 сентября 2021 г. на 25-метровом участке русла с координатами 43°23'02" с.ш., 132°15'67" в.д. (рис. 2г) при ширине реки 7–8 м и глубине до 1.6–1.7 м было собрано 56 пустых раковин (рис. 2д), длина которых находилась в пределах 6.3–9.8 см, а их возраст изменялся от 2–2.5 до 4 лет (возраст одной раковины составил 1 год). Аналогичные по возрастному составу пустые раковины *Buldotskia* были обнаружены в русле Кневичанки ниже оз. Кролевецкое, в то время как на среднем участке реки (выше озера), возраст собранных моллюсков не превышал 2 лет. Все собранные выше оз. Кролевецкое моллюски были идентифицированы как *Buldotskia suifunica*, в то время как на нижнем участке русла были встречены как *B. suifunica*, так и *B. cylindrica*.

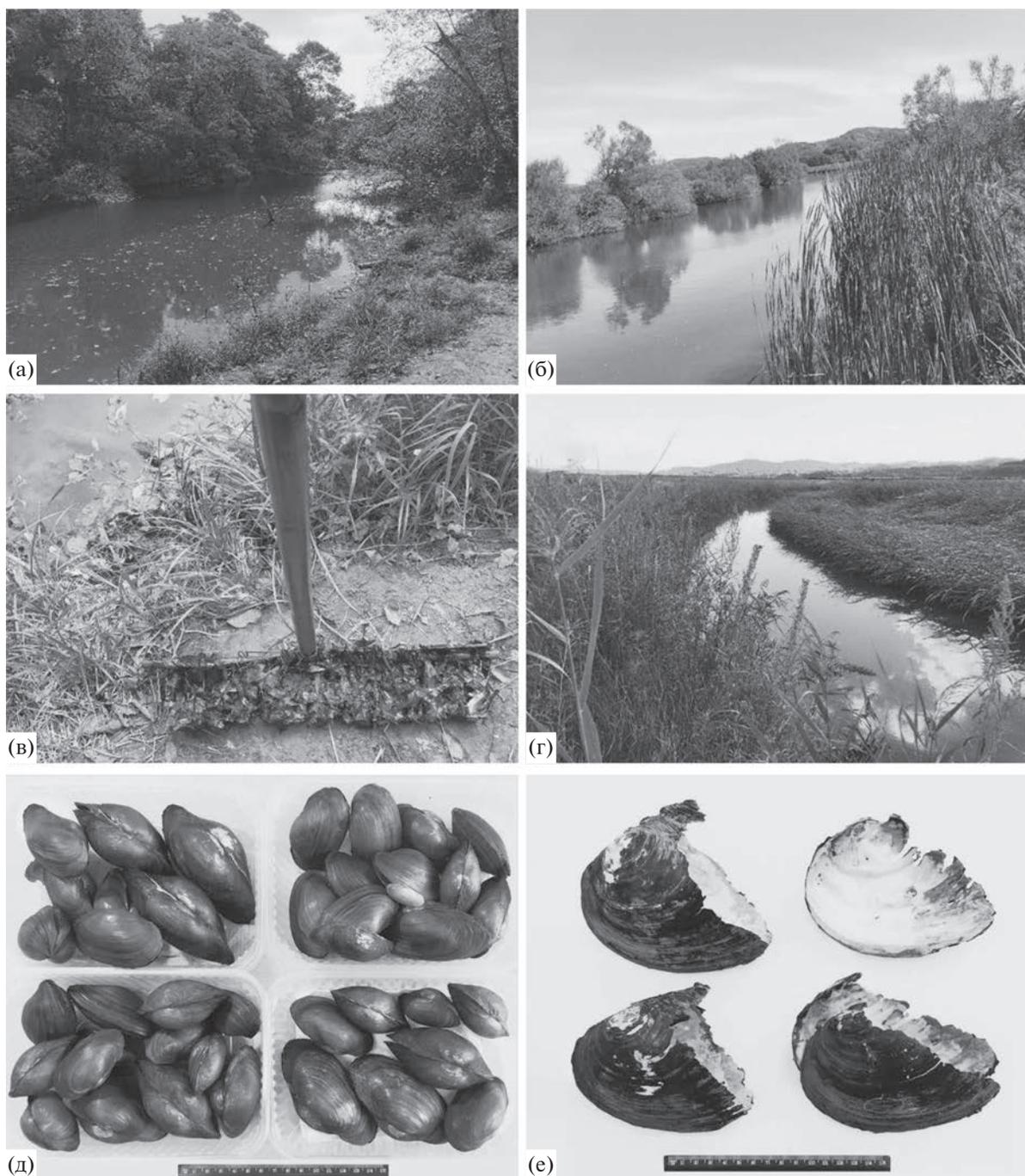
Еще одно крупное поселение *Buldotskia* было обнаружено в приустьевом участке водоотводного канала с координатами 43°23'08" с.ш. и 132°16'04" в.д. (см. рис. 1б, 5). При тотальном облове этого биотопа длиной 10 м, шириной 5–6 м и глубиной до 0.8 м, проведенном 15 сентября 2021 г., был собран 51 экз. пустых раковин, длина которых изменялась от 4.7 до 5.5 см, а возраст – от 2 до 3 лет. По морфологическим признакам все раковины были идентифицированы как *Buldotskia cylindrica* [16, табл. 70].

Показательно, что в 2021 г. в р. Кневичанка выше оз. Кролевецкое в толще илистого грунта на глубине около 2 м были обнаружены многочисленные остатки крупных раковин *Sinanodonta*, от

которых сохранилась только погруженная в грунт передняя часть раковины, тогда как омываемая водой ее задняя часть уже исчезла (см. рис. 2е). Если учитывать скорость коррозии раковин (2 года и более), то вымирание этих моллюсков могло произойти не позже 2019 г. или ранее. Косвенным подтверждением времени данного события стали находки на этом же участке русла “свежих” пустых раковин *Buldotskia suifunica* исключительно 2-летнего возраста. Вероятно, в период гибели *Sinanodonta* произошла и гибель *Buldotskia*, которые к 2021 г. смогли частично восстановить свою популяцию, в то время как моллюски рода *Sinanodonta* исчезли из р. Кневичанки, по-видимому, уже безвозвратно.

Надо отметить, что в прошлом представители *Sinanodonta* были широко распространены в бассейне р. Кневичанка, поскольку отдельные фрагменты раковин этих моллюсков были собраны в русле реки как выше, так и ниже оз. Кролевецкое, в водоотводных каналах, а также в р. Орловка. Вместе с тем в период замора 2021 г. в небольшом слабо проточном озерце близ пос. Заводское с координатами 43°26'56" с.ш. и 132°17'77" в.д. (см. рис. 1б, 10), соединенном с р. Ивнянка вытекающим из озерца безымянным протоком, были обнаружены живые *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973. Это озерцо оказалось рефугиумом и для трех номинативных видов *Buldotskia*: *B. suifunica*, *B. flavotincta* (Martens, 1905) [16, табл. 72, 18, 19] и *B. fuscoviridis* (Moskvicheva, 1973) [16, табл. 73, 8–16], которые здесь успешно пережили, по-видимому, не один аномально жаркий период. Примечательно, что моллюски в основном концентрировались в прибрежье крутого берега южной экспозиции, где температура воды была на 2–3° и более ниже, чем на отмелях, при отсутствии аммония и фосфатов (см. табл. 1). В то же время это озерцо уже многие годы отрезано от экосистемы оз. Кролевецкое из-за токсичных вод р. Ивнянка: вода в реке загрязнена отходами птицефабрики, имеет повышенное содержание аммония и фосфатов (см. табл. 1).

Еще одним из рефугиумов для *B. suifunica* оказался отшнурованный от основного русла р. Кневичанки участок водоотводного канала с координатами 43°23'24" с.ш. и 132°15'80" в.д. Здесь беззубки были сконцентрированы под обрывистым южным берегом на глубине 0.4–0.6 м. Важно пояснить, что данный участок из-за южной позиции также не находился под воздействием прямых солнечных лучей, что, скорее всего, и обеспечило выживание моллюсков, в то время как на противоположном берегу канала моллюски не обнаружены. Не исключено, что этот и аналогичные водоемы-рефугиумы могут в перспективе в условиях высокой воды стать источниками восстановления поселений *Buldotskia* в р. Кневичанка.



**Рис. 2.** Бассейн реки Кневичанки: а – р. Кневичанка в районе лесной зоны (сентябрь 2021 г.); б – р. Кневичанка в нижнем течении (август 2021 г.); в – лиственный опад, поднятый в сентябре 2021 г. с грунта р. Кневичанки в лесной зоне (участок изображен на рис. 2а) с глубины 1.5 м; г – р. Орловка в нижнем течении (фото 03.09.2021 г.); д – пустые раковины *Buldotskia suifunica* (Lindholm, 1925), собранные 03.09.2021 г. на участке р. Орловки, изображенном на рис. 2г; е – остатки раковин *Sinanodonta*, собранные в р. Кневичанка примерно с 2-метровой глубины в августе 2021 г. на участке, изображенном на рис. 2б.

Водохранилище, расположенное в горной части бассейна р. Ивнянка и отличавшееся прохладной водой (температура в августе не превышала 24–26°C на мелководных участках), в пери-

од исследований было заселено перловицами *Nodularia douglasiae* (Griffith et Pidgeon, 1833), которые, по-видимому, были интродуцированы в этот водоем при его зарыблении. Других предста-

вителей Unionidae здесь не обнаружено. Каким-либо признаков угнетения моллюсков в водохранилище не отмечено.

**Бассейн р. Раздольная.** При обследовании в 2021 г. русла р. Раздольной, а также ее затонов и крупных отработанных карьеров (см. рис. 1в) нами были встречены плотные поселения *Nodularia douglasiae*, которые показали хорошую устойчивость к повышенной температуре воды в течение всего аномально теплого вегетационного сезона. Нодулярии в основном концентрировались под берегом близ уреза воды, где достигали максимальной плотности (до 150–200 экз/м<sup>2</sup>). В настоящее время состояние популяций этого вида не вызывает опасения. Например, контрольный учет *N. douglasiae*, проведенный в мае 2022 г. в крупном карьере выше пос. Раздольное (см. рис. 1в, 1б), выявил высокую плотность двустворок в прибрежной зоне: около 180–200 экз/м<sup>2</sup> и более. Кроме того, повсеместно была отмечена высокая доля нодулярий нового поколения, составившая 10–15% от общей численности моллюсков.

В отношении состояния представителей популяций *Sinanodonta* и *Buldowskia* наблюдалась обратная картина. В частности, 20 августа 2021 г. в левом русле р. Раздольной (см. рис. 1в, 1з) на глубине около 1.5 м были собраны только пустые раковины *Sinanodonta*, а в крупном старичном озере, напротив станции Раздольное (см. рис. 1в, 1д), где эти беззубки еще в начале 2000-х годов были обычны, в илу обнаружены лишь отдельные полурасложившиеся фрагменты их раковин. В бассейне р. Раздольной подобные фрагменты были обнаружены также в некоторых безымянных старицах и оз. Баневурово (см. рис. 1а, 20). По-видимому, исчезновение из состава малакофауны нижней части бассейна р. Раздольной представителей *Sinanodonta* имеет устойчивый характер, что, несомненно, требует разработки особых методов их охраны и воспроизводства в Южно-Приморском регионе в целом.

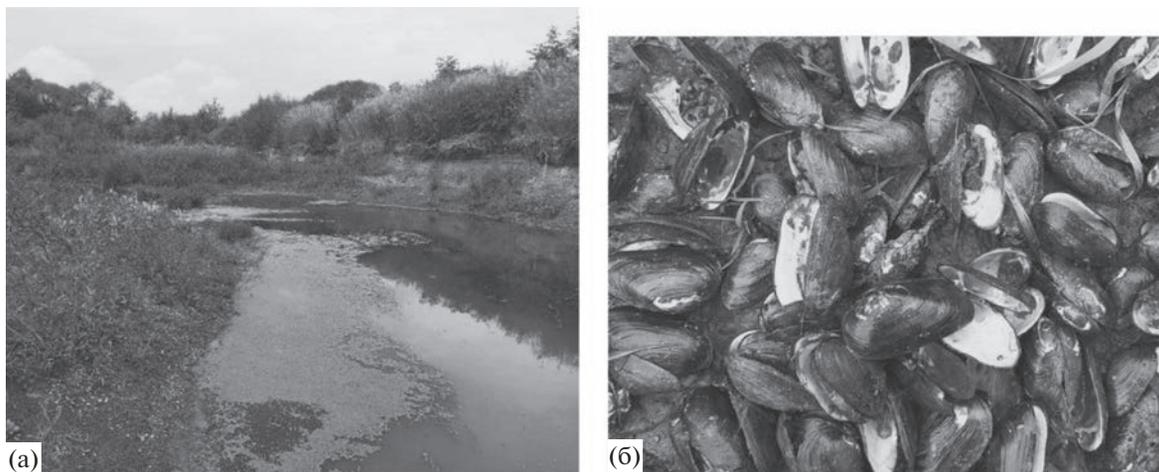
В конце августа в р. Раздольная и ее затонах было обнаружено всего несколько живых экземпляров *Buldowskia*, которые в период сбора были крайне вялыми, по-видимому, из-за высокой температуры воды (около 29–34°C на мелководье). Кроме того, единичные живые *Buldowskia* были собраны в старичном озере у пос. Раздольное и в некоторых соединенных с рекой отработанных карьерах. В то же время уже поздней осенью 2021 г. в перечисленных биотопах живые *Buldowskia* не обнаружены. Контрольные сборы моллюсков, проведенные на данных участках в мае 2022 г., подтвердили отсутствие этих двустворок.

В процессе исследования было подтверждено полное отсутствие двустворчатых моллюсков в

р. Кипарисовка и ее оросительном канале (см. рис. 1в, 17, 18). Кроме того, на всех обследованных в районе пос. Раздольное биотопах не были обнаружены представители *Middendorffinaia*, исчезновение которых из низовой р. Раздольной было зафиксировано еще в 1990-х годах. Очевидно, что сокращение ареала этих перловиц происходит и сегодня. В частности, массовая гибель *M. sujfunensis* наблюдалась нами во второй половине 2021 г. на протяженном участке р. Раковка близ пос. Михайловка (см. рис. 1а, 22; 3), при этом вода в августе–сентябре здесь имела гнилостный запах, что указывало на преобладание анаэробных процессов разложения органического вещества, а на затишных участках поверхность водотока была покрыта сообществом плавающего растения ряски *Lemna* (рис. 3а). Пустые раковины *M. sujfunensis* были распределены крайне неравномерно и в основном концентрировались под пологими берегами на плесах. На одном из таких участков вдоль правого берега, протяженностью около 5 м (показан на рис. 3а), были собраны 82 пустые раковины *M. sujfunensis* (рис. 3б), длина которых находилась в пределах 4.3–7.6 см, а их возраст изменялся от 3 до 8 лет. Важно отметить, что при тщательном контрольном обследовании примерно 50-метрового участка русла р. Раковка, проведенном 22 июня 2022 г., живые экземпляры *M. sujfunensis* не были обнаружены, в то же время на одном из песчаных плесов на глубине 0.2–0.3 м были собраны 2 живых экземпляра *Buldowskia suifunica* 3-летнего возраста, длиной 4.2 и 4.6 см.

Обращает на себя внимание тот факт, что в отличие от равнинных рек на среднем полугорном участке р. Комаровки (см. рис. 1а, 19), для которого характерен гравийно-галечный с валунами грунт, обитающая здесь популяция *Middendorffinaia mongolica* не имела признаков угнетения, при этом температура воды в реке в летний период не превышала 22–25°C при pH 7.5 и отсутствии аммонийного азота (см. табл. 2). Здесь же на глубоководном участке переката (глубина – около 2 м) зафиксировано 12 живых экземпляров *Dahurinaia dahurica*. По-видимому, сохранности этих моллюсков в условиях жаркого сезона способствовали выходы холодных подрусловых вод. В то же время из-за развившихся в условиях низкого уровня воды личинок сетеплетущих ручейников *Stenopsyche marmorata* Navas, 1920 раковины большинства живых моллюсков *M. mongolica* были использованы личинками для крепления своих ловчих сетей и тем самым были обездвижены, что вызвало повышенную смертность моллюсков в зимний период [18].

В хорошем состоянии в начале сентября находились популяции *M. sujfunensis* и *B. suifunica* в затоне р. Комаровки (грунт илистый) у спорткомплекса Радужный (см. рис. 1а, 21). В момент отбора



**Рис. 3.** Река Раковка (бассейн р. Раздольной, юг Приморского края): а – река в среднем течении в сентябре 2021 г. (в прибрежье видно сообщество плавающего растения ряски *Lemna*); б – пустые раковины *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851), собранные в р. Раковка в июне 2022 г. (участок показан на левом фото).

проб температура воды в затоне составляла 25–27°C, при этом *M. suifunensis* концентрировались на глубине свыше 0.7 м в районе зарослей водяного ореха *Trapa natans* (L., 1758), листья которого закрывали проникновение на глубину солнечного света, а *B. suifunica* – на открытых участках на глубине 0.1–0.5 м. Повторное обследование биотопа в июне 2021 г. подтвердило наличие живых моллюсков, в том числе молоди *M. suifunensis* генерации 2021 г.

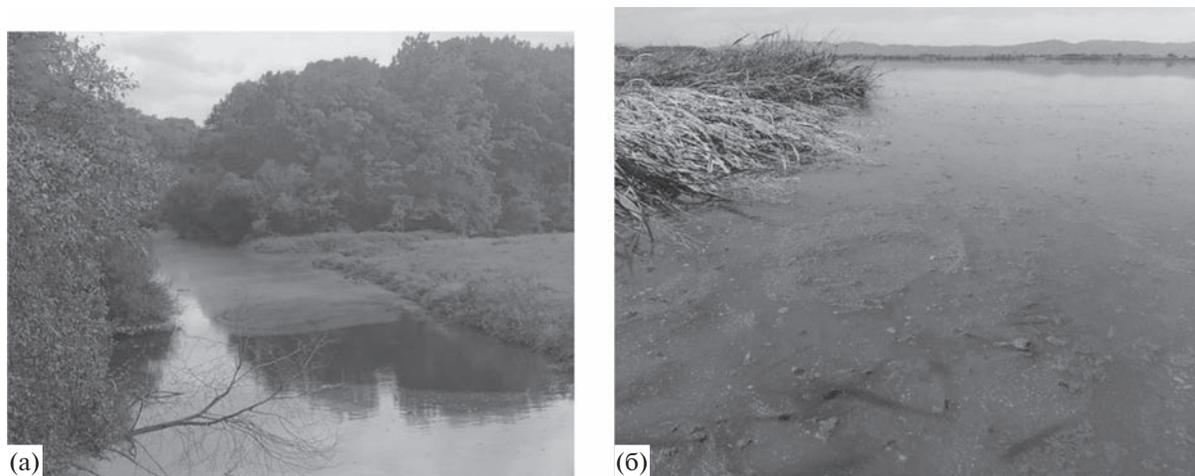
### ОБСУЖДЕНИЕ

В летний период 2021 г. в условиях длительной межени вода в исследованных водоемах уже к концу июля прогрелась до экстремально высоких значений, составивших 28–30°C в русле рек и свыше 32–35°C на мелководьях, причем необычно высокая температура воды продолжала отмечаться в регионе и в сентябре. В частности, 3 сентября температура воды в р. Орловка в дневные часы составляла 28°C, а 15 сентября – 22°C. В низовьях р. Кневичанка 9 сентября в дневные часы температура воды в прибрежной зоне составляла 24–26°C, 15 сентября – около 21–22°C, а 8 октября – около 14°C.

В августе 2021 г. в равнинных реках региона был отмечен массовый замор крупных двустворчатых моллюсков из родов *Middendorffinaia*, *Buldowskia* и *Sinanodonta*, который, очевидно, был обусловлен высокой температурой воды. Проведенное впоследствии гидрохимическое обследование водных объектов (см. табл. 1, 2) показало, что в некоторых случаях гибели моллюсков способствовало загрязнение водотоков органическими веществами, в том числе с очистных сооружений г. Артем. В целом в руслах рек Кневичанка и

Раковка повсеместно было выявлено повышенное содержание аммонийного азота в воде ( $\text{NH}_4$  – 5–10 мг/л), при этом рН воды в этот период находилось в пределах 7.5–8.5. Отметим, что аммоний сам по себе не токсичен, однако при повышенном уровне рН (свыше 7.0) этот ион переходит в аммиак ( $\text{NH}_3$ ), представляющий собой высокотоксичное вещество, что, несомненно, способствует повышенной смертности гидробионтов. В то же время, например в р. Орловка и водоемах в окрестностях пос. Раздольное, аммонийный азот не был обнаружен, тем не менее здесь также произошел тотальный замор *Bivalvia*, что подтвердило роль температуры в качестве ведущего фактора, вызвавшего гибель гидробионтов.

Необходимо обратить внимание на то, что в условиях жаркого лета в обследованных водоемах не наблюдалось массового развития водорослей в толще воды, в то же время, например на равнинном участке р. Кневичанка близ пос. Кневичи и в оз. Орловское, в августе–октябре на поверхности воды фиксировали образование альгобактериальной пленки (рис. 4а, б), которая обычно формируется при низком водообмене и высокой температуре [19]. При обследовании пленки из р. Кневичанка было выявлено 10 видов диатомовых, эвгленовых и протококковых водорослей, из которых семь видов принадлежали отделу Protozoa (класс Euglenophyceae). В водорослевом сообществе доминировали два вида – диатомея *Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith (индифферентный к солёности и рН среды, альфа-бетамезосапробионт) и *Trachelomonas planctonica* Swirenko (индифферентный к солёности и рН среды, бета-олигомезосапробионт). Кроме того, в составе пленки обнаружено массовое скопление бактерий – цепочковидных колоний, предположительно стрептококков, и



**Рис. 4.** Альгобактериальная пленка: а – в р. Кневичанка (лесная зона, фото 10.09.2021 г.); б – на оз. Орловское (фото 08.10.2021 г.).

ветвящегося мицелия актиномицетов (лучистых грибов). Экологическая характеристика альгобактериальной пленки определялась водорослями, индифферентными к солености и рН среды (за исключением мезогалобного *Euglena viridis* Ehrenberg), при этом сапробные характеристики водорослей изменялись от бета-олигомезосапробной до полисапробной.

В пленке из оз. Орловское также идентифицировано 10 видов водорослей, из которых преобладали три вида диатомей: *Navicula* sp. (с неизвестными экологическими характеристиками), *Nitzschia palea* (индифферентный к солености и рН среды, альфа-бетамезосапробионт) и *Tryblionella acuminata* W. Smith (мезогалоб, алкалофил, бета-полисапробионт). Экологическая характеристика альгобактериальной пленки определялась водорослями, мезогалобными и индифферентными к солености видами, алкалофильными и индифферентными по отношению к активной реакции среды, имеющими различные сапробные характеристики – от олиго-ксеносапробной до бета-полисапробной. Кроме водорослей, при камеральной обработке материала зафиксировано наличие “хлопьев” органического происхождения, окрашенных в коричневый, темно-коричневый и черный цвета.

В настоящее время трудно интерпретировать полученные материалы с точки зрения прямого воздействия альгобактериальной пленки на гидробиологический режим водных объектов, в то же время сам факт формирования пленки на водной поверхности с преобладанием водорослей-эврибионтов указывает на неблагоприятный гидроэкологический режим водотоков или стоячих водоемов, который может сопровождаться негативными последствиями для жизнедеятельности многих гидробионтов.

Следует также отметить, что в равнинных реках региона в условиях крайне слабой проточности на затишных участках наблюдалось массовое развитие плавающего растения ряска *Lemna* sp. (см. рис. 3а), причем в малых стоячих водоемах ряска в этот период полностью закрывала поверхность водного зеркала, блокируя солнечный свет, необходимый для развития водорослей. Очевидно, что наличие развитых сообществ ряски в речных системах указывает на продолжительность маловодного сезона, что в условиях муссонного климата представляется крайне редким явлением и, по-видимому, может отрицательно сказаться на жизнедеятельности реофильных организмов. В частности, в р. Раковка именно к затишным участкам, покрытым ряской, были приурочены основные скопления раковин погибших *Middendorffinaia*.

При оценке факторов, сопутствующих замору моллюсков в реках, впадающих в морские системы, необходимо учитывать возможность проникновения соленых морских вод в зону местообитания пресноводных Unionidae при крайне низкой водности, поскольку известно, что с повышением температуры и солености воды концентрация в ней кислорода понижается более быстрыми темпами. В частности, на проникновение соленых вод Уссурийского залива Японского моря в низовья р. Кневичанка указывают находки раковин солоноватоводных корбикул на участках примерно до 12 км выше устья р. Артемовки, а также раковин баянусов (усоногие раки *Balanus* из подотряда морских желудей *Balanomorpha*), обнаруженных на створках *Buldowskia cylindrica*, собранных в водоотводном канале р. Кневичанка [16, табл. 70, 14–18], что в 9 км выше устья Артемовки.

Показательно, что замор пресноводных моллюсков отсутствовал на предгорных участках речных экосистем, где температурный режим не был экстремально высоким, а аммонийный азот в воде отсутствовал. К примеру, на предгорном участке р. Комаровка, где течение потока было устойчивым (около 0.3–0.8 м/с), у реофильных *Middendorffinaia mongolica* не отмечено признаков угнетения. Кроме того, в районе поселения жемчужниц *Margaritifera dahurica* были зарегистрированы выходы холодных подземных вод, которые, несомненно, способствовали выживанию моллюсков не только в жаркий летний сезон, но и в зимний период, защищая биотопы от промерзания. Немаловажно также, что живые моллюски по завершению аномально жаркого сезона были обнаружены на участках пойменных водоемов, закрытых от попадания прямых солнечных лучей: в затоне р. Комаровка, оз. Баневурово, отшнурованном канале на р. Кневичанка, озере на р. Ивнанка близ пос. Заводской (бассейн р. Кневичанка) и др.

Полученные нами материалы позволяют утверждать, что в последние 2–3 десятилетия на юге Приморского края было несколько периодов локальных вымираний крупных двустворчатых моллюсков, о чем свидетельствует современное состояние популяций этих *Bivalvia* в водоемах и водотоках по сравнению с периодом 1980-х годов. В частности, было установлено, что за последние примерно 30 лет двустворчатые моллюски полностью исчезли из р. Кипарисовка и связанного с ней оросительного канала. Кроме того, из низовьев р. Раздольной и ее старичных озер в данный период исчезли моллюски из родов *Middendorffinaia* и *Sinanodonta*, хотя эти группы двустворок в 1980-х–первой половине 1990-х годов здесь доминировали. Примерно 3–4 года назад произошел замор *Sinanodonta* в низовьях р. Кневичанки. Повсеместно резко сократили свою численность представители приморских *Buldowskia*. Среди олиготрофных водотоков отмечено исчезновение в начале 2000-х годов популяции даурской жемчужницы *Margaritifera dahurica* из верховьев р. Комаровка, в то время как в среднем полугорном участке этой реки до сих пор сохранилось небольшое поселение, насчитывающее несколько десятков особей.

По-видимому, предыдущие случаи исчезновения моллюсков из водных экосистем юга Дальнего Востока могли быть вызваны локальными загрязнениями водной среды отходами агропромышленного комплекса, стоками от разрабатываемых в пойме р. Раздольной песчаных карьеров, промышленными сбросами либо трансграничным загрязнением. В то же время массовый замор моллюсков, произошедший в летне-осенний сезон 2021 г., – это первый для Дальнего Востока России зафиксированный случай гибели моллюсков, вызванный

исключительно климатическими факторами, усиленный на отдельных водных объектах антропогенным загрязнением.

Надо отметить, что в других регионах Российской Федерации в последние десятилетия также наблюдается сокращение численности двустворчатых моллюсков в основном из-за загрязнения поверхностных вод или за счет сокращения подходящих мест обитания. Например, особенно заметно в последние годы происходит сокращение ареала европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (L., 1758) [20]. Наряду с этим в последнее десятилетие регистрируется проникновение в водоемы Западной Европы, Европейской России и Сибири теплолюбивых беззубок *Sinanodonta* из южных регионов Азии [21, 22]. Глубокую озабоченность вызывает проникновение в последние годы в водоемы Западной Сибири (р. Пышма) [23] *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), что может отрицательно сказаться на работе гидротехнических сооружений в Обь-Иртышском бассейне.

С учетом продолжающегося нагревания северной части Евразийского континента [24] массовое вымирание крупных двустворчатых моллюсков, по крайней мере в boreальной области земного шара, несомненно будет продолжаться, как и существенное смещение ареалов теплолюбивых видов моллюсков к северу. Наблюдаемое в разных регионах мира резкое сокращение популяций крупных *Bivalvia* сделало этих беспозвоночных одной из самых уязвимых таксономических групп в мире. Полученные материалы ясно показывают, что применение комплексного подхода, сочетающего природоохранные меры с действиями, нацеленными на устранение причин изменений местообитаний (снижение загрязнения пресных вод, в том числе попадание загрязняющих веществ с водосбора с поверхностным стоком, охрана пойменных водоемов как потенциальных рефугиумов для Unionidae и других гидробионтов) позволит поддерживать и, возможно, восстановить биоразнообразие пресноводных моллюсков. В ряде случаев необходимо применять более жесткие меры по охране и восстановлению водоемов, которые учитывали бы не только загрязнение водных объектов, но и климатические изменения [25].

Работа проведена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147-6).

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов и соблюдение этических стандартов при работе с живыми моллюсками.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Доклад WWF “Живая планета 2020. Переломить тренд сокращения биоразнообразия”. 159 с. // WWF. Living Planet Report 2020 – Bending the curve

- of biodiversity loss. Eds. Almond R.E.A., Grooten M. and Petersen T. WWF, Gland, Switzerland, 2020.
2. Goldman C.R., Kumagai M., Robarts R.D. (eds.). Climatic change and global warming of inland waters. Impacts and mitigation for ecosystems and societies. The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex (UK): Wiley-Blackwell – A John Wiley & Sons, Ltd, 2013. 496 p.
  3. Красная книга Российской Федерации. Т. “Животные”. 2-е изд. М.: ФГБУ “ВНИИ Экология”, 2021. 1128 с.
  4. Богатов В.В. Беззубки рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 2007. Т. 80. № 2. С. 147–153.
  5. Богатов В.В., Затравкин М.Н. Новые виды отряда Unioniformes (Mollusca: Bivalvia) южной части советского Дальнего Востока // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков / Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1988. Т. 187. С. 155–168.
  6. Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Перловицы (Bivalvia, Unionoidea) юга Приморского края // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 1. С. 132–136.
  7. Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) восточного и южного Приморья // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 9. С. 1326–1335.
  8. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 346 с. (Определители по фауне СССР; т. 46).
  9. Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1987. 153 с.
  10. Затравкин М.Н., Старобогатов Я.И. Новые виды подсемейства Unionoidea (Bivalvia, Unionoformes) Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 12. С. 1785–1791.
  11. Мартынов А.В., Чернышев А.В. Новые и редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 6. С. 18–23.
  12. Москвичева И.М. Моллюски подсемейства Anodontinae (Bivalvia, Unionidae) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 1973. Т. 52. № 6. С. 822–834.
  13. Москвичева И.М. Наяды (Bivalvia, Unionoidea) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 1973. Т. 52. № 10. С. 1458–1471.
  14. Москвичева И.М., Старобогатов Я.И. О восточно-азиатских потомидоподобных унионидах (Bivalvia) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 2. С. 21–37.
  15. Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Y.I. The family Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia) in Russia // Ruthenica. 2003. V. 13. № 1. P. 41–52.
  16. Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных вод России (иллюстрированный атлас). Владивосток: Дальнаука, 2022. 288 с., 91 цв. вкл.
  17. Bolotov I.N., Bespalaya Y.V., Vikhrev I.V. et al. Taxonomy and distribution of freshwater pearl mussels (Unionoidea: Margaritiferidae) of the Russian Far East // PLoS One. 2015. V. 10. № 5. e0122408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122408>
  18. Bogatov V.V., Prozorova L.A. Caddisflies *Stenopsyche marmorata* exploit river mussels as anchor for their nets // Far Eastern Entomologist. 2022. № 461. P. 31–36. <https://doi.org/10.25221/fee.461.3>
  19. Богатов В.В., Федоровский А.С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
  20. Bolotov I.N., Makhrov A.A., Gofarov M.Y. et al. Climate warming as a possible trigger of keystone mussel population decline in oligotrophic rivers at the continental scale // Scientific Reports. 2018. V. 8. № 35. P. 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18873-y>
  21. Bolotov I.N., Bespalaya Y.V., Gofarov M.Y. et al. Spreading of the Chinese pond mussel, *Sinanodonta woodiana*, across Wallacea: one or more lineages invade tropical island and Europe // Biochemical Systematics and Ecology. 2016. V. 67. P. 58–64. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2016.05.018>
  22. Kondakov A.V., Bespalaya Y.V., Vikhrev I.V. et al. The Asian pond mussels rapidly colonize Russia: successful invasions of two cryptic species to the Volga and Ob rivers // BioInvasions Records. 2020. V. 9. № 3. P. 504–518. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.3.07>
  23. Бабушкин Е.С., Винарский М.В., Герасимова А.А. и др. Первая находка *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Mollusca, Bivalvia) в Сибири // Российский журн. биол. инвазий. 2022. № 1. С. 13–21. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-13-21>
  24. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. М.: Росгидромет, 2021. 104 с.
  25. Голубков С.М. Влияние климатических колебаний на структуру и функционирование экосистем континентальных водоемов // Сибирский экологич. журн. 2021. № 1. С. 1–12. [doi: 10.1134/S1995425521010030] Golubkov S.M. Effect of Climatic Fluctuations on the Structure and Functioning of Ecosystems of Continental Water Bodies // Contemporary Problems of Ecology. 2021. № 1. P. 1–10. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210101>

## СРЕДОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SCHREBER, 1780) В ОТЛИЧАЮЩИХСЯ БИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ НА ОХРАНЯЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА

© 2023 г. Л. Е. Лукьянова\*

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

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

Поступила в редакцию 30.11.2021 г.

После доработки 20.05.2022 г.

Принята к публикации 24.05.2022 г.

Изучали средовые предпочтения рыжей полевки на охраняемой территории Среднего Урала в отличающихся биотопических условиях, сформированных в результате последствий природных катастрофических явлений. По значениям обилия населения оценивали “успешность” существования вида в четырех биотопах с разной степенью нарушениями ветровально-пирогенным воздействием. Выявлен статистически высокозначимый уровень отличий сравниваемых биотопов по шести микросредовым переменным, оценивающим кормозащитные условия местообитаний животных. В целом биотопическая изменчивость оказалась выше хронографической (межгодовой) изменчивости. За многолетний период исследования рыжая полевка преобладала по численности в ненарушенном биотопе, который в ряду исследуемых биотопов выделялся высокими значениями микросредовых показателей, оценивающих преимущественно кормовые ресурсы местообитаний животных – покрытие участков кустарником и травянистой растительностью. Условия обитания в ненарушенном природными катастрофическими факторами биотопе в наибольшей степени отвечают средовым предпочтениям рыжей полевки.

**Ключевые слова:** *Clethrionomys glareolus* (син. *Myodes glareolus*), отличающиеся биотопические условия, средовые предпочтения, природные катастрофические явления, микросредовые характеристики, охраняемая территория

DOI: 10.31857/S0367059722060099, EDN: DBKULM

Знание особенностей выбора среды разными видами позволяет понять причины распределения организмов в определенном пространстве и времени, а также прогнозировать состояние популяций в измененных условиях, вызванных различными нарушениями [1]. Степень благополучия существования вида в природной среде, его биологический успех и приспособительную пластичность отражают такие популяционные показатели, как обилие и пространственная структура [2, 3]. В связи с этим выявление средовых предпочтений видов на основе изучения их популяционной динамики в отличающихся биотопических условиях является важной экологической проблемой.

Видовые предпочтения проявляются на макро- и микросредовом уровнях [1, 4–7]. В выборе условий обитания мелкими млекопитающими решающую роль играет микросредовая структура биотопов, поскольку жизнедеятельность многих видов в конкретные периоды их жизненного цик-

ла протекает на участках, несоизмеримых с территорией всей популяции [8]. На выбор среды влияет комплекс факторов, включая доступность пищи, пригодность убежищ, наличие конкурентов, риск хищничества, паразитизма и болезней [9–19]. Средовые предпочтения грызунов в нарушенных природными или антропогенными воздействиями местообитаниях могут меняться, так как в дестабилизированной среде реализуются видовые особенности, не проявляющиеся в стабильных условиях [20]. Мозаичность среды, вызванная последствиями природных катастрофических явлений, отражается на характере использования местообитаний мелкими млекопитающими, что приводит к пространственному перераспределению обилия видов [20–27]. Выявлено, что при выраженной мозаичности среды в короткие временные интервалы важнейшим элементом адаптивной стратегии подвижных организмов становится дифференцированное использование жизненного пространства [28]. Это имеет большой биологический смысл, по-

скольку с одной стороны оно определяет наиболее эффективное использование кормовых, защитных, микроклиматических и других ресурсов среды, а с другой – служит основой устойчивого поддержания необходимого уровня внутривидовых (внутрипопуляционных) контактов между особями [29].

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – представитель рода лесных полевок (*Clethrionomys*, в современной систематике чаще используют название *Myodes*), является фоновым видом лесов умеренного климата. В таежной зоне наиболее высокой численности она достигает в ягодных ельниках и граничащих с ними вырубках, обычна в пойменных лесах, повсеместно избегает лесов с сомкнутым древостоем, населяя светлые вторичные леса [30]. Предпочтительными для рыжей полевки являются местообитания с богатыми и разнообразными кормовыми ресурсами (высокий урожай семян и ягод, обильная вегетация трав) и благоприятными защитными условиями, обеспечивающими зверьков широкими возможностями устройства жилищ. На распределение численности вида оказывают влияние такие характеристики среды, как состояние подлеска (развитый подрост, обилие кустарников), состав древостоя, степень захламленности участков (веточный опад, упавшие мертвые деревья) [31–37].

Ранее мы показали [38], что выбор среды рыжей полвкой в экологически контрастных биотопических условиях на двух охраняемых территориях Урала имеет отличительные особенности: в биотопах нарушенной ветровалом и пожаром территории Среднего Урала видовые предпочтения связаны со стадиями посткатастрофических восстановительных сукцессий, а в стабильных условиях местообитаний на ненарушенной территории Северного Урала выбор среды в большей степени обусловлен ландшафтной структурой биотопов.

Цель настоящего исследования – выявить средовые предпочтения рыжей полевки в отличающихся по степени нарушенности природными катастрофическими факторами биотопических условиях. Основные решаемые задачи: 1) изучить многолетнюю динамику обилия рыжей полевки в биотопах с разной степенью природных нарушений; 2) сравнить микросредовую структуру по семи основным характеристикам, отражающим кормозащитные условия местообитаний грызунов; 3) оценить межгодовую изменчивость микросредовых характеристик; 4) выявить связь обилия рыжей полевки с параметрами микросреды в отличающихся биотопических условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследовании использованы рыжие полевки, отловленные в период 2013–2021 гг. на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника (Свердловская область, Средний Урал, 57°19′–57°31′ с.ш. и 59°20′–59°50′ в.д.). В широком спектре местообитаний *Clethrionomys glareolus* на Среднем Урале отмечены разнообразные биотопы, включая послелесные растительные формации на вырубках и гарях, а также целый ряд антропогенных местообитаний [39]. Динамику численности населения рыжей полевки и ее средовые предпочтения изучали в отличающихся биотопических условиях, сформированных вследствие природных катастрофических явлений: ветровала в 1995 г. и последующего пожара, возникшего в 1998 г. от молнии во время “сухой грозы”, охватившего лишь часть исследуемой ветровальной территории. В 2010 г. в заповеднике по той же причине случился второй пожар, от которого первично пострадала не нарушенная предыдущим пирогенным воздействием часть ветровальной территории, а также горевшая ранее, которая в итоге оказалась дважды пирогенно нарушенной ветровальной территорией.

Для исследования были отобраны четыре биотопа с разной степенью нарушенности природными катастрофическими факторами: ветровалом и двумя пожарами (биотоп I), ветровалом и одним пожаром (биотоп II), частично (по периферии участка) ветровалом и одним пожаром (биотоп III), и местообитание, не нарушенное внешними неблагоприятными воздействиями (биотоп IV). До природных катастрофических явлений биотопы I и II входили в состав пихто-ельников липнякового коренного и условно-коренного, а также мелкотравно-вейникового условно-коренного (с примесью березы и осины). В настоящее время эти биотопы являются ветровально-гаревыми лесными сообществами на разных стадиях восстановительных сукцессий: биотоп I представляет собой послепожарное вейниково-кипрейное сообщество под разреженным древесным пологом, биотоп II – послепожарное березово-пихтово-еловое редколесье. Биотоп III входит в состав пихтово-елово-березового большехвостоосоково-липнякового леса, биотоп IV расположен в коренном высоко-травно-папоротниковом пихтово-еловом лесном сообществе. Все изучаемые биотопы имеют ландшафтное сходство, расположены в привершинной части невысоких гор: биотопы I–III занимают пологий склон г. Липовый Сутук (495 м над ур. м.), а биотоп IV находится на склоне г. Малый Сутук (560 м над ур. м.).

Состояние населения рыжей полевки оценивали по уровню ее обилия (численности). Для отлова животных использовали стандартный метод ловушко-линий, показатель обилия рассчитывали

по числу отловленных особей за первые 5 сут в пересчете на 100 ловушко-суток (ос/100 лов.-сут). В каждом биотопе в конце летнего сезона одновременно размещали по 50 проволочных капканчиков в линии длиной 500 м, время экспозиции составляло 5 сут. Проверку осуществляли ежедневно в утренние часы. Каждая ловушка на протяжении всего многолетнего периода наблюдений имела неизменное местоположение, была снабжена постоянным номером, что важно для учета поимок животных и анализа их пространственного распределения. Общее число использованных в работе рыжих полевок составило 532 особи.

Вокруг каждой ловушки, расположенной в центре квадрата со сторонами 3.33 м (площадь – 10 м<sup>2</sup>), дважды за исследуемый период (в 2013 и 2017 гг.) в августе проводили количественное описание характеристик микросреды. Оценивали параметры, характеризующие кормозащитные условия обитания рыжей полевки на основе методики, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской [8], с незначительными изменениями. Измеряли площадь покрытия микроучастков: 1) мхом (MC), 2) травянистой растительностью (HC), 3) кустарником (CS), 4) основаниями стволов живых деревьев (TC), 5) основаниями стволов стоящих сухих деревьев и пней (SC), 6) стволами лежащих деревьев (LC) и 7) подростом древесных пород (AU) высотой не более 1 м (табл. 1).

Выбранная нами периодичность проведения количественных описаний объясняется тем, что подавляющее число данных характеристик микросреды подвержено незначительным межгодовым флуктуациям, и они отражают ее статические свойства [8]. При отборе микросредовых переменных учитывали их “физические” свойства для рыжей полевки. Исходя из “функциональности” отобранных семи переменных микросреды, все они в целом характеризуют кормозащитные условия местообитаний исследуемого вида. Отмечено, что микросредовые переменные, оценивающие травянистый и кустарниковый покровы, отражают в большей степени кормовые характеристики местообитаний. Наряду с этим признаки, связанные с покрытием участков мхом, живыми деревьями и древесным подростом, характеризуют кормозащитные свойства, но с акцентом на защитный аспект, а в “чистом” виде защитные условия для рыжей полевки обеспечивают характеристики, оценивающие покрытие участков пнями и сухими деревьями [8].

Травянистый ярус в исследуемых нами четырех биотопах в целом однотипен, в его состав входят вейники Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*) и тупочешуйный (*Calamagrostis obtusata*), иван-чай узколистый (*Chamaenerion angustifolium*), которые доминируют в послепожарных сообществах (биотопы I и II). В составе травостоя

**Таблица 1.** Характеристики, используемые для анализа микросреды местообитаний рыжей полевки

Характеристика	Условное обозначение
Площадь участка (м <sup>2</sup> ), покрытая:	
1) мхом	MC
2) травянистой растительностью	HC
3) кустарником	CS
4) стволами живых деревьев	TC
5) стволами стоящих сухих деревьев и пней	SC
6) лежащими стволами деревьев	LC
7) подростом древесных пород, экз/м <sup>2</sup>	AU

биотопа III широко представлена осока большехвостая (*Carex macroura*), встречаются сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), а также хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). В травостое ненарушенного коренного высокотравно-папоротникового пихто-ельника (биотоп IV) доминируют папоротники, среди которых преобладает щитовник (*Dryopteris assimilis*). Кустарниковый подлесок изучаемых биотопов сформирован в основном малиной обыкновенной (*Rubus idaeus*) и сахалинской (*Rubus matsumuranus*), а также шиповником иглистым (*Rosa acicularis*), что обеспечивает благоприятные кормовые условия для рыжей полевки. Малина и шиповник являются доминирующими кустарниками в нарушенных ветровалом и пожарами биотопах I и II; в составе кустарниковой растительности частично нарушенного биотопа III и ненарушенного биотопа IV встречается также жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*).

Состояние древостоя в исследуемых биотопах отличается: в нарушенных сообществах он существенно разрежен. Его состав представлен в основном березой пушистой (*Betula pubescens*) с примесью березы повислой (*Betula pendula*), а также липой (*Tilia cordata*). Древесный полог биотопа III менее разреженный по сравнению с биотопами I и II – наряду с березой и липой в составе древостоя присутствуют ель сибирская (*Picea obovata*) и пихта сибирская (*Abies sibirica*). Подрост этого биотопа представлен в основном березой пушистой, липой, елью и пихтой. Древостой ненарушенного биотопа IV несомкнутый – в его составе ель, пихта и береза пушистая, а также сосна сибирская (*Pinus sibirica*). В первом и втором ярусах древостоя преобладает пихта сибирская.

Известно, что способности рыжей полевки к рытью нор весьма ограничены. Предпочтительными естественными убежищами для этого вида наряду с гнилыми, омшелыми пнями, кучами валенника и вывороченными корнями бурелома являются пустоты под корнями старых живых де-

ревьев, а также прикорневые дупла, где зверьки устраивают несложные жилища [31]. В послепожарных лесных сообществах (биотопы I и II) практически отсутствуют живые взрослые деревья, древостой представлен преимущественно молодыми породами, он существенно разрежен, поэтому его защитная роль для рыжей полевки значительно снижена. Основными укрытиями для грызунов в нарушенных местообитаниях служат пни и лежащие на земле стволы мертвых деревьев (валеж). Кора молодых деревьев может использоваться рыжей полевкой в питании, поэтому древостой в исследуемых нами нарушенных биотопах в большей степени характеризует кормовые условия местообитаний вида. Площадь, занятую живыми, а также сухими деревьями и пнями, оценивали по диаметру ствола, измеряемому у основания на расстоянии не выше 0.5 м от земли. По вычисленным значениям рассчитывали площадь основания каждого ствола и пня в пределах участка, полученные результаты суммировали для оценки общей площади. Площадь покрытия микроучастков стволами упавших мертвых деревьев (валежа) рассчитывали умножением длины и ширины каждого ствола, полученные значения суммировали. В сумме проведено 400 количественных описаний.

Для изучения связи обилия рыжей полевки с характеристиками микросреды (предикторами) использовали множественный регрессионный анализ со стандартизованными частными коэффициентами регрессии  $\beta$ , показывающими, на сколько стандартных отклонений отличается численность вида при изменении средовых переменных на одно стандартное отклонение. Применяли коэффициент детерминации ( $R^2$ ), оценивающий долю объясненной дисперсии. Достоверность уравнений регрессии оценивали по  $F$ -критерию. Анализировали распределение остатков модели множественной регрессии, проверяли предикторы на "нормальность". При отклонении их от нормального распределения проводили процедуру логарифмирования. Парные сравнения значений обилия рыжей полевки в сравниваемых биотопах проводили непараметрическим тестом Манна-Уитни (Mann-Whitney), достоверность полученных отличий оценивали по  $Z$ -критерию.

Биотопическую и хронографическую (межгодовую) изменчивости численности вида и переменных микросреды местообитаний изучали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, где фиксированным фактором являлся "биотоп", в качестве случайного фактора использовали "год". В целях сокращения числа микросредовых переменных для характеристики сравниваемых биотопов применяли факторный анализ. Учитывали значения нагрузок по первым двум факторам —  $F1$  и  $F2$ , суммарная доля дисперсии которых, вносимая в общую изменчивость

микросредовой структуры местообитаний, была наибольшей. Все используемые в работе методы многомерного статистического анализа выполнены в программе "Statistica 6.0" (модули "Основные статистики", "Множественная регрессия", "Непараметрическая статистика и распределение", "ANOVA", "Факторный анализ").

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Дисперсионный анализ микросредовых характеристик четырех сравниваемых биотопов, проведенный по результатам количественных описаний в 2013 и 2017 гг., выявил статистически значимые отличия между всеми переменными, за исключением одной, оценивающей площадь покрытия микроучастков валежом. В целом уровень биотопической изменчивости микросреды местообитаний рыжей полевки был выше хронографической (межгодовой) (табл. 2). Согласно данным исследователей, изучавшим микросредовую структуру ненарушенных местообитаний островной популяции рыжей полевки [8], наибольшей вариабельностью в межгодовом масштабе отличаются переменные, характеризующие травянистый, моховый и кустарниковый покровы, а также покрытие микроучастков пнями и валежом. Наименее изменчива переменная, оценивающая покрытие живыми деревьями, промежуточное значение в этом ряду занимает характеристика, связанная с численностью подроста [8].

При анализе межгодовой изменчивости микросредовых характеристик в нарушенных биотопах (I–III) и ненарушенном местообитании (биотоп IV) нами обнаружено, что наиболее вариабельными оказались переменные, оценивающие покрытие участков мхом ( $MC$ ) и травянистой растительностью ( $HC$ ) (табл. 3). Площадь покрытия кустарником ( $CS$ ) — признак, отражающий в большей степени кормовые условия местообитаний рыжей полевки, в биотопах II–IV не имел межгодовых отличий, статистически значимо он различался по годам в наиболее нарушенном биотопе I. Наименьшей изменчивостью во всех биотопах характеризовались переменные, оценивающие кормозащитные условия микроместообитаний полевки: покрытие стволами живых ( $TC$ ), сухих деревьев и пнями ( $SC$ ). Площадь валежа во всех местообитаниях, за исключением биотопа III, также оказалась наименее изменчивой характеристикой. Численность подроста ( $AU$ ) лишь в ненарушенном биотопе IV имела стабильные межгодовые значения (см. табл. 3).

Дисперсионный анализ изменчивости показателей обилия рыжей полевки выявил высокозначимый уровень биотопических и межгодовых отличий (см. табл. 2). В целом за весь исследуемый период численность населения вида была выше в ненарушенном биотопе, за исключением 2015 г.

**Таблица 2.** Двухфакторный дисперсионный анализ биотопической и хронографической изменчивости микро-средовых характеристик местообитаний рыжей полевки на территории Висимского заповедника

Обозначение характеристик	Источник изменчивости	<i>df</i>	Сумма квадратов	Средний квадрат	<i>F</i> -критерий	Уровень значимости, <i>p</i>
<i>MC</i>	Биотоп	3	288.51	96.17	41.37	<0.01
	Год	1	144.48	144.48	62.16	<0.01
	Биотоп × год	3	41.62	13.87	5.97	<0.01
	Внутригрупповая	392	911.17	2.32		
	Общая	399	1385.78			
<i>HC</i>	Биотоп	3	183.06	61.02	13.83	<0.01
	Год	1	64.88	64.88	14.71	<0.01
	Биотоп × год	3	225.17	75.06	17.01	<0.01
	Внутригрупповая	392	1729.51	4.41		
	Общая	399	2202.62			
<i>CS</i>	Биотоп	3	77.46	25.82	32.30	<0.01
	Год	1	0.03	0.03	0.04	ns
	Биотоп × год	3	1.86	0.62	0.77	ns
	Внутригрупповая	392	313.40	0.80		
	Общая	399	392.75			
<i>TC</i>	Биотоп	3	0.45	0.15	56.11	<0.01
	Год	1	0.004	0.004	1.43	ns
	Биотоп × год	3	0.007	0.002	0.93	ns
	Внутригрупповая	392	1.04	0.003		
	Общая	399	1.50			
<i>SC</i>	Биотоп	3	0.12	0.04	17.32	<0.01
	Год	1	0.0009	0.0009	0.43	ns
	Биотоп × год	3	0.005	0.002	0.77	ns
	Внутригрупповая	392	0.87	0.002		
	Общая	399	0.99			
<i>LC</i>	Биотоп	3	1.13	0.38	1.04	ns
	Год	1	0.08	0.08	0.23	ns
	Биотоп × год	3	3.21	1.07	2.97	<0.05
	Внутригрупповая	392	141.03	0.36		
	Общая	399	145.45			
<i>AU</i>	Биотоп	3	763.09	254.36	8.80	<0.01
	Год	1	1759.80	1759.80	60.84	<0.01
	Биотоп × год	3	2002.53	667.51	23.08	<0.01
	Внутригрупповая	392	11339.02	28.93		
	Общая	399	15864.44			
Обилие	Биотоп	3	31.98	10.66	21.91	<0.01
	Год	6	49.32	8.22	16.90	<0.01
	Биотоп × год	18	18.76	1.04	2.14	<0.01
	Внутригрупповая	1372	667.54	0.49		
	Общая	1399	767.60			

**Таблица 3.** Межгодовая динамика микросредовых характеристик местообитаний рыжей полевки в биотопах (I–IV) Висимского заповедника

Обозначение характеристик	2013 г.		2017 г.		Уровень значимости, $p$
	$\bar{X} \pm SE$	$S$	$\bar{X} \pm SE$	$S$	
	Биотоп I				
<i>MC</i>	0.89 ± 0.19	1.31	0.02 ± 0.01	0.08	***
<i>HC</i>	5.47 ± 0.32	2.27	6.68 ± 0.35	2.45	**
<i>CS</i>	0.21 ± 0.06	0.39	0.43 ± 0.07	0.51	**
<i>TC</i>	0.003 ± 0.001	0.01	0.007 ± 0.001	0.01	ns
<i>SC</i>	0.004 ± 0.002	0.02	0.01 ± 0.005	0.04	ns
<i>LC</i>	0.77 ± 0.09	0.65	0.75 ± 0.09	0.66	ns
<i>AU</i>	0.11 ± 0.03	0.24	1.28 ± 0.13	0.90	***
	Биотоп II				
<i>MC</i>	2.52 ± 0.31	2.22	0.02 ± 0.01	0.099	***
<i>HC</i>	6.49 ± 0.24	1.72	5.49 ± 0.25	1.77	***
<i>CS</i>	0.66 ± 0.17	1.23	0.75 ± 0.14	0.99	ns
<i>TC</i>	0.004 ± 0.001	0.009	0.005 ± 0.002	0.01	ns
<i>SC</i>	0.007 ± 0.003	0.018	0.009 ± 0.003	0.02	ns
<i>LC</i>	0.78 ± 0.10	0.73	0.55 ± 0.06	0.45	ns
<i>AU</i>	0.16 ± 0.04	0.29	0.49 ± 0.095	0.67	***
	Биотоп III				
<i>MC</i>	1.26 ± 0.24	1.69	0.71 ± 0.13	0.92	**
<i>HC</i>	5.71 ± 0.33	2.35	3.22 ± 0.27	1.92	***
<i>CS</i>	0.24 ± 0.06	0.43	0.13 ± 0.04	0.26	ns
<i>TC</i>	0.08 ± 0.02	0.07	0.06 ± 0.006	0.04	ns
<i>SC</i>	0.02 ± 0.006	0.04	0.03 ± 0.006	0.05	ns
<i>LC</i>	0.69 ± 0.07	0.47	0.94 ± 0.09	0.67	**
<i>AU</i>	0.49 ± 0.05	0.38	0.67 ± 0.07	0.46	**
	Биотоп IV				
<i>MC</i>	3.29 ± 0.31	2.17	2.17 ± 0.25	1.79	***
<i>HC</i>	7.15 ± 0.26	1.85	5.16 ± 0.29	2.11	***
<i>CS</i>	1.33 ± 0.17	1.24	1.27 ± 0.19	1.32	ns
<i>TC</i>	0.081 ± 0.01	0.084	0.07 ± 0.01	0.08	ns
<i>SC</i>	0.05 ± 0.01	0.09	0.05 ± 0.008	0.06	ns
<i>LC</i>	0.66 ± 0.07	0.47	0.78 ± 0.09	0.62	ns
<i>AU</i>	0.47 ± 0.08	0.54	0.47 ± 0.07	0.51	ns

Примечание.  $\bar{X}$  – среднее значение микросредового параметра,  $SE$  – стандартная ошибка средней,  $S$  – стандартное отклонение; уровни значимости статистик от нуля: ns –  $p > 0.1$ ; \* –  $p < 0.1$ ; \*\* –  $p < 0.05$ ; \*\*\* –  $p < 0.01$ .

(рис. 1). Парное сравнение показателей обилия по критерию Манна-Уитни выявило достоверные различия между наиболее нарушенным и ненарушенным местообитаниями (биотопы I и IV соответственно) за весь исследуемый период. Исключение составили 2013 и 2019 гг., отличающиеся низким уровнем населения рыжей полевки во всех сравниваемых биотопах (табл. 4). Между биотопами I, II и III численность вида статистически

значимо различалась лишь в 2015 г., а в 2017 г. – в наиболее (биотоп I) и частично (биотоп III) нарушенных местообитаниях (см. табл. 4). Во всех сравниваемых биотопах в 2018 и 2021 гг. численность вида характеризовалась нулевыми значениями, а в биотопе III и в 2015 г. (см. рис. 1). В многолетней популяционной динамике населения рыжей полевки 2017 г. выделяется по характеру распределения численности в отличающихся

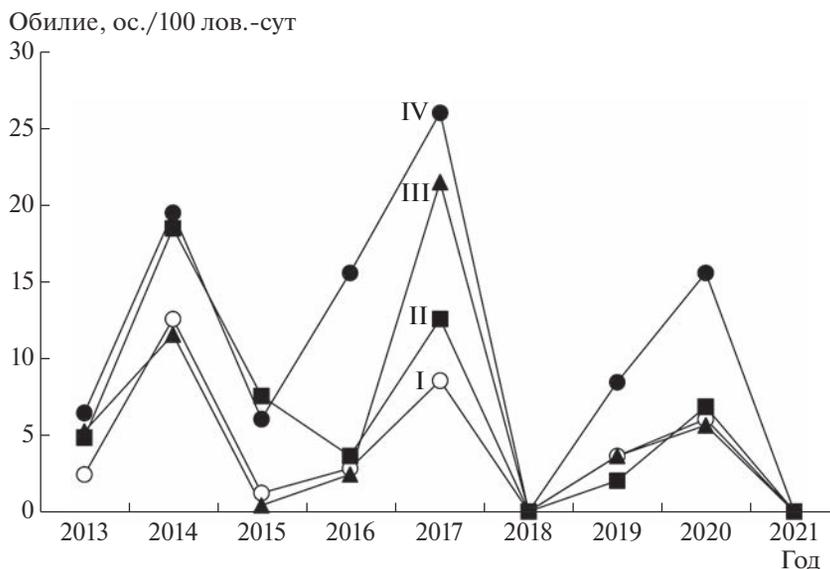


Рис. 1. Многолетнее изменение обилия рыжей полевки в биотопах (I–IV) Висимского заповедника.

биотопических условиях: показатели расположе- ны по возрастанию от наиболее нарушенного (биотоп I) к ненарушенному (биотоп IV) (см. рис. 1). Ранее нами при анализе действия средовых фак- торов на население бурозубок в этом же районе Висимского заповедника было показано [40], что по значениям средней температуры и суммы осадков весенне-летнего сезона 2017 г. характери- зовался как относительно благоприятный. Выяв- ленные статистически значимые отличия уровня обилия рыжей полевки в сравниваемых место- обитаниях в сходных макросредовых (погодных) условиях этого года, очевидно, могут быть объяс- нены биотопическими отличиями микросредо- вой структуры.

Факторный анализ структуры микросреды че- тырех биотопов показал, что наибольший вклад в ее изменчивость вносят два первых фактора (*F1* и

*F2*) – суммарно он составил 42.5–54.0% (табл. 5). В биотопах I–III доля объясненной дисперсии по этим двум выделенным факторам принадлежит переменным, оценивающим кормозащитные условия микроместообитаний, а в биотопе IV – переменным, характеризующим преимуществен- но кормовые условия.

Наибольшим микросредовым своеобразием от- личался биотоп III, в котором доля объясненной дисперсии переменных по двум первым факторам превышала 50% (54.5 и 51.6% в 2013 и 2017 гг. соот- ветственно), что отличает данное местообитание рыжей полевки от трех других биотопов. Предпо- ложительно особенность микросредовой обста- новки в биотопе III, в котором число значимых по вкладу переменных оказалось максимальным, можно объяснить более высокой гетерогенно- стью среды данного местообитания, частично на-

Таблица 4. Результаты попарных сравнений по тесту Манна-Уитни обилия рыжей полевки в биотопах (I–IV) Висимского заповедника

Биотоп	Год						
	2013	2014	2015	2016	2017	2019	2020
	<i>Z</i> ( <i>p</i> )						
I, II	–0.73 (ns)	–1.48 (ns)	–1.73*	–0.34 (ns)	–0.50 (ns)	0.66 (ns)	–0.63 (ns)
I, III	–0.41 (ns)	–0.39 (ns)	0.34 (ns)	0.17 (ns)	–2.19**	–0.14 (ns)	–0.28 (ns)
I, IV	–0.62 (ns)	–2.12**	–1.58*	–3.24***	–3.16***	–0.08 (ns)	–2.63***
II, III	0.28 (ns)	1.13 (ns)	2.07**	0.51 (ns)	–1.59 (ns)	–0.82 (ns)	0.37 (ns)
II, IV	0.06 (ns)	–0.65 (ns)	0.09 (ns)	–2.97***	–2.46**	–1.70*	–2.12**
III, IV	–0.20 (ns)	–1.83*	–1.91*	–3.38***	–0.87 (ns)	–0.96 (ns)	–2.47**

Примечание. Уровни значимости *Z*-критерия от нуля: ns –  $p > 0.1$ ; \* –  $p < 0.1$ ; \*\* –  $p < 0.05$ ; \*\*\* –  $p < 0.01$ .

**Таблица 5.** Факторные нагрузки переменных микросреды местообитаний рыжей полевки в биотопах (I–IV) Висимского заповедника

Обозначение характеристик	Год	Биотоп							
		I		II		III		IV	
		<i>F1</i>	<i>F2</i>	<i>F1</i>	<i>F2</i>	<i>F1</i>	<i>F2</i>	<i>F1</i>	<i>F2</i>
<i>MC</i>	2013	–0.043	–0.560	<b>0.811</b>	0.0001	<b>0.860</b>	0.054	–0.205	0.666
	2017	–0.379	–0.243	0.239	–0.675	<b>0.866</b>	0.084	0.590	0.157
<i>HC</i>	2013	<b>–0.711</b>	0.198	0.077	<b>–0.891</b>	–0.191	<b>–0.803</b>	–0.655	–0.078
	2017	<b>0.879</b>	–0.149	<b>0.757</b>	–0.173	–0.377	<b>–0.765</b>	0.077	0.699
<i>CS</i>	2013	0.199	–0.546	0.207	0.536	0.533	–0.493	<b>–0.795</b>	–0.078
	2017	–0.125	0.664	0.044	–0.644	0.350	–0.493	0.175	0.647
<i>TC</i>	2013	0.479	0.382	–0.393	0.288	–0.383	0.225	0.456	–0.436
	2017	<b>–0.801</b>	–0.196	<b>–0.775</b>	0.0785	–0.395	0.251	–0.650	0.005
<i>SC</i>	2013	–0.040	<b>–0.714</b>	0.106	0.479	0.467	0.454	–0.032	0.545
	2017	0.078	0.574	0.173	0.462	0.415	0.219	0.286	–0.412
<i>LC</i>	2013	–0.423	0.399	<b>0.877</b>	0.029	<b>0.797</b>	0.064	0.110	0.616
	2017	0.343	0.467	0.185	0.471	<b>0.865</b>	–0.060	0.678	–0.114
<i>AU</i>	2013	<b>0.736</b>	0.122	–0.569	0.255	–0.109	<b>0.749</b>	<b>0.750</b>	–0.381
	2017	0.009	0.632	–0.683	–0.198	–0.322	0.683	<b>–0.710</b>	–0.469
$\sigma$	2013	1.50	1.48	1.97	1.46	2.07	1.71	1.89	1.47
	2017	1.70	1.51	1.76	1.38	2.19	1.42	1.85	1.33
$\Delta\sigma, \%$	2013	21.41	21.18	28.07	20.87	29.60	24.45	26.95	20.96
	2017	24.23	21.53	25.20	19.71	31.36	20.24	26.49	19.07

Примечание.  $\sigma$  – дисперсия,  $\Delta\sigma$  – доля объясненной дисперсии. Полужирным шрифтом выделены переменные, статистически значимые на уровне  $p < 0.05$ .

рушенного ветровалом и пожаром. Как было отмечено выше, в этом биотопе в 2017 г. уровень обилия населения рыжей полевки характеризовался наиболее высокими значениями за весь период наблюдений, как и в биотопе IV (см. рис. 1). Уровень изменчивости микросредовой структуры наиболее нарушенного местообитания (биотоп I) в 2013 г. (через три года после повторного пирогенного нарушения) оказался наименьшим (42.6%) (см. табл. 5), что, возможно, объясняется снижением гетерогенности микросреды, наблюдающимся на ранних стадиях восстановительных сукцессий в дважды пирогенно нарушенном лесном сообществе. Значимым вкладом в микросредовую структуру биотопа I в этот период характеризовались переменные, оценивающие площадь покрытия участков травянистой растительностью и подростом.

На более поздних стадиях постпирогенного восстановления, в 2017 г., существенный вклад в изменчивость структуры наиболее нарушенного биотопа вносила переменная, характеризующая площадь покрытия основаниями стволов живых деревьев (см. табл. 5). Наряду с этим значимым вкладом отличались характеристики, определяю-

щие защитные условия местообитаний рыжей полевки: площадь покрытия валежом в биотопе II в 2013 г. и в оба года – в биотопе III. Изменчивость микросредовой структуры ненарушенного биотопа IV в 2013 г. существенно определяла переменная, связанная с площадью кустарника, а в 2013 и 2017 гг. – с численностью подроста (см. табл. 5). Площадь кустарниковой растительности в биотопе IV имела более высокие значения по сравнению с нарушенными биотопами I–III, а в биотопе I наиболее высокими показателями численности отличался древесный подрост (рис. 2), что характерно для лесных сообществ с разреженным древостоем. Известно, что подрост характеризует метаболизм экосистемы, он является показателем благополучия леса, его нормального состояния и жизнеспособности. Наличие подроста древесных пород под пологом – главный фактор непрерывного существования леса, так как жизнестойкость растительного сообщества определяется его способностью восстанавливать численность популяций, заменяя новыми погибшие экземпляры. Наиболее обилён подрост в тех участках леса, где древесный ярус разрежен [41].

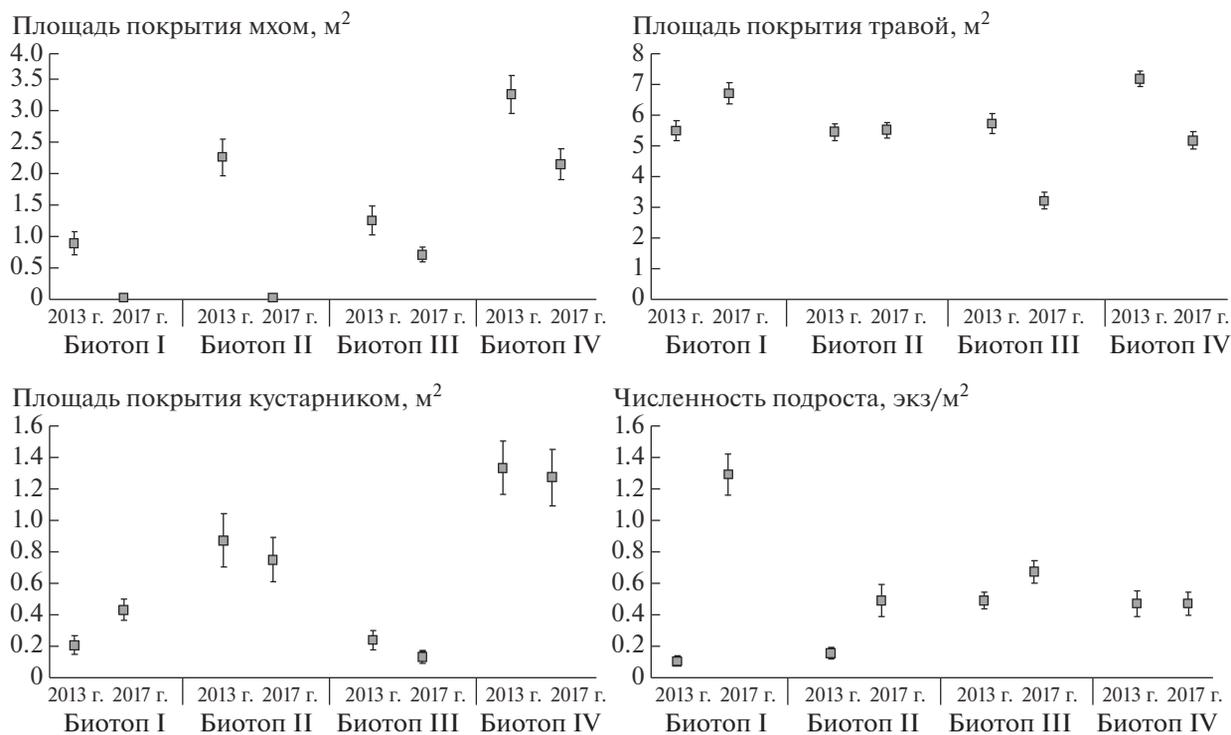


Рис. 2. Динамика микросредовых характеристик биотопов (I–IV) Висимского заповедника.

Анализ связи обилия рыжей полевки с характеристиками микросреды показал, что в нарушенном биотопе II особи вида в наименьшей степени связаны с микросредовой структурой. Статистически значимая связь обнаружена лишь в 2019 г. с переменной, оценивающей площадь покрытия участков основаниями стволов живых деревьев (*ТС*) (табл. 6, 7). В наиболее нарушенном биотопе I грызуны в 2013 г. также предпочитали участки, покрытые живыми деревьями (*ТС*) и валяжом (*LC*), а в 2019 гг. обилие вида было значимо связано с травянистым (*НС*) и моховым (*МС*) покрытием микроучастков. В 2016 и 2017 гг. полевки были “привязаны” к участкам, покрытым мхом, а в 2013 г. в биотопе III они предпочитали улучшенные защитные условия среды, которые обеспечивали стоящие сухие деревья и пни (*SC*), и микроместообитания с более благоприятными кормовыми условиями — наличием кустарниковой растительности (*CS*). В 2020 г. в этом биотопе обилие рыжей полевки было также связано с кустарником. Таким образом, в биотопах с разной степенью нарушения рыжая полевка предпочитала участки с улучшенными кормозащитными условиями.

В ненарушенном местообитании численность вида оказалась тесно связанной с переменными микросреды, оценивающими преимущественно кормовые условия. В 2013, 2015 и 2017 гг. полевки предпочитали микроучастки с кустарниковой

растительностью (см. табл. 6, 7). На примере островной популяции рыжей полевки было показано [8], что выбор характеристик микросреды этим видом отличается на разных фазах его популяционной динамики. Мы также выявили тесную связь вида с микросредовым окружением на разных фазах динамики численности, но лишь в условиях ненарушенной среды биотопа IV. Оказалось, что в этом местообитании рыжая полевка предпочитает участки с преобладанием кустарника как на фазе низкого уровня обилия населения в 2013 и 2015 гг., так и на пике его численности в 2017 г. (см. табл. 6, 7). Как было отмечено выше, данная микросредовая характеристика отличается низкой межгодовой изменчивостью в биотопах II–IV (см. табл. 3). Однако только в ненарушенном местообитании обнаружена связь обилия рыжей полевки с данным микросредовым параметром при разном уровне ее населения (см. табл. 7). Покрытие участков мхом — характеристика среды, не являющаяся предпочтительной для рыжей полевки, но, вероятно, в комплексе с другими микросредовыми показателями определяющая благоприятные условия для обитания вида. Данная характеристика отличалась высокими значениями в ненарушенном биотопе наряду с переменной микросреды, оценивающей площадь покрытия участков кустарниковой растительностью (см. рис. 2).

**Таблица 6.** Уровни значимости отличий от нуля стандартизированных коэффициентов регрессии ( $\beta_{MC}-\beta_{AU}$ ) обилия рыжей полевки на микросредовые переменные ( $MC-AU$ ) в биотопах (I–IV) Висимского заповедника

Биотоп	Коэффициент регрессии						
	$\beta_{MC}$	$\beta_{HC}$	$\beta_{CS}$	$\beta_{TC}$	$\beta_{SC}$	$\beta_{LC}$	$\beta_{AU}$
2013 г.							
I	ns	ns	ns	**	ns	***	ns
II	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
III	ns	ns	**	ns	***	ns	ns
IV	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
2014 г.							
I	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
II	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
III	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
IV	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
2015 г.							
I	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
II	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
III	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
IV	**	ns	**	ns	ns	ns	ns
2016 г.							
I	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
II	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
III	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
IV	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
2017 г.							
I	***	ns	ns	ns	ns	ns	**
II	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
III	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
IV	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns
2019 г.							
I	**	***	ns	ns	ns	ns	ns
II	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns
III	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
IV	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
2020 г.							
I	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
II	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
III	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
IV	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Примечание. Уровни значимости статистик от нуля: ns –  $p > 0.1$ ; \* –  $p < 0.1$ ; \*\* –  $p < 0.05$ ; \*\*\* –  $p < 0.01$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования позволяют констатировать, что в ряду факторов, влияющих на “успешность существования” рыжей

полевки в разных биотопических условиях, в первую очередь таких, как уровень численности населения вида и микросредовая структура его местообитаний, последний играет важную роль. Анализ уровня значений обилия – важной информативной характеристики, отражающей степень “экологического благополучия” вида в природной среде, показал, что наиболее благоприятные условия для успешного существования рыжей полевки на исследуемой охраняемой территории Среднего Урала складываются в ненарушенном внешними неблагоприятными воздействиями биотопе, где вид преобладает по численности.

В условиях биотопической неоднородности, вызванной последствиями природных катастрофических явлений, обилие рыжей полевки детерминировано разными микросредовыми параметрами. В нарушенных местообитаниях особи вида в большей степени привязаны к участкам с улучшенными защитными условиями, а в ненарушенной биотопической среде наблюдается “отклик” численности рыжей полевки на микросредовые переменные, характеризующие кормовые условия местообитаний. Уровень значений показателей, оценивающих пищевые ресурсы вида в отличающихся биотопах – покрытие участков травянистой и кустарниковой растительностью, в целом выше в ненарушенных местообитаниях, что, несомненно, влияет на выбор рыжей полевкой среды местообитаний.

Таким образом, на основе полученных результатов можно заключить, что наиболее предпочтительными для рыжей полевки на территории Висимского заповедника являются условия среды ненарушенного биотопа. Этот вывод обусловлен высоким уровнем обилия и его тесной связью при разном уровне численности населения с микросредовыми параметрами, оценивающими преимущественно кормовые условия местообитаний вида.

Выявленные особенности выбора среды рыжей полевкой, предпочитающей условия ненарушенного биотопа с сохранившимся древостоем условиям более осветленных местообитаний в пирогенно нарушенных разреженных лесных сообществах, не вполне согласуются с классическими литературными данными [30]. Полученные нами результаты лишь подтверждают предположение о возможном проявлении в нестабильных условиях среды неизвестных ранее в норме экологических, в том числе пищевых и поведенческих, реакций фоновых видов на изменение условий обитания [20].

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000091-2.

Автор выражает искреннюю благодарность старшим научным сотрудникам Висимского го-

**Таблица 7.** Результаты множественного регрессионного анализа связи обилия рыжей полевки (зависимой переменной) с микросредовыми характеристиками (предикторами) биотопов I–IV

Год	Уровень обилия, ос/100 лов.-сут	Уравнение регрессии	$R^2$	$F$	$p$
Биотоп I					
2013	2.4	$Y = -0.047 + 8.090X_{TC} + 0.177X_{LC}$	0.463	6.43	<0.01
2016	2.8	$Y = 0.114 + 1.42X_{MC}$	0.290	4.40	<0.05
2017	8.5	$Y = 0.793 - 0.101X_{HC} + 0.172X_{LC}$	0.494	7.58	<0.01
2019	3.2	$Y = 0.656 + 1.928X_{MC} - 0.069X_{HC}$	0.514	5.49	<0.05
Биотоп II					
2019	2.0	$Y = 0.596 + 38.93X_{TC}$	0.369	7.59	<0.01
Биотоп III					
2013	5.2	$Y = 0.042 + 6.632X_{SC} + 0.448X_{CS}$	0.485	7.25	<0.01
2020	5.6	$Y = 0.137 + 1.08X_{CS}$	0.522	17.97	<0.01
Биотоп IV					
2013	6.4	$Y = -0.021 + 0.256X_{CS}$	0.399	9.09	<0.01
2015	6.0	$Y = 0.369 + 0.137X_{SC} - 0.076X_{MC}$	0.382	4.02	<0.05
2017	26.0	$Y = 0.670 + 0.290X_{CS}$	0.353	6.83	<0.05

Примечание. В таблицу включены модели, показывающие статистически значимую связь обилия рыжей полевки с микросредовыми переменными.

сударственного природного биосферного заповедника Р.З. Сибгатуллину и Н.В. Беляевой за постоянную поддержку в работе и помощь в геоботанических описаниях, а также И.Ф. Вурдовой и В.Д. Араповой за помощь в проведении полевых исследований.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hodara K., Busch M. Patterns of macro and microhabitat use of two rodent species in relation to agricultural practices // *Ecol. Res.* 2010. V. 25. № 1. P. 113–121.
- Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных млекопитающих // *Зоол. журн.* 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1470–1486.
- Шварц С.С. Популяционная структура вида // *Зоол. журн.* 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1456–1469.
- Torre I., Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range // *Acta Theriol.* 2008. V. 53. P. 241–250.
- Андреева Т.А., Окулова Н.М. Экологические предпочтения лесных полевков // *Экология.* 2009. № 2. С. 149–154.
- Mohammadi S. Microhabitat selection by small mammals // *Advances in Biological Research.* 2010. V. 4. № 5. P. 283–287.
- Villanueva-Hernández A.I., Delgado-Zamora D.A., Heynes-Silerio S.A. et al. Habitat selection by rodents at the transition between the Sierra Madre Occidental and the Mexican Plateau, México // *J. Mammal.* 2017. V. 98. № 1. P. 293–301.
- Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // *Экология.* 1995. № 1. С. 35–45.
- Rosenzweig M.L. A theory of habitat selection // *Ecology.* 1981. V. 62. № 2. P. 327–335.
- Morris D.W. Test of density-dependent habitat selection in a patchy environment // *Ecol. Monogr.* 1987. V. 57. № 4. P. 269–281.
- Falkenberg J.C., Clarke J.A. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks // *J. Mammal.* 1998. V. 79. № 2. P. 558–568.
- Drickamer L.C. Microhabitat preferences of two species of deer mice *Peromyscus* in a northeastern United States deciduous hard wood forest // *Acta Theriol.* 1990. V. 35. P. 241–252.
- Johannesen E., Mauritzen M. Habitat selection of grey-sided voles and bank voles in two subalpine populations in southern Norway // *Ann. Zool. Fenn.* 1999. V. 36. P. 215–222.
- Johannesen E., Brudevoll J., Jenstadt M. et al. Behavioural dominance of grey-sided voles over bank voles in dyadic encounters // *Ann. Zool. Fenn.* 2002. V. 39. P. 43–47.
- Trebatická L., Sundell J., Tkadlec E. et al. Behavior and resource use of two competing vole species under shared predation risk // *Oecologia.* 2008. V. 157. P. 707–715.
- Morris G.J., Hostetler A., Oli M.K. et al. Effects of predation, fire, and supplemental feeding on populations of two species of *Peromyscus* mice // *J. Mammal.* 2011. V. 92. P. 934–944.

17. *Letnic M., Tischler M., Gordon C.* Desert small mammal responses to wildfire and predation in the aftermath of a La Niña driven resource pulse // *Austral. Ecology*. 2013. V. 38. P. 841–849.
18. *Novillo A., Cuevas M.F., Ojeda A.A.* et al. Habitat selection and coexistence in small mammals of the southern Andean foothills (Argentina) // *Mamm. Res.* 2017. V. 62. P. 219–227.
19. *Magnusson M., Samelius G., Hörnfeldt B.* et al. Diet shift in bank voles induced by competition from grey-sided voles? // *Integrative Zoology*. 2019. V. 14. P. 376–382.
20. *Шилова С.А., Неронов В.В., Касаткин М.В.* и др. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов // *Успехи совр. биол.* 2007. Т. 127. № 4. С. 372–386.
21. *Кулешова Л.В.* Экологические и зоогеографические аспекты воздействия пожаров на лесных птиц и млекопитающих // *Зоол. журн.* 1981. Т. 60. Вып. 10. С. 1542–1552.
22. *Dueser R.D., Porter J.H.* Habitat use by insular small mammals relative effects of competition and habitat structure // *Ecology*. 1986. V. 67. № 1. P. 195–201.
23. *Hengriques R.P.B., Bizerril M.X.A., Palma A.R.T.* Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in Central Brazil // *Mammalia*. 2000. V. 64. № 2. P. 173–185.
24. *Истомин А.В.* Влияние ветровалов на динамику сообществ мелких млекопитающих в естественных лесах южной тайги // *Вестн. МГУ. Лесной вестн.* 2009. № 1. С. 196–201.
25. *Lee E.J., Rhim S.G., Son S.H.* et al. Differences in small-mammal and stand structures between unburned and burned pine stands subjected to two different post-fire silvicultural management practices // *Ann. Zool. Fenn.* 2012. V. 49. № 3. P. 129–138.
26. *Zwolak R., Pearson D.E., Ortega Y.K.* et al. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal // *Can. J. Zool.* 2012. V. 90. P. 51–60.
27. *Fordyce A., Hradsky B.A., Ritchie E.G.* et al. Fire affects microhabitat selection, movement patterns, and body condition of an Australian rodent (*Rattus fuscipes*) // *J. Mammal.* 2016. V. 97. № 1. P. 102–111.
28. *Садыков О.Ф., Большаков В.Н., Баженов А.В.* Пространственная структура популяций лесных полевок // *Экология*. 1984. № 4. С. 58–64.
29. *Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
30. *Громов И.М., Ербаева М.А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН, 1995. 522 с.
31. Европейская рыжая полевка / А.А. Аристов и др. М.: Наука, 1981. 352 с.
32. *Ивантер Э.В.* Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 770 с.
33. *Geuse P.* Spatial microhabitat of bank voles and wood mice in a forest in central Belgium // *Acta Zool. Fenn.* 1985. V. 173. P. 61–64.
34. *Mazurkiewicz M.* The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations // *Acta Theriol.* 1986. V. 31. P. 55–69.
35. *Mazurkiewicz M.* Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands // *Acta Theriol.* 1991. V. 36. P. 207–227.
36. *Mazurkiewicz M.* Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats // *Acta Theriol.* 1994. V. 39. P. 113–126.
37. *Miklos P., Ziak D.* Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest // *Folia Zool.* 2002. V. 51. № 4. P. 275–288.
38. *Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В.* Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) микро-местообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды // *Вестн. Томского гос. ун-та. Биология*. 2014. № 4 (28). С. 88–107.
39. *Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А.* Млекопитающие Свердловской области: справочник-определитель. Екатеринбург, 2000. 240 с.
40. *Лукьянова Л.Е., Ухова Н.Л., Ухова О.В., Городилова Ю.В.* Население обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) и кормообеспеченность ее местообитаний в экологически контрастной среде // *Экология*. 2021. № 4. С. 298–311.
41. *Чертовской В.Г.* Таежное лесоводство. М.: Лесная пром-сть, 1974. 232 с.

## ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО ХАРИУСА В УСЛОВИЯХ ОГРАНИЧЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

© 2023 г. Э. И. Бознак<sup>а</sup>, \*, А. Б. Захаров<sup>а</sup>, В. И. Пономарев<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии Коми научного центра УрО РАН,  
Россия 167982 Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

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

Поступила в редакцию 21.10.2021 г.

После доработки 15.08.2022 г.

Принята к публикации 17.08.2022 г.

Дана сравнительная оценка состояния популяций хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) двух уральских притоков р. Печора. Группировка хариуса р. Щугор (территория национального парка “Югд ва”) сохранилась в удовлетворительном состоянии с минимальными сдвигами популяционных характеристик. В р. Большая Сыня, охраняемой только в истоках, у хариуса наблюдается снижение максимального возраста (до 7+), доли повторно нерестившихся особей (4.0–4.8%) и рост коэффициента общей смертности. Ухудшение состояния популяции хариуса р. Большая Сыня обусловлено интенсивным нелегальным ловом рыбы. Отмечено, что в условиях ограниченных исходных данных более универсальным подходом оценки является использование комплекса традиционных показателей, тогда как метод LBI-индикаторов имеет лишь ограниченное применение.

**Ключевые слова:** европейский хариус, уральские притоки Печоры, особо охраняемые природные территории, возрастная структура, линейный рост, половое созревание, состояние популяции

**DOI:** 10.31857/S0367059723010043, **EDN:** GZGTGE

Многоплановая и усиливающаяся с годами деятельность человека неизбежно сказывается на состоянии водных экосистем и их биологических ресурсов [1–3]. Помимо непосредственного нарушения естественного гидрологического режима и техногенного загрязнения водоемов, значительно возрастает и пресс рыболовства (в том числе и незаконного). Объем последнего нередко значительно превосходит масштабы официального промышленного вылова [4] и приводит к многократному снижению численности многих лососеобразных рыб [5, 6]. Необходимой составляющей деятельности, направленной на охрану и восстановление рыбных ресурсов, является оценка состояния популяций рыб, подверженных разнотипным воздействиям.

На Европейском Северо-Востоке России расположен один из крупнейших в России и Европе национальный парк “Югд ва”. Статус особо охраняемой природной территории (ООПТ), труднодоступность и удаленность от крупных населенных пунктов способствовали сохранению большинства водных объектов, расположенных на этой территории, в практически ненарушенном состоянии [7]. По этим же причинам здесь, за редким исключением, фактически не проводились и систематические мониторинговые наблю-

дения [8, 9]. Основным антропогенным фактором, воздействующим на рыб, считается любительское рыболовство, имеющее на всей территории национального парка незаконный характер. Европейский хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) в горных и полугорных реках Урала является доминантом, определяющим облик рыбного населения [10]. Этот вид рыб испытывает и основной пресс рыболовства.

Оценка состояния популяций рыб обычно основана на расчетах величины запаса. Этот метод хорошо себя оправдывает при наличии организованного промысла с налаженной системой получения достоверной информации. При отсутствии таких данных могут использоваться производственные модели либо применяются эмпирические, трендовые или другие приближенные методы [11]. В горных и полугорных реках применение сетных орудий на всех биотопах лова сильно затруднено. В связи с этим практически единственным способом описать состояние популяции хариуса является анализ размерно-возрастного состава и биологических показателей рыб, отловленных при помощи крючковых снастей. Подобные материалы, собранные в течение ряда лет, хотя и с некоторыми оговорками, позволяют оценить изменение таких популяционных характеристик, как возрастная

структура, характер роста, сроки наступления половозрелости и коэффициент смертности.

Другим подходом, часто используемым для оценки состояния стада рыб в условиях дефицита информации, является расчет индикаторов, основанных на анализе размерно-возрастной структуры уловов [12–14]. Считается, что такие индикаторы (LBI) отражают воздействие размерно-селективного рыболовства, а применение их комплекса обеспечивает разностороннюю оценку состояния эксплуатируемой группировки рыб [15, 16]. Данный подход широко применяется при описании состояния эксплуатируемых популяций рыб и регулирования их промысловых запасов [17–19].

Цель настоящей работы – на основе разных подходов оценить состояние популяций европейского хариуса, обитающего в двух уральских притоках бассейна р. Печора (реки Шугор и Большая Сыня), различающихся по степени охраны и антропогенной нагрузки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сборы хариуса выполнены в летние периоды 1986–2016 гг. на участке среднего течения р. Шугор в районе урочища “Средние Ворота” (64°21'15" с.ш., 58°17'45" в.д.). Работы на р. Большая Сыня проведены в июле 2002 г. Река Шугор – крупный правый приток р. Печоры, ее длина составляет 300 км, площадь водосбора – 9660 км<sup>2</sup>. Бассейн р. Шугор целиком относится к территории национального парка “Югыд ва”. Река Большая Сыня (длина около 250 км, площадь водосбора 4040 км<sup>2</sup>) [20] лишь в верхнем течении (около 70 км) протекает по территории ООПТ.

Реки Шугор и Большая Сыня являются типичными уральскими водотоками. В горной полосе на перекатах и порогах скорость течения достигает 2–2.5 м/с, на плесах и ямах среднего и нижнего участков рек течение замедляется до 0.3–0.6 м/с. Глубина обычно не превышает 1–1.5 м, но на отдельных ямах достигает 4–8 м. Грунт на всем протяжении русла р. Шугор и в верхнем и среднем течении р. Большая Сыня галечниково-валунный. Берега рек большей частью поросшие смешанным лесом с елью, пихтой, обыкновенной и сибирской сосной, нередко образуются известняковые скалы, а в нижнем течении водотоков – многочисленные острова и протоки.

Отлов рыбы проводили при помощи крючковых снастей (спиннинг, поплавочная удочка, кораблик). При отлове хариуса в условиях горных рек крючковые орудия по сравнению с порядками ставных сетей обладают близкой [21], а порой и более низкой [8] селективностью. В любом случае сравнение данных, собранных с использованием одних и тех же орудий лова, позволяет до-

статочно точно описать изменения, происходящие в исследуемой популяции.

Сбор материала осуществляли в летний период на сходных биотопах обеих рек (перекаты и глубокие плесы со скоростью течения 1.5–2 м/с). Все выловленные рыбы (935 экз.) были подвергнуты биологическому анализу по стандартной методике [22]. Длину тела рыб (по Смитту) измеряли с точностью до 1 мм, массу – с точностью до 1 г. У отловленных рыб при вскрытии определяли пол и стадию зрелости гонад. Чешую для определения возраста собирали под спинным плавником из первых двух чешуйных рядов над боковой линией. Анализ роста рыб выполнен методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Э. Леа [23]. Для снижения погрешностей, возникающих при определении возраста и оценке роста, все измерения выполнены одним оператором.

Для оценки состояния группировок хариуса рек Шугор и Большая Сыня использовали традиционные параметры, применяемые при описании популяций рыб: возрастную структуру контрольных уловов, коэффициент общей смертности [24], определяемый как тангенс угла наклона нисходящей ветви кривой улова [25], а также показатель скорости линейного и весового роста рыб.

Скорость роста определена на основании уравнения степенной зависимости:

$$L_t = m_L \times t^{k_L},$$

где  $L_t$  – длина рыб в возрасте  $t$ ;  $m_L$ ,  $k_L$  – коэффициенты [26].

Дополнительно рассчитан комплекс индикаторов, основанных на размерной (размерно-возрастной) структуре уловов (LBI), активно применяемых для оценки состояния эксплуатируемых стад морских, пресноводных и проходных видов рыб в условиях дефицита исходной информации [18, 27–29]: отношение средней длины 5% самых крупных экземпляров ( $L_{\max 5\%}$ ) к теоретической предельной длине тела ( $L_{\inf}$  – параметр уравнения линейного роста Берталанфи); отношение 95% распределения длин особей в уловах ( $L_{95\%}$ ) к  $L_{\inf}$ ;  $P_{\text{mega}}$  – доля экземпляров с длиной тела на 10% больше, чем  $L_{\text{opt}} = 2/3 L_{\inf}$ ; отношение 25% распределения длин рыб в уловах ( $L_{25\%}$ ) к длине тела, при которой происходит созревание 50% особей ( $L_{\text{mat}}$ ); отношение длины тела при вхождении в промысел ( $L_c$ ) к  $L_{\text{mat}}$ ; отношение средней длины тела экземпляров с длиной больше, чем  $L_c$  ( $L_{\text{mean}}$ ), к  $L_{\text{mat}}$ ; отношение  $L_{\text{mean}}$  к  $L_{\text{opt}}$ ; отношение  $L_{\text{mean}}$  к ожидаемой средней длине тела при интенсивности промысла на уровне естественной смертности ( $L_{F=M}$ ). Расчеты значений индикаторов и вспомогательных показателей выполнены по методике ICES [14].

**Таблица 1.** Доля возрастных групп в контрольных уловах хариуса из рек Щугор и Большая Сыня, %

Год	Возраст, лет												
	<i>n</i>	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+
р. Щугор, нижнее течение													
1986	115	—	18.3	12.2	22.6	27.8	4.4	5.2	3.5	1.7	3.5	0.9	—
1987	147	—	13.4	20.8	16.1	18.1	23.5	4	1.3	2	—	—	0.7
1990	81	5.8	28.7	13.8	13.8	26.4	6.9	1.2	2.3	1.2	—	—	—
1994	41	6.8	34.1	13.6	13.6	9.1	13.6	4.6	—	2.3	—	2.3	—
1996	237	1.5	11.1	14.4	22.2	14.4	12.2	11.9	7.1	2.6	0.4	1.9	0.4
2011	42	—	—	4.8	9.5	21.4	26.2	16.7	19.1	2.4	—	—	—
2016	93	2.1	7.4	8.4	28.4	21.1	8.4	11.6	5.3	7.4	—	—	—
р. Большая Сыня, верхнее течение													
2002	50	40.0	22.0	28.0	6.0	2.0	2.0	—	—	—	—	—	—
р. Большая Сыня, нижнее течение													
2002	62	9.7	8.1	46.8	30.6	4.8	—	—	—	—	—	—	—

## РЕЗУЛЬТАТЫ

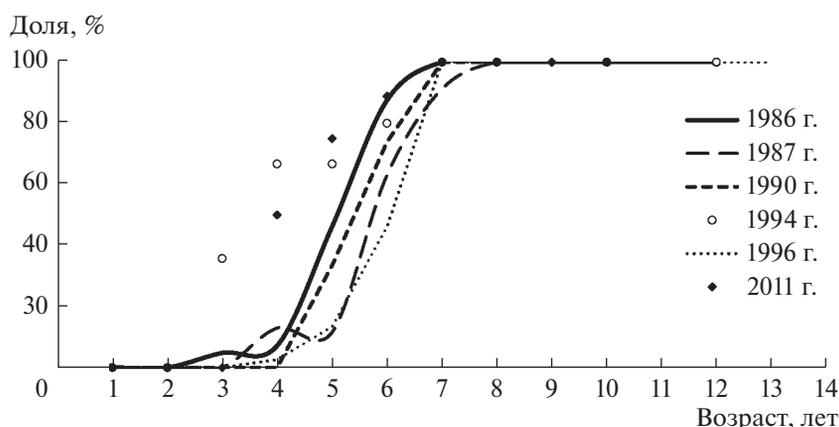
**Возрастная структура.** Контрольные уловы хариуса из р. Щугор включали рыб, относящихся к 7–12 возрастным классам. Максимальный возраст отловленных рыб достигал 14 лет (13+) (табл. 1). Соотношение возрастных групп в контрольных уловах при этом не оставалось постоянным. Так, в сборах 1990–1994 гг. заметно возрастала доля неполовозрелых четырехлетних (3+) особей. В дальнейшем этот показатель снижается, а возрастная структура приобретает облик, характерный для конца 1980-х гг.

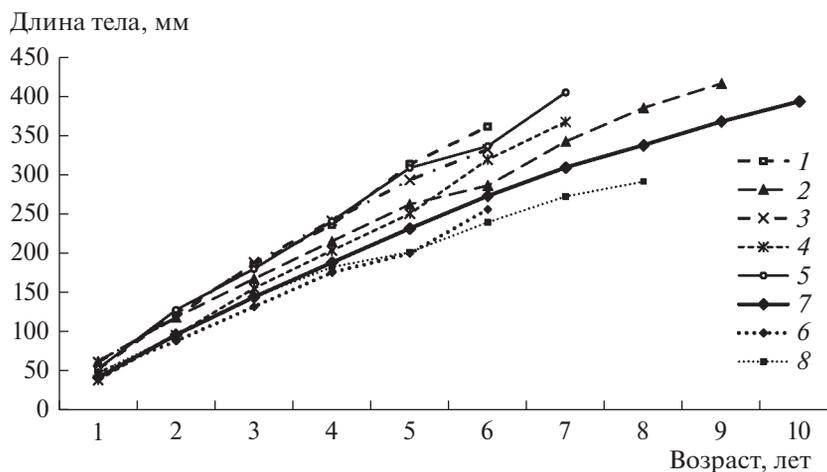
В р. Большая Сыня на всех обследованных участках преобладали неполовозрелые особи возрастом от 3 до 5 лет (2–4+). Максимальный возраст хариуса не превышал 7+ (в верхнем течении реки), доля особей возрастом 6+ и старше не превышала 5%, а средний возраст – 4.2 года (см. табл. 1).

**Половое созревание.** Единичные случаи достижения функциональной половой зрелости у хариуса рек Щугор и Большая Сыня отмечаются в возрасте 3–4+, однако массовое созревание происходит здесь в более поздние сроки (5–6+) (рис. 1). В р. Щугор среди рыб возрастом 7+ лет доля неполовозрелых особей обычно не превышает 6–8%.

Возрастание доли половозрелых рыб в возрастных группах 3–6+ лет в сборах 1994 и 2011 гг. или снижение доли созревших восьмилетних (7+) особей в выборке 2016 г. из р. Щугор можно объяснить относительно небольшими объемами материала, собранного в эти годы.

Преобладание неполовозрелых рыб в уловах хариуса из р. Большая Сыня не позволяет провести детальный анализ сроков наступления массового полового созревания. Тем не менее в равнинной части реки (нижнее течение) половозрелые особи отмечаются в возрастной группе 5+,

**Рис. 1.** Доля половозрелых рыб в разных возрастных группах хариуса р. Щугор (по данным разных лет).



**Рис. 2.** Линейный рост хариуса из некоторых водотоков Европейского Северо-Востока России (по данным обратных расчислений). Данные по рекам Кожим (1), Илыч (2) и Косью (3) приведены по [5]; по рекам Вызь (4), Большая Сыня (верхнее (5) и нижнее (6) течение), Шугор (7) и Вашка (8) — наши данные.

тогда как на горном участке водотока обнаружен единичный случай созревания в более раннем возрасте (3+).

**Линейный рост.** По темпу роста хариус в р. Шугор несколько отстает от особей, обитающих в ряде других крупных тиманских и уральских притоков р. Печоры [30]. Тем не менее шугорский хариус опережает по этому показателю рыб из нижнего течения р. Большая Сыня (равнинный участок) и р. Вашка (равнинная река, относящаяся к бассейну р. Мезень) (рис. 2).

Групповой линейный рост хариуса, обитающего в реках Шугор и Большая Сыня в течение первых 10 лет жизни, хорошо описывается уравнением степенной зависимости (табл. 2). При этом значение коэффициента  $m_L$  довольно точно соответствует средней длине тела рыб в возрасте 1 года, полученной по результатам обратных рас-

числений (расхождение этих показателей в среднем около 5 мм).

Хариус р. Шугор по показателям уравнения роста уступает рыбам, отловленным в верхнем течении р. Большая Сыня, опережая тем не менее особей из нижнего течения этой реки. Отметим, что значения коэффициентов уравнения роста, рассчитанные для хариуса р. Шугор по данным разных лет, варьируют без четкой закономерности. По-видимому, их колебания обусловлены межгодовой изменчивостью условий нагула. В целом каких-либо признаков угнетения роста хариуса в исследованных водотоках не наблюдается.

**Коэффициент смертности.** Коэффициент общей смертности ( $Z$ ) отражает скорость, с которой происходит убыль особей в популяции с течением времени. У хариуса в р. Шугор величина этого показателя в течение всего периода наблюдений су-

**Таблица 2.** Коэффициенты уравнения линейного роста (по Шмальгаузену), рассчитанные для разных выборок хариуса из рек Шугор и Большая Сыня

Водоток, участок	Год	Количество, экз.	$m_L \pm SD$	$k_L \pm SD$	$R^2$
Река Шугор, нижнее течение	1986	116	$46.5 \pm 2.60$	$0.97 \pm 0.351$	0.969
	1987	149	$45.4 \pm 2.25$	$0.94 \pm 0.316$	0.973
	1990	96	$43.1 \pm 2.20$	$1.01 \pm 0.315$	0.976
	1994	54	$46.9 \pm 0.82$	$0.96 \pm 0.110$	0.997
	1996	270	$49.4 \pm 2.29$	$0.94 \pm 0.297$	0.976
	2011	42	$39.7 \pm 2.23$	$1.06 \pm 0.340$	0.974
	2016	96	$54.0 \pm 1.99$	$0.89 \pm 0.242$	0.983
Река Большая Сыня					
верхнее течение	2002	50	$56.9 \pm 2.61$	$1.03 \pm 0.202$	0.989
нижнее течение	2002	62	$47.0 \pm 1.73$	$0.93 \pm 0.149$	0.994

**Таблица 3.** Коэффициент общей смертности ( $Z$ ) хариуса из рек Щугор и Большая Сыня

Водоток, участок	Река Щугор, нижнее течение							Река Большая Сыня	
								верхнее течение	нижнее течение
Год	1986	1987	1990	1994	1996	2011	2016	2002	2002
$Z$	0.43	0.44	0.48	0.30	0.52	0.47	0.30	0.68	1.13
$R^2$	0.740	0.830	0.779	0.886	0.827	0.581	0.766	0.893	0.884

**Таблица 4.** Значения индикаторов (LBI), отражающих состояние группировок хариуса в реках Щугор и Большая Сыня

Год/Индикатор (LBI)	$L_{5\%max}/L_{inf}$	$L_{95\%}/L_{inf}$	$P_{mega}$	$L_c/L_{mat}$	$L_{25\%}/L_{mat}$	$L_{mean}/L_{mat}$	$L_{mean}/L_{opt}$	$L_{mean}/L_{F=M}$
Целевые значения (RP) [14]	$\geq 1$	$> 0.8$	$> 0.3$	$> 1$	$> 1$	$> 1$	$\approx 1$	$\geq 1$
р. Щугор, нижнее течение								
1987	0.48	0.43	0	0.72	0.78	0.94	0.53	0.78
1990	0.49	0.48	0	0.6	0.69	0.87	0.52	0.8
1994	0.58	0.53	0	0.67	0.71	0.89	0.53	0.78
1996	0.55	0.50	0	0.66	0.8	0.97	0.58	0.87
2011	0.53	0.52	0	1.13	1.11	1.28	0.71	0.84
2016	0.53	0.49	0	0.73	0.81	0.98	0.57	0.83
р. Большая Сыня, верхнее течение								
2002	–	–	–	0.59	0.59	0.82	–	–
р. Большая Сыня, верхнее течение								
2002	–	–	–	0.64	0.63	0.70	–	–

щественно не менялась (табл. 3), наблюдались лишь случайные его колебания. Это свидетельствует о стабильном состоянии группировки хариуса, обитающего в реке. В р. Большая Сыня, более доступной для посещения рыболовами, значения коэффициента смертности хариуса оказались в среднем более чем в 1.5 раза выше (табл. 4), что, учитывая нарушения возрастной структуры (см. табл. 1), свидетельствует о значительно менее благополучном состоянии его группировки.

**Индикаторы, основанные на размерном составе уловов (LBI).** Сравнение результатов расчетов с целевыми значениями, характеризующими “благополучное” состояние популяции, считается важным преимуществом данного подхода. Базовым параметром, используемым при вычислении большинства индикаторов, является теоретическая предельная длина тела рыбы ( $L_{inf}$  – параметр уравнения линейного роста Бергаланфи) [14]. Рост хариуса в р. Щугор (по данным, обобщенным за весь период наблюдения) удовлетворительно описывается уравнением Бергаланфи ( $L_t = 79.3(1 - \exp(-0.056(t + 2.524)))$ ;  $R^2 = 0.850$ ), при этом величина теоретической предельной длины тела ( $L_{inf}$ ) составила  $79.3 \pm 9.89$  см ( $p < 0.001$ ).

Для популяции хариуса р. Щугор величина индикаторов, отражающих сохранность как крупных особей ( $L_{5\%max}/L_{inf}$ ,  $L_{95\%}/L_{inf}$ ,  $P_{mega}$ ) и непо-

возрелых ( $L_c/L_{mat}$ ,  $L_{25\%}/L_{mat}$ ,  $L_{mean}/L_{mat}$ ) рыб, так и ее соответствие состоянию оптимального ( $L_{mean}/L_{opt}$ ) и максимально устойчивого вылова ( $L_{mean}/L_{F=M}$ ), как правило, не достигает целевых значений. Лишь в 2011 г. величина индексов ( $L_c/L_{mat}$ ,  $L_{25\%}/L_{mat}$ ,  $L_{mean}/L_{mat}$ ) превысила пороговые значения (табл. 4). Состояние такой группировки должно оцениваться как неблагополучное. Тем не менее в течение длительного времени величина большинства индексов оставалась практически на одном и том же уровне, что позволяет говорить о стабильном состоянии группировки хариуса в р. Щугор.

К сожалению, такой подход, основанный на применении LBI-индикаторов, удается применить не во всех случаях. Так, рост хариуса в р. Большая Сыня неудовлетворительно описывается уравнением Бергаланфи ( $R^2 = 0.299$ ), а рассчитанная величина максимальной длины тела достоверно не отличается от 0 ( $L_{inf} = 1001.6 \pm 90764.1$ ). В итоге удалось определить значения лишь группы индикаторов, характеризующих сохранность в популяции неполовозрелых особей, при этом их величина ниже, чем значения, полученные для хариуса р. Щугор. В целом результаты расчетов свидетельствуют о неблагополучном состоянии группировки хариуса, обитающего в р. Большая Сыня.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные выше данные позволяют с разных позиций оценить состояние популяций хариуса, обитающих в условиях антропогенного пресса разной интенсивности. Присутствие в уловах из р. Щугор рыб, возраст которых (13+) близок к предельному для вида [5], высокая встречаемость половозрелых и неоднократно нерестившихся особей (6+ и старше) в целом характерны для длинноцикловых популяций хариуса, формирующихся в горных реках (речной экотип) [31].

Отмеченные флуктуации возрастной структуры уловов (повышение доли неполовозрелых рыб в сборах 1990–1994 гг.) могут быть вызваны как появлением в уловах многочисленных (урожайных) генераций, так и являться следствием интенсивного вылова крупных половозрелых особей [32]. Показательно, что после организации в 1994 г. национального парка “Югыд ва” и введения на данной территории режима особой охраны наблюдается восстановление возрастной структуры, характерной для конца 1980-х гг., и ее стабилизация на этом уровне (см. табл. 1). Охранные мероприятия привели к снижению интенсивности любительского рыболовства, что отразилось и на уменьшении коэффициента общей смертности.

Состояние группировки хариуса, обитающего в р. Большая Сыня, заметно отличается: максимальный возраст рыб здесь не превышает 7+, малая доля неоднократно нерестившихся особей, что не характерно для речных длинноцикловых популяций [31]. Это обстоятельство может рассматриваться как следствие нарушений, вызванных интенсивным любительским рыболовством. Об этом же свидетельствует и возрастание коэффициента общей смертности. В отличие от р. Щугор, которая протекает в пределах ООПТ, р. Большая Сыня открыта для доступа в ее среднем и нижнем течении и активно посещается местным населением и туристами, деятельность которых практически не контролируется.

В то же время группировки хариуса в реках Щугор и Большая Сыня до сих пор обитают в условиях с минимальным уровнем антропогенного нарушения среды обитания [7]. Линейный рост и половое созревание хариуса в этих водотоках в течение всего периода наблюдений протекают достаточно успешно. Таким образом, применение комплекса показателей, традиционно используемых при описании группировок рыб, позволяет оценить состояние популяции хариуса р. Щугор как удовлетворительное. Состояние группировки хариуса р. Большая Сыня оценивается как неблагоприятное.

При использовании для описания состояния популяций индикаторов, основанных на анализе размерно-возрастного состава уловов (LBI), мы

получаем более негативную оценку. Сопоставление величины большинства показателей с их целевыми значениями свидетельствует о том, что щугорская популяция хариуса длительное время (30 лет) находится в неблагоприятном состоянии. Оценить состояние хариуса р. Большая Сыня по ряду индикаторов оказывается невозможным (см. табл. 4). По-видимому, такая оценка до некоторой степени обусловлена свойством самих индикаторов. Действительно, значение большинства из них существенно зависит от величины теоретической предельной длины тела рыбы ( $L_{inf}$ ) [18] и, следовательно, от того, насколько адекватно рост рыб в конкретной популяции описывается уравнением Бергаланфи. В р. Щугор линейный рост хариуса с возрастом замедляется довольно слабо. В результате рассчитанная величина  $L_{inf}$  оказывается очень высокой. Отметим, что полученное нами значение (79,3 см) значительно превосходит максимальную зарегистрированную длину тела хариуса (60 см) [33]. Для описания роста хариуса в р. Большая Сыня уравнение Бергаланфи оказалось неприменимо. Иными словами, данный метод оценки состояния исследуемых группировок хариуса может иметь ограниченное применение.

Проблема оценки состояния надорганизменных систем до сих пор далека от решения. Неравномерный характер их динамики, включающий в себя элементы хаоса [34–36], сильно осложняет адекватное моделирование таких систем и предсказание их поведения. В этой ситуации анализ традиционных популяционных характеристик и биологических показателей, по-видимому, является более универсальным методом оценки состояния группировок рыб. Отметим, что на базе такого подхода может быть дана лишь качественная оценка состояния эксплуатируемой группировки, однако дальнейшая разработка методов, интегрирующих информацию о состоянии системы, позволяет перейти от качественного описания к количественному.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе проведенного анализа можно сделать вывод, что популяция европейского хариуса р. Щугор до настоящего времени сохранилась в удовлетворительном состоянии, с минимальными нарушениями основных популяционных характеристик. Этому способствовало создание национального парка “Югыд ва” с введением здесь особого режима охраны.

Состояние популяции хариуса р. Большая Сыня, общедоступной в нижнем и среднем течении и нерегулярно охраняемой только в верхнем течении, может быть оценено как неблагоприятное. Основной причиной ухудшения состояния данной группировки, по-видимому, является интен-

сивное нерегулируемое любительское рыболовство. Очевидно, что для сохранения популяций европейского хариуса охрана только отдельных участков водотока является малоэффективной мерой; предпочтительным остается бассейновый подход.

Использование комплекса показателей, традиционно применяемых для описания состояния популяций рыб, является более универсальным методом оценки состояния группировок европейского хариуса, тогда как метод индикаторов, основанных на анализе размерно-возрастного состава уловов (LBI), имеет лишь ограниченное применение.

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

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

В ходе исследования были соблюдены все применимые международные и/или национальные руководящие принципы по уходу и использованию животных, применялись методы, утвержденные в Программе работ Института биологии Коми НЦ УрО РАН, исключающие излишний вылов, не причиняющие травмы другим особям.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Тимана и Урала. Санкт-Петербург: Наука, 2006. 401 с.
2. CAFF 2013. Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Akureyri: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2013. 674 p.
3. Schinegger R., Trautwein C., Schmutz S. Pressure-specific and multiple pressure response of fish assemblages in European running waters // *Limnologia*. 2013. V.43. P.348–361. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.05.008>
4. Запорожец О.М., Шевляков Г.В., Запорожец Г.В., Антонов Н.П. Возможности использования данных о нелегальном вылове тихоокеанских лососей для реальной оценки их запасов // *Вопросы рыболовства*. 2007. Т. 3(31). С. 471–483.
5. Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2014. 346 с.
6. Возняк Е.И., Zakharov A.B., Tereshchenko V.G. Effect of the increasing intensity of recreational fishing on the fish assemblage of a watercourse in an economic development zone // *Inland Water Biology*. 2019. V. 12. № 1. P. 88–95. <https://doi.org/10.1134/S199508291901005X>
7. Национальный парк “Югыд ва” / Под ред. Пономарева В.И. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2001. 207 с.
8. Пономарев В.И. Мониторинг состояния популяций хариуса *Thymallus thymallus* рек национального парка “Югыд ва” // *Изв. Коми научного центра УрО РАН. Серия “Экспериментальная биология и экология”*. 2020. № 3. С. 5–14. <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2020-3-5-14>
9. Ponomarev V.I. Aquatic fauna of water bodies in the Maly Patok River basin (the Subpolar Urals). I. Fishes // *Inland Water Biology*. 2019. V. 12. P. 384–392. <https://doi.org/10.1134/S1995082919040114>
10. Пономарев В.И. Рыбы озер западных склонов Приполярье и Полярного Урала // *Изв. Коми научного центра УрО РАН*. 2017. № 2. С. 16–29.
11. Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО, 2018. 312 с.
12. Froese R. Keep it simple: three indicators to deal with overfishing // *Fish and Fisheries*. 2004. V. 5. P. 86–91.
13. Cope J.M., Punt A.E. Length-based reference points for data-limited situations: applications and restrictions // *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*. 2009. V.1. P. 169–186. <https://doi.org/10.1577/C08-025.1>
14. ICES, 2018. Technical guidance for providing reference points for stocks in categories 3 and 4. ICES Technical Guidelines Published 13 February 2018. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.4128>
15. Rochet M.J., Trenkel V.M. Which community indicators can measure the impact of fishing?: a review and proposals // *Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sci.* 2003. V. 60. P. 86–99. <https://doi.org/10.1139/f02-164>
16. Shin Y.J., Rochet M.J., Jennings S. et al. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing // *ICES Journal of Marine Science*. 2005. V. 62(3). P. 384–396. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.004>
17. Thorpe R.B., Le Quesne W.J.F., Luxford F. et al. Evaluation and management implications of uncertainty in a multispecies size-structured model of population and community responses to fishing // *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. V. 6. P. 49–58. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12292>
18. Shephard S., Davidson I.C., Walker A.M., Gargan P.G. Length-based indicators and reference points for assessing data-poor stocks of diadromous trout *Salmo trutta* // *Fisheries Research*. 2018. V. 199. P. 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.11.024>
19. Balde B.S., Fall M., Kantoussan J. et al. Fish-length based indicators for improved management of the sardinella fisheries in Senegal // *Regional Studies in Marine Science*. 2019. V. 31(100801). P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100801>
20. Государственный водный реестр. Электронные данные. [Б.м.]. URL: <http://textual.ru/gvr/index.php> (дата обращения 23.10.2020).
21. Mikheev P.B., Ostrovskii V.I., Semenchenko N.N. et al. Biological specific features of the Lower Amur grayling *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes: Thymallidae): 1. Age composition // *Journal of Ichthyology*. 2012. V. 52.

- № 8. P. 519–527.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945212050037>
22. *Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
23. *Дгебуадзе Ю.Ю.* Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
24. *Риккер У.Е.* Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1979. 408 с.
25. *Tereshchenko V.G., Zuyanova O.V.* The method of assessment of relative abundance of commercial fish species generations under conditions of incomplete initial information // *Biology of Inland Waters*. 2006. № 1. P. 88–92.
26. *Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
27. *Babcock E.A., Tewfik A., Burns-Perez V.* Fish community and single-species indicators provide evidence of unsustainable practices in a multi-gear reef fishery // *Fisheries Research*. 2018. V. 208. P. 70–85.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.07.003>
28. *Hommika K., Fitzgerald C.J., Kelly F., Shephard S.* Dome-shaped selectivity in LB-SPR: Length-Based assessment of data-limited inland fish stocks sampled with gillnets // *Fisheries Research*. 2020. V. 229. P. 1–15.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105574>
29. *Shephard S., Valbo-Jorgensen J., Abadía J.* et al. Size-based assessment of data-limited inland fish stocks – Review and applications. FAO Fisheries and Aquaculture Circular №.1214. Rome: FAO, 2020. 76 p.  
<https://doi.org/10.4060/cb1594en>
30. *Пономарев В.И., Захаров А.Б.* Распространение и биологические особенности хариуса *Thymallus thymallus* (Thymallidae) на Европейском Северо-Востоке России // *Вопросы ихтиологии*. 2021. Т. 61. № 2. С. 153–166.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945221010112>
31. *Zinov'ev E.A.* Ecotypes in graylings (Thymallidae, Salmoniformes) // *Russ. J. of Ecology*. 2005. V. 36. № 5. P. 349–353.  
<https://doi.org/10.1007/s11184-005-0083-1>
32. *Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 447 с.
33. *Froese R., Pauly D.* (ed.). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) (06/2021).
34. *Wilson J.A., French J., Kleban P.* et al. Chaotic dynamics in a multiple species fishery: a model of community predation // *Ecological Modelling*. 1991. V. 58. Iss. 1–4. P. 303–322.  
[https://doi.org/10.1016/0304-3800\(91\)90042-Y](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90042-Y)
35. *Anderson C.N.K., Hsieh C.H., Sandin S.A.* et al. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance // *Nature*. 2008. V. 452. P. 835–839.  
<https://doi.org/10.1038/nature06851>
36. *Liu H., Fogarty M.J., Glaser S.M.* et al. Nonlinear dynamic features and co-predictability of the Georges Bank fish community // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. V. 464. P. 195–207.  
<https://doi.org/10.3354/meps09868>

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН РАКООБРАЗНЫХ (AMPHIRODA) ИЗ СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ (БАССЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

© 2023 г. Н. А. Березина\*

Зоологический институт РАН, Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

\*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 23.02.2021 г.

После доработки 04.08.2022 г.

Принята к публикации 23.08.2022 г.

Холодноводность и низкая продуктивность водоема создают энергетически особые условия для жизни гидробионтов, усугубляемые текущим изменением климата. Были изучены температурно-зависимые показатели энергетического обмена (скорость потребления кислорода) у представителей разных эколого-биогеографических групп амфипод – арктической (*Gammaracanthus loricatus*), палеарктической (*Gammarus zaddachi*) и голарктической (*G. lacustris*), из прибрежного озера и литорали Белого моря. Обнаружены межвидовые различия в уровне стандартного энергетического обмена и его 1.5–2-кратное увеличение в случае хищничества амфипод.

**Ключевые слова:** энергетический обмен, скорость потребления кислорода, метаболизм, температура, хищное питание

**DOI:** 10.31857/S036705972301002X, **EDN:** GYCFNR

Метаболическая теория экологии была предложена как фундамент для понимания скоростей различных биологических и экологических процессов [1]. Согласно этой теории, многие различия в скорости процессов объясняются разницей в размере тела организмов и температуре окружающей среды, опосредующей их скорость метаболизма. Таким образом, оценка скорости метаболизма необходима для понимания того, как организм функционирует на разных этапах онтогенеза, каковы его адаптивные возможности при изменении природных условий, в том числе климата.

У пресноводных эктотермов температура воды является основным регулятором скорости метаболизма [2]. Любой организм способен выполнять жизненно важные функции только в диапазоне между верхним и нижним пределами температурных окон жизнедеятельности, определяемыми температурно-зависимыми процессами на всех уровнях функционирования организма [3, 4]. Текущее изменение температурных режимов водоемов из-за изменений климата может привести к ситуации, когда эктотермы окажутся при температурах, близких к пределам или за пределами их термотолерантного окна (температурной зоны адаптации). Температурный режим водоема должен соответствовать термотолерантному окну эктотерма, поскольку длительное температурное ограничение ведет к гипоксемии (снижению уровня кисло-

рода в организме), переходу организма к анаэробному метаболизму или гибели [4, 5].

Считается, что потепление климата будет благоприятствовать видам с широкими окнами термотолерантности, т.е. эвритермам, а не видам с узкими окнами – стенотермам [6–9]. Однако при прогнозировании последствий климатических изменений важно учитывать метаболическую активность и чувствительность к температуре организмов, которые могут различаться между видами. Показано [10], что адаптационные возможности при повышенных температурах у полярных и тропических видов ниже, чем у видов из умеренных широт. Например, для акклиматизации к повышенной температуре антарктическим видам требуется в 2–4 раза больше времени, чем видам из умеренных широт. В природе это может привести к снижению численности популяций или исчезновению арктобореальных стенотермов (реликтовых амфипод), размножающихся только при низких температурах [11].

Для эктотермов, обитающих в полярных регионах, данных о метаболических процессах и энергетическом обмене мало. В ряде работ [12, 13] на примере полярных моллюсков и рыб показано, что при низких температурах компенсация энергетических затрат эктотермов происходит не за счет повышения скорости метаболизма, а благодаря его высокой пластичности и действию таких механизмов, как увеличение общей аэробной

способности митохондрий и изменение кинетических свойств ферментов [14]. Организмы, живущие на холоде, способны к экономии энергии на физиологические процессы, для них характерны медленные темпы роста и развития, низкая аэробная активность [2]. В связи с открытием механизмов регулирования метаболизма на холоде в 2000-х гг. была отклонена основная гипотеза “концепции метаболической адаптации к холоду”, господствующая прежде в водной экологии [15, 16].

Нами изучена температурная чувствительность стандартного метаболизма в диапазоне температур (0.5–20°C) с учетом межвидовых различий и оценен уровень увеличения энергетических затрат при активном движении и хищничестве у разноногих ракообразных (амфипод) разных эколого-биогеографических групп из прибрежных озер и заливов Белого моря. Амфиподы важны в трофической сети северных водоемов, так как это основные объекты питания рыб [17], однако эколого-физиологические особенности разных видов амфипод слабо изучены. Исследование температурной чувствительности метаболизма северных амфипод, живущих при преимущественно низких температурах, позволит определить их адаптационные возможности при изменении климата.

Существует несколько групп амфипод, заселивших пресные водоемы арктических и субарктических регионов [11]: виды группы арктических реликтов позднекайнозойских морских трансгрессий, иммигрировавшие в пресные воды из Северного Ледовитого океана (род *Gammaracanthus*, *Monoporeia affinis*), широко распространенный в Голарктике *Gammarus lacustris*, который представляет группу послеледниковых мигрантов из Прибайкалья и внутренних вод Евразии, и распространенный в Палеарктике *Gammarus zaddachi*, один из массовых видов в Балтийском и Белом морях. Последний вид переносит опреснение и отмечен в пресных водах [18].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в губе Чупа Кандакшского залива Белого моря и прибрежном олиготрофном оз. Кривое, которые расположены в 30 км к югу от Полярного круга (рис. 1). Район Кандакшского залива относят к Атлантико-Арктической климатической области. Зима продолжается здесь со второй половины октября до конца апреля. Лето длится с первой половины июня до конца августа, оно обычно прохладное, температура воздуха держится в пределах 15–20°C. Поверхностный слой воды к концу весны прогревается до 6°C, летом – до 14–16°C, а зимой охлаждается до –1°C. Время начала ледостава варьирует в зависимости от погодных условий, наступая в октябре или позже. Соленость воды в

этом районе была 24‰, но в течение года в губе Чупа соленость поверхностного слоя может изменяться от 15 до 26‰.

Безледный период на пресном оз. Кривое длится с середины мая–начала июня до ноября, а в остальное время оно покрыто льдом. Температура поверхностных вод в конце мая–начале июня достигает 4–5°C. Как правило, с июня по сентябрь на глубинах 3–5 м формируется термоклин, разделяющий толщу воды на эпилимнион с температурой >10°C и гиполимнион (4–7°C). До максимальной температуры (20–22°C) эпилимнион прогревается в июле.

Рачки собраны весной при температуре воды +5 и +10°C, летом при +15°C, измерения скорости потребления кислорода выполнены в лаборатории Беломорской биологической станции “Картеш” ЗИН РАН. Представитель реликтовой арктической фауны *Gammaracanthus loricatus* был отобран со дна глубокой части оз. Кривое (см. рис. 1). *Gammarus lacustris* из голарктической группы видов был также собран из этого озера, но из прибрежной зоны (станция 2, 1–2 м). Диапазон размеров взрослых особей *G. lacustris* варьировал в диапазоне длины 9–16 мм, а *G. loricatus* – от 34 до 40 мм. Ювенильные особи имели длину тела до 6 и 12 мм соответственно. В том же районе побережья Белого моря (Круглая бухта) собран *Gammarus zaddachi* на литорали (от 0 до 2 м) среди камней и фукусов. Половозрелые особи *G. zaddachi* достигали в длину 11–18 мм. Озерный бокоплав *G. lacustris* размножается летом, а остальные виды – в осенний и зимний периоды.

“Базовая” скорость многих видов деятельности организма представляет собой универсальную меру “темпа жизни”, определяемую по частоте дыхания во времени как стандартная скорость метаболизма (SMR) для эктотерма. SMR соответствует уровню потребления кислорода отдыхающей, голодной и незрелой особью. Она монотонно возрастает с увеличением массы тела в соответствии со степенной функцией [19–21]:  $SMR = a \times M^b$ , где  $a$  – масштабный коэффициент, точка пересечения кривой с осью на логарифмическом графике,  $M$  – масса тела,  $b$  – показатель линейного наклона логарифмического графика.

Потребление кислорода амфиподами измеряли в изотермических условиях при пяти постоянных режимах температуры: 0.5, 5, 10, 15, 20°C. Амфиподы были акклимированы к измеряемой температуре в течение 10 сут. Ранее [22] было показано, что газообмен неустойчив при голодании и относительно стабилен при кормлении животных, поэтому в период акклимации амфипод кормили сухой смесью животной (ракообразные) и растительной (измельченные сушеные водоросли) пи-

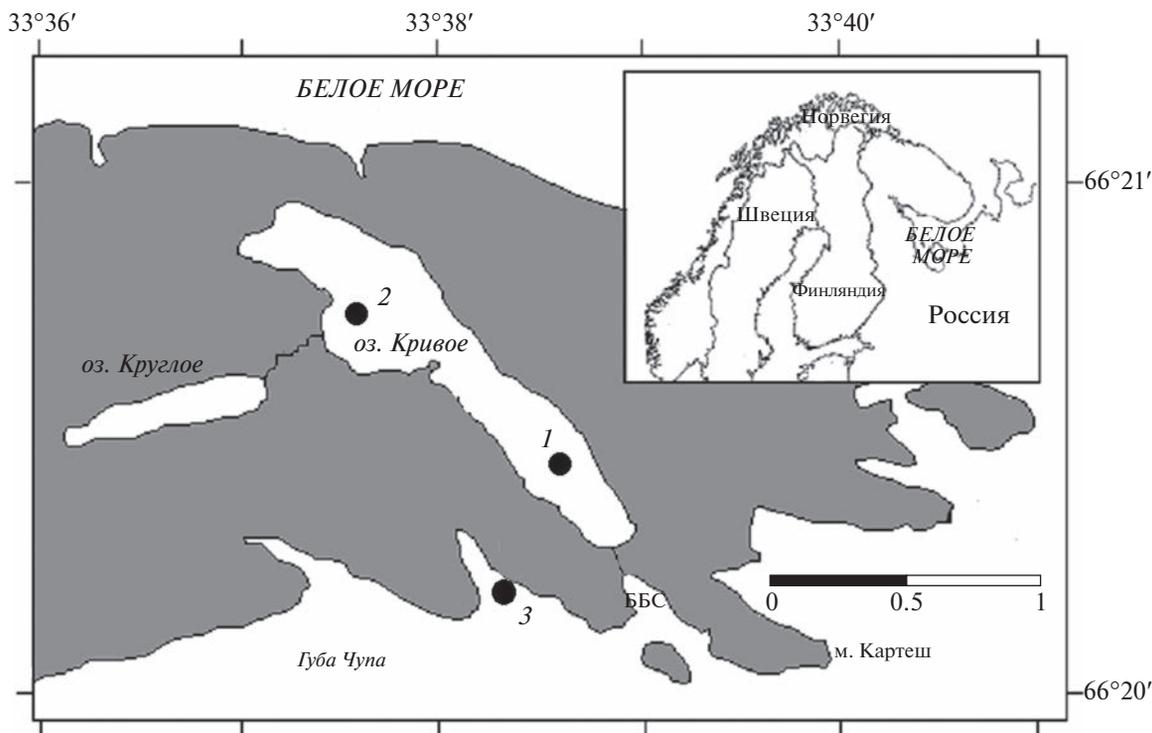


Рис. 1. Карта-схема с указанием района исследования и мест отбора амфипод: 1 – *Gammaracanthus loricatus*, 2 – *Gammarus lacustris*, 3 – *Gammarus zaddachi*.

щи в пропорции 1 : 1. За 24 ч до измерения уровня потребления кислорода их не кормили.

Кислородные склянки (респирометры) наполняли чистой, обогащенной кислородом водой, рассаживали рачков по одному или по несколько экземпляров (для мелких особей) и давали им возможность перейти в спокойное состояние в течение 0.5 ч. Затем склянки (30–250 мл) плотно закрывали и погружали в аквариум с постоянной температурой, воду в котором непрерывно перемешивали. Концентрации кислорода измеряли через 4–6 ч экспозиции. Контроль (склянки с водой, но без рачков) экспонировали в таких же условиях. Бактериальный фон потребления кислорода минимизировали путем промывания и сушки всех респирометров этанолом и деминерализованной водой перед каждым экспериментом.

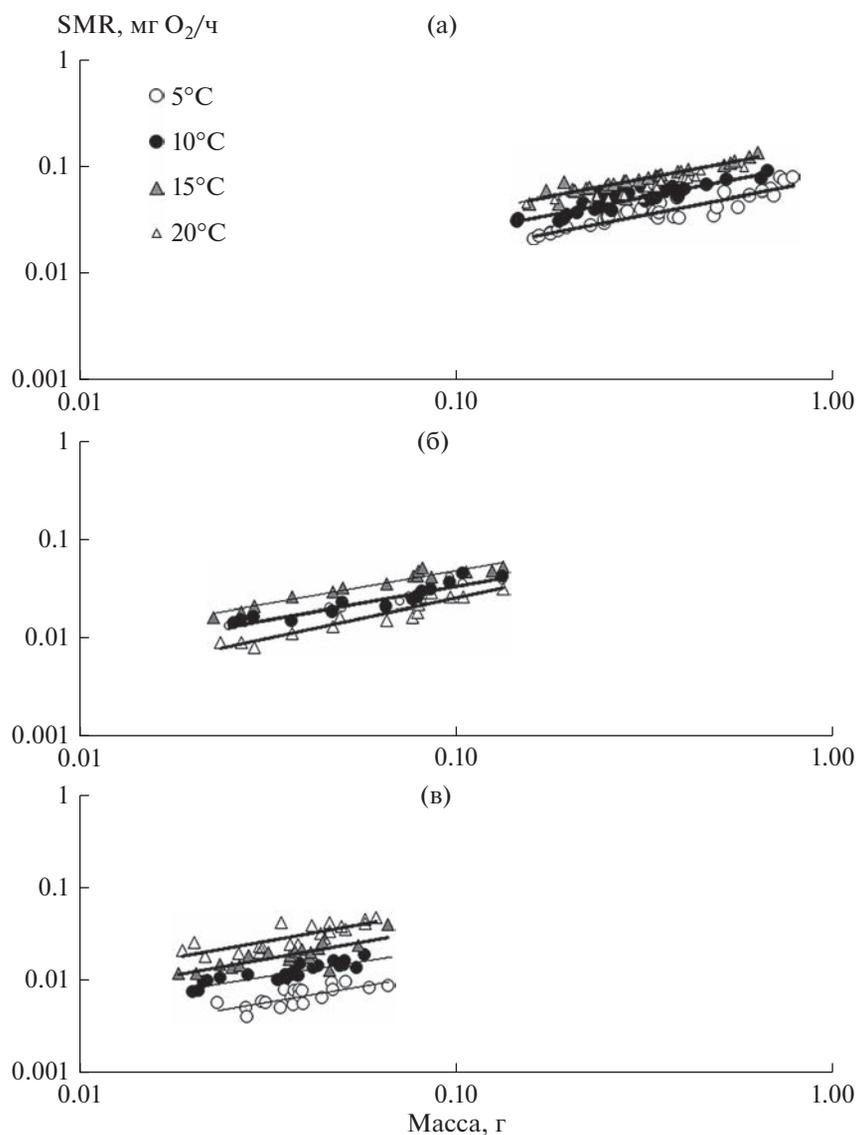
При измерении концентрации кислорода воду в сосуде перемешивали с помощью магнитной мешалки. При расчете потребленного кислорода учитывали объем воды в сосуде, время экспозиции, количество и массу амфипод. Известно, что в условиях насыщения кислородом <70% может происходить снижение скорости метаболизма водных организмов, поэтому подбирали массу и объем склянок так (от 30 до 250 мл), чтобы уровень кислорода во время экспозиции был >70%.

Цифровой оксиметр Edge DO HI2004 (HANNA) с полярографическим датчиком содержания рас-

творенного кислорода по типу ячейки Кларка (точностью 1.5%) использовали для измерения кислорода в воде. После измерений рачков взвешивали на аналитических весах с точностью 0.01 мг. Дыхательный метаболизм выражали в мг  $O_2$ /ч, а размер тела – в г сырой массы. При сравнении с данными из литературных источников, представленных в иных единицах измерения, были произведены преобразования. Например, сухая масса тела была преобразована во влажную массу тела исходя из того, что 1 г сухой массы равен 6.5 г влажной; Дж и ватт были преобразованы в мл  $O_2$ , предполагая, что 1 Дж = 0.0495 мл  $O_2$  и 1 ватт = 178 мл  $O_2$ , а 1 мл  $O_2$  принимался равным 0.699 мг  $O_2$ .

Значения коэффициента температурного ускорения химических реакций ( $Q_{10}$ ) были рассчитаны путем применения уравнения Вант-Гоффа к средним значениям SMR между группами вида, содержащимися при разных температурах:  $Q_{10} = (SMR_2/SMR_1)^{(10/T_2-T_1)}$ , где  $SMR_2$  и  $SMR_1$  – стандартные скорости метаболизма на единицу массы при температурах  $T_2$  и  $T_1$ .

В серии отдельных опытов (при 10°C) по изучению влияния хищного питания амфипод на SMR для *G. lacustris* использовали 3 варианта концентрации жертв в 7 повторах каждый: I – 20, II – 50 и III – 100 экз/л, а для *G. loricatus* 2 варианта



**Рис. 2.** Кривые потребления кислорода в состоянии покоя и без питания (SMR, мг  $O_2$ /ч) при разных температурах воды в зависимости от массы: а – *Gammaracanthus loricatus*, б – *Gammarus zaddachi*, в – *Gammarus lacustris*.

концентрации жертв в 7 повторах каждый: I – 12, II – 32 экз/л. Масса особей *G. lacustris* (0.05 г) и *G. loricatus* (0.35 г) была примерно сходной во всех повторах. Амфипод кормили: *G. lacustris* – мелкими рачками (дафниями), а *G. loricatus* – молодью амфипод. В период охоты амфиподы активно двигались и питались. Измеренная скорость потребления кислорода характеризовала активный обмен (AMR). Данные были представлены в виде арифметических средних со стандартными ошибками. Сравнение величин между вариантами эксперимента проводили с помощью непараметрических критериев Краскела-Уоллиса ( $H$ -статистика) и Манна-Уитни ( $U$ -тест) с поправкой Бонферрони, значимыми считали различия при  $p < 0.05$  (статистический пакет Statistica 10.0).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Скорость стандартного метаболизма (SMR).** В диапазоне изученной массы (*G. loricatus* – от 0.15 до 0.78 г; *G. zaddachi* – 0.02–0.13 г; *G. lacustris* – 0.02–0.07 г) SMR связана с массой для обоих видов рода *Gammarus* и для *Gammaracanthus* при всех температурных режимах – от 5 до 20°C (рис. 2а–2в). Связь между этими переменными была достоверной в большинстве вариантов, кроме варианта низкой температуры (5°C) для озерного гаммаруса *G. lacustris* ( $R^2 = 0.56$ ; табл. 1).

Разница в уровне обмена оказалась существенной у разных видов (рис. 3). Для арктического *Gammaracanthus loricatus* интенсивность обмена на единицу массы средней особи в популяции была ниже, чем у остальных видов, и менялась не-

значительно с ростом температуры. Температурная зона адаптации значительно уже у видов *G. loricatus* и *G. zaddachi*, чем у *G. lacustris* (см. рис. 2), интенсивность дыхания которого значительно возрастала с ростом температуры воды. Максимальные уровни у этого вида и палеарктического *G. zaddachi* были при температуре 15°C, а у голарктического *G. lacustris* – при 20°C. В режиме самых низких температур (0.5°C) существенных отличий в энергетического обмена амфипод от режима 5°C не выявлено, уровень потребления кислорода амфипод оставался сходным с уровнем при 5°C, демонстрируя независимость от температуры (рис. 4).

Термическая чувствительность скорости метаболизма ( $Q_{10}$ ) положительно коррелировала с температурой (рис. 5), что указывает на то, что особи из более теплых условий более чувствительны к изменениям температуры. В зоне низких температур (0–1°C)  $Q_{10}$  приближался к 1, метаболическая активность всех изученных амфипод оставалась на уровне, аналогичном 5°C.

Температурная зона адаптации *G. loricatus* и *G. zaddachi* явно сдвинута в область низких температур (<15°C, см. рис. 3). Толерантность к теплу (20°C) характеризовался только литоральный вид *G. lacustris*, однако параметры его метаболизма показывали высокую вариабельность при 5°C (см. табл. 1).

**Активный метаболизм при хищном питании (AMR).** При хищном питании уровень потребления кислорода амфиподами увеличивался значительно по сравнению со стандартными условиями (контроль) как у *G. lacustris* (рис. 6а,  $H = 14.47$ ,  $p = 0.002$ ), так и в случае питания *G. loricatus* (рис. 6б,  $H = 12.5$ ,  $p = 0.002$ ). При питании *G. loricatus* также была разница между вариантами I и II с разным количеством жертв (12 и 32 экз/л), т.е. энергетические траты хищничающего рачка возрастали с ростом его экологического рациона (количества убитых жертв,  $U$ -тест,  $p = 0.012$ ). У первого вида разница в AMR при разной концентрации пищи (дафний) была статистически незначимой ( $U$ -тест,  $p > 0.05$ ). Метаболический предел (MS), или аэробная нагрузка, к которой приспособлен организм амфипод при той или иной активности, в данном случае охоте и питания, есть разница между скоростью активного метаболизма (AMR) и стандартного метаболизма (SMR). Для глубоководного *G. loricatus* MS составляет примерно 10% при низкой концентрации пищи (рис. 6б, I) и 30% при ее избытке (II). В случае литорального *G. lacustris* AMR выше в среднем на 26% SMR при низкой концентрации пищи (20 экз/л) и на 45–50% при обилии жертв (100 экз/л).

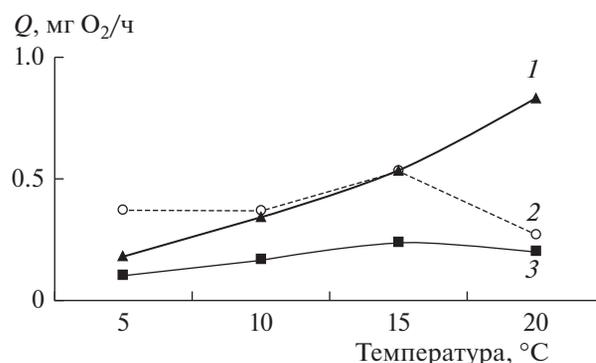
**Таблица 1.** Параметры степенных уравнений ( $a$ ,  $b$ ), связывающих SMR и массу тела ( $M$ ) амфипод при температурах 5, 10, 15 и 20°C ( $n$  – количество исследованных особей,  $R^2$  – коэффициент детерминации)

Вид	$T$ , °C	$a$	$b$	$n$	$R^2$
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	5	0.079	0.686	33	0.87
	10	0.115	0.674	33	0.82
	15	0.168	0.666	33	0.88
	20	0.143	0.701	33	0.84
<i>Gammarus zaddachi</i>	5	0.158	0.678	20	0.93
	10	0.158	0.679	20	0.93
	15	0.223	0.67	20	0.94
	20	0.157	0.792	20	0.90
<i>Gammarus lacustris</i>	5	0.0625	0.68	20	0.56
	10	0.101	0.64	22	0.80
	15	0.207	0.716	20	0.64
	20	0.327	0.72	20	0.69

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно Г.Г. Винбергу [19], в отношении амплитуды вызванных различий энергетического обмена ни один из факторов не может сравниться с таким фактором, как размеры тела организма. Большая часть вариабельности уровня потребления кислорода определяется размером (массой) тела, который, как принято считать, подчиняется закону масштабирования в степени 3/4, или константе Рубнера [20]. Этот масштаб является результатом универсальной конструкции тела и физических свойств внутренних сетей переноса ресурсов.

Амфиподы и многие ракообразные имеют промежуточный уровень метаболизма в сравне-



**Рис. 3.** Интенсивность потребления кислорода ( $Q$ , мг  $O_2$ /ч г) изученными видами при экспериментальных температурах: 1 – *Gammaracanthus loricatus* (для особи средней сырой массой 0.32 г), 2 – *G. zaddachi* (0.075 г), 3 – *Gammarus lacustris* (0.035 г). Количество измерений ( $n$ ) см. в табл. 1.

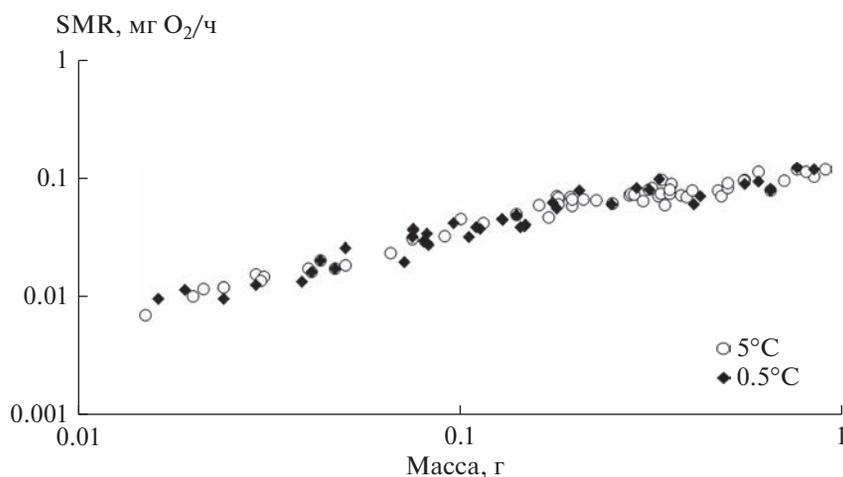


Рис. 4. Величины потребления кислорода амфиподами (все виды) в состоянии покоя и без питания (SMR, мг O<sub>2</sub>/ч) при низких температурах 0.5 и 5°C.

нии с другими эктотермами [21]. Ранее [22] для всех ракообразных была выведена единая зависимость их стандартного обмена от массы тела:  $SMR = 0.125M^{0.759}$  (для 20°C). Позднее были выявлены существенные межвидовые вариации в уровне стандартного обмена амфипод и других групп, что объяснялось различиями в активности (образе жизни) и адаптации к жизни в определенных условиях, т.е. связано с таксон-специфическими или экологическими факторами [2, 23, 24]. Константа Рубнера (коэффициент  $b$  степенной функции, см. табл. 1) оказалась не универсальной.

О межвидовой разнице в уровне энергетического обмена амфипод свидетельствуют следующие примеры. В Каспийском море уровень обмена корофид *Corophium chelicorne* более чем в 3 раза ниже, чем у амфипод *Pontogammarus maeticus* [25]. В нашем исследовании интенсивность стан-

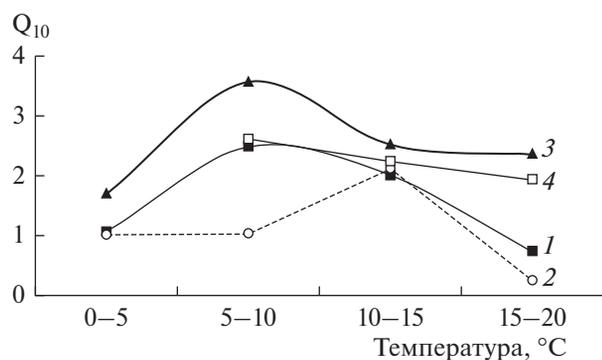


Рис. 5. Величины коэффициента  $Q_{10}$  (безразмерный) изученных амфипод и общие для всех ракообразных в зависимости от температуры: 1 – *Gammaracanthus loricatus* (для особи средней сырой массой 0.32 г), 2 – *G. zaddachi* (0.075 г), 3 – *Gammarus lacustris* (0.035 г), 4 – все ракообразные по [22].

дартного энергетического обмена (на единицу массы) у глубоководных малоподвижных гаммаркантусов в 2 раза и более ниже, чем у литоральных активно плавающих гаммарусов (см. рис. 3).

При исследовании влияния температуры на межвидовую аллометрию метаболизма тепловодных амфипод [26] показатель масштабирования (основанный на сырой массе тела) значительно уменьшался с возрастанием температуры среды обитания ( $b = 0.781, 0.725$  и  $0.664$  при температу-

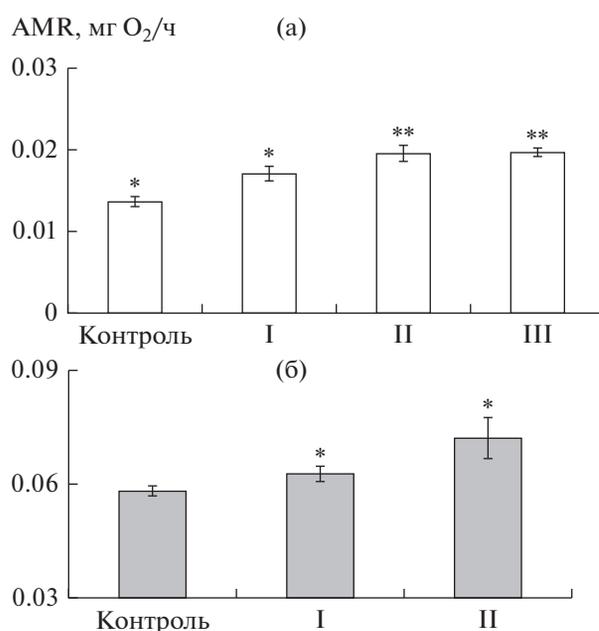


Рис. 6. Скорость потребления кислорода (AMR, мг O<sub>2</sub>/ч) при хищном питании амфипод *Gammarus lacustris* (а) и *Gammaracanthus loricatus* (б) в условиях разной обеспеченности пищей и в контроле: \* – отличия от контроля значимы при  $p < 0.05$ , \*\* – при  $p < 0.01$ .

рах 20, 25 и 29°C). Величины коэффициентов  $b$  степенной функции зависимости энергетического обмена от массы тела менялись для моллюсков *Littorina* [27] и других эктотермов [21]. Полученные величины аллометрических коэффициентов этой зависимости для группы северных амфипод лежат внутри границ метаболического уровня [21]. Во всем диапазоне физиологических состояний организма показатель метаболического масштабирования (коэффициент  $b$ ) зависит от активности организма и меняется в виде  $U$ -образной функции, где крайние значения  $b$  должны быть между  $2/3$  и  $1$  [21, 28].

Для изученных видов, живущих в холодных условиях, нами выявлена метаболическая независимость обмена в диапазоне низких температур 0–5°C (*G. loricatus* и *G. lacustris*) и 0–10°C (*G. zaddachi*), т.е. энергетические траты оставались примерно на одном и том же уровне в области таких низких температур. В зоне температур 1°C метаболическая активность амфипод оставалась на уровне, аналогичном 5°C, демонстрируя явную независимость от температуры, т.е.  $Q_{10}$  близок к 1. Низкие  $Q_{10}$  в области низких температур свидетельствуют о большей компенсаторной способности организма в ответ на колебания температуры. Таким образом, низкие температуры не приводят к изменению уровня аэробного обмена, что свидетельствует о развитой адаптации северных амфипод к низким температурам. Возможно, проявляется общая особенность полярных стенотермов, которые снижают стандартную скорость метаболизма и аэробную емкость митохондрий, минимизируя потребности в кислороде [2, 4]. При этом у голарктического *G. lacustris* вариабельность величин SMR возрастала при 5°C и особенно при температуре, близкой к нулю, указывая на неблагоприятное влияние самых низких температур на его обмен. У *G. lacustris* из более южных популяций (Прибайкалье) были также обнаружены метаболические отклонения при температуре 1.5°C – они выражались в значительном снижении активности лактатдегидрогеназы и свидетельствовали о снижении активности рачка [29]. Вместе с тем этот вид отличается более широкой температурной зоной адаптации (при 20°C ее верхний предел не был достигнут), чем остальные северные виды. Критической температурой верхней границы толерантности для него были указаны температуры 23–25°C, когда потребление кислорода у него было ограничено [30]. Арктические и палеоарктические виды снижали метаболическую активность при >15°C – эти температуры выходят за пределы их зоны адаптации.

Повышение скорости метаболизма амфипод (*G. lacustris* и *G. loricatus*) отмечено при росте их активности. При возбуждении (поймка жертвы, поедание) и плавании уровень энергетических

трат превысил стандартный уровень, увеличивая до 50% количество потребляемого ими кислорода при 10°C (рис. 6). Видимо, это связано с необходимостью в дополнительной энергии, расходуемой на охоту, процесс прохождения пищи по пищеварительному тракту, ее переваривание, абсорбцию и биохимические превращения. Также повышение уровня потребления кислорода в активном состоянии было более значительным у литорального мелкого *G. lacustris*, чем у глубоководного крупного *G. loricatus*. У другого литорального вида *G. oceanicus* потребление кислорода в активном состоянии отличалось почти в 2 раза от состояния покоя в интервале температур 5–15°C [31]. Как следствие эффекта увеличения потребления кислорода при охоте и питании, энергетические траты многих эктотермов могут существенно возрастать и составлять весомую долю их энергетического бюджета, но этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Таким образом, температура является мощным контролирующим и лимитирующим фактором метаболизма. С повышением температуры в пределах термотолерантного окна энергетические траты изученных видов значительно возрастали. Характер этой связи сложный, поскольку является результирующей двух разнонаправленных процессов. Согласно законам химической кинетики, температурные сдвиги ведут к ускорению всех ферментативных реакций, усиливая газообмен, но параллельно этому включаются биохимические механизмы, компенсирующие температурные эффекты, стабилизируя уровень метаболизма. При изменении температуры потребность эктотермов в кислороде и, следовательно, энергетический обмен меняются по закону соответствия потребности тканей в кислороде и способности организмов получать его необходимое количество [4, 32].

Работа выполнена в рамках госзадания Министерства науки и высшего образования РФ (№ 122031100274-7).

При экспериментах с животными соблюдались применимые этические нормы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P. et al. Toward a metabolic theory of ecology// Ecology. 2004. V. 85. P. 1771–1789.
2. Glazier D.S. Beyond the “3/4-power law”: Variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals// Biol. Rev. 2005. V. 80. P. 611–662.
3. Huey R.B., Stevenson R.D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches // Integr. Comp. Biol. 1979. V. 19. P. 357–366.
4. Pörtner H.-O. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related

- stressor effects in marine ecosystems// *J. Exp. Biol.* 2010. V. 213. P. 881–893.
5. *Pörtner H.-O., Knust R.* Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance// *Science*. 2007. V. 315. P. 95–97.
  6. *Angilletta M.J.* Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford: Oxford University Press, 2009. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>
  7. *Pörtner H.-O., Farrell A.P.* Physiology and climate change// *Science*. 2008. V. 322. P. 690–692. <https://doi.org/10.1126/science.1163156>
  8. *Magozzi S., Calosi P.* Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming// *Glob. Chang. Biol.* 2015. V. 21. P. 181–194.
  9. *Penk M., Irvine K., Donohue I.* Ecosystem-level effects of a globally spreading invertebrate invader are not moderated by a functionally similar native// *J. Anim. Ecol.* 2015. V. 84. P. 1628–1636. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12402>
  10. *Peck L.S., Morley S.A., Richard J., Clark M.S.* Acclimation and thermal tolerance in Antarctic marine ectotherms// *J. Exp. Biol.* 2014. V. 217. P. 16–22.
  11. *Berezina N., Kalinkina N., Maximov A.* Distribution and functional ecology of malacostracan crustaceans in Russian northern and arctic lakes // *Lake Water: properties and uses (Case studies of hydrochemistry and hydrobiology of lakes in northwest Russia)*. Eds. Pokrovsky O.S., Bespalaya Y., Shirokova L.S., Vorobyeva T.Y. New York: Nova Science Publishers, 2021. P. 229–248.
  12. *Pörtner H.-O.* Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals// *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. 2002. V. 132. P. 739–761.
  13. *Peck L.S.* Ecophysiology of Antarctic marine ectotherms: limits to life// *Ecological studies in the Antarctic sea ice zone*. Eds. Arntz W.E., Clarke A. Berlin, Heidelberg: Springer, 2002. P. 221–230. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-59419-9\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-642-59419-9_29)
  14. *Guderley H.* Metabolic responses to low temperature in fish muscle// *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2004. V. 79. P. 409–427.
  15. *Scholander P.F., Flagg W., Walters V., Irving L.* Climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms// *Physiol. Zool.* 1953. V. 26. P. 67–92. <https://doi.org/10.1086/PHYSZOO.26.1.30152151>
  16. *Wohlschlag D.E.* Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica // *Antarct. Res. Ser. Am. Geophys. Union*. 1964. V. 1. P. 33–62.
  17. *Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A.* The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albula*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake// *Polar Biol.* 2018. V. 41. P. 1789–1799.
  18. *Økland F., Økland J.A.N., Økland K.* et al. The unexpected discovery of a brackish water amphipod, *Gammarus zaddachi* Sexton, 1912, found isolated at 150 m depth in an inland freshwater lake in Norway. *Crustaceana*. 2011. V. 84. P. 701–706. <https://doi.org/10.2307/23034318>.
  19. *Винберг Г.Г.* Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // *Журн. общ. биол.* 1976. Т. 37. С. 56–70.
  20. *West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.* A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. 1997. V. 276. P. 122–126.
  21. *Glazier D.S.* A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants // *Biological Reviews*. 2010. V. 85. P. 111–138.
  22. *Сущенко Л.М.* Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка, 1972. 195 с.
  23. *Daan S., Tinbergen J.M.* Adaptations and life histories // *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Eds. Krebs J.R., Davies N.B. Oxford: Blackwell Science, 1997. P. 311–333.
  24. *Kozłowski J., Konarzewski M., Gawelczyk A.T.* Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling // *Proc. Nation. Acad. Sci.* 2003. V. 100. P. 14080–14085. <https://doi.org/10.1073/pnas.2334605100>
  25. *Иванова Л.М.* Скорость потребления кислорода донными беспозвоночными // *Труды ВНИРО*. 1973. Т. 130. С. 159–172.
  26. *Ивлева И.В.* Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова думка, 1981. 232 с.
  27. *Arakelova K.S., Chebotareva M.A., Zabelinskii S.A.* Adaptive changes in oxygen consumption rate and lipid metabolism in *Littorina saxatilis* at parasitic invasion // *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2003. V. 39. P. 519–528.
  28. *McFeeters B.J., Xenopoulos M.A., Spooner D.E.* et al. Intraspecific mass-scaling of field metabolic rates of a freshwater crayfish varies with stream land cover // *Ecosphere*. 2011. V. 2. №13. <https://doi.org/10.1890/ES10-00112.1>
  29. *Vereshchagina K., Kondrateva E., Mutin A.* et al. Low annual temperature likely prevents the Holarctic amphipod *Gammarus lacustris* from invading Lake Baikal // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. 10532. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89581-x>
  30. *Jakob L., Axenov-Gribanov D.V., Gurkov A.N.* et al. Lake Baikal amphipods under climate change: thermal constraints and ecological consequences // *Ecosphere* 2016. V. 7. e01308.
  31. *Halcrow K., Boyd C.M.* The oxygen consumption and swimming activity of the amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures // *Comp. Biochem. Physiol.* 1967. V. 23. №1. P. 233–242.
  32. *Bozinovic F., Pörtner H.O.* Physiological ecology meets climate change // *Ecol. Evol.* 2015. V. 5. P. 1025–1030.

## ОБ УМЕНЬШЕНИИ РАЗМЕРОВ ОДНОВОЗРАСТНЫХ ВОЛКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ В XXI СТОЛЕТИИ

© 2023 г. В. А. Лобков\*

Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова, Украина 65058 Одесса, ул. Дворянская, 2

\*e-mail: zootuz2017@gmail.com

Поступила в редакцию 27.06.2022 г.

После доработки 01.08.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Сравнивали 4 краниологических параметра в двух группах прибылых волков, рожденных в период депрессии численности и выхода из нее (1950–1984 гг.) и рожденных на фазах ее пика и снижения (2000–2018 гг.). Установлено, что средние значения кондильобазальной длины и скуловой ширины самцов и самок первой группы оказались больше, чем у волков второй группы. Межглазничная ширина и заглазничная ширина существенно не изменились. Причиной временного увеличения некоторых параметров черепа могут быть проявления соматического гетерозиса, обусловленного перегруппировками населения и спариванием неродственных родителей на фазе депрессии численности.

*Ключевые слова:* волк, хронографические изменения размеров черепа, фазы численности, типы спариваний

**DOI:** 10.31857/S0367059723010079, **EDN:** GZMVRR

В настоящее время накопилось немало материалов по так называемой хронографической изменчивости млекопитающих. Одним из первых обратил на нее внимание С.С. Шварц, определив как "...комплекс изменений, которые претерпевают морфофизиологические особенности популяции во времени" [1, с. 421]. Различия морфологических признаков у особей, принадлежащих к разным последовательно появляющимся поколениям, были установлены у насекомоядных [2], грызунов [3–6], хищных [7–15] и человека [16]. Они соответствуют разным фазам динамики численности, вследствие чего их изучение способствует выяснению механизмов популяционной регуляции. Причины хронографической изменчивости окончательно не выяснены, поэтому ее исследования остаются актуальными.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение хронографических изменений черепа прибылых волков за последние 70 лет и объяснение вероятной причины этих изменений.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы 31 череп прибылых самцов и 21 череп прибылых самок волка, добытых охотниками в Северо-Западном Причерноморье на территории Одесской области (Украина) и прилегающих районов Молдавии. Площадь сбора материала составила около 40000 км<sup>2</sup>. С.Е. Ра-

менский с соавт. [8] считают, что до 9-месячного возраста различия в индивидуальных скоростях роста волков еще преобладают над эффектом года рождения, и поэтому промеры черепа в этом возрасте малопригодны для сравнений. Мы тоже использовали черепа самцов и самок в возрасте 9–12 мес., когда они почти достигают размеров взрослых особей.

В Северо-Западном Причерноморье рождение волчат обычно приходится на вторую половину марта–первую половину апреля [17]. Поэтому из исследования исключили черепа прибылых волков, добытых до конца декабря. Возраст волков определяли по методике И.Г. Гурского [18]. Черепа волков, рожденных в 1950–1984 гг., объединили в группу 1, а рожденных там же в 2002–2018 гг. – в группу 2. Ввиду малочисленности особей, добытых в один год, сравнивали средние групповые показатели самцов и самок, рожденных в указанные выше периоды. Измеряли только черепа от волков с известным полом, датой и местом добычи. Использовали 4 стандартных параметра: кондильобазальную длину черепа (КБД) и его ширину – скуловую (СШ), межглазничную (МШ) и заглазничную (ЗШ) [19]. Измерения проведены штангенциркулем с точностью до 0.1 мм лично автором. Статистическая обработка материалов включала процедуру проверки результатов измерений на соответствие закону нормального распределения с помощью критерия Шапиро-Уилки и методы

**Таблица 1.** Промеры черепа прибылых самцов волка Северо-Западного Причерноморья

Группы самцов по годам рождения	Промеры, мм			
	КБД	СШ	МШ	ЗШ
Самцы 1950–1984 гг.	236.5 ± 0.99	135.1 ± 1.59	43.3 ± 0.85	41.6 ± 0.51
Исследовано черепов	16	18	17	18
Самцы 2002–2014 гг.	222.1 ± 2.0	124.9 ± 1.62	41.9 ± 0.74	41.2 ± 0.44
Исследовано черепов	12	13	13	13
Критерий достоверности <i>t</i>	6.43	5.22	1.31	1.0

**Таблица 2.** Промеры черепа прибылых самок волка Северо-Западного Причерноморья

Группы самок по годам рождения	Промеры, мм			
	КБД	СШ	МШ	ЗШ
Самки 1955–1969 гг.	224.6 ± 2.12	127.47 ± 1.65	41.2 ± 0.77	41.2 ± 0.53
Исследовано черепов	11	10	11	12
Самки 2003–2018 гг.	209.7 ± 2.22	117.9 ± 1.74	40.4 ± 0.97	39.6 ± 0.88
Исследовано черепов	9	9	9	9
Критерий достоверности <i>t</i>	4.85	3.99	0.61	1.60

одномерной статистики [20]. Для проведения статистических расчетов использован пакет прикладных программ Stadia 7.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате измерения черепов волка (*Canis lupus* L.) из музейных коллекций С.Е. Раменский, В.С. Смирнов, И.Г. Гурский, М.П. Павлов [8] установили явление увеличения размеров одновозрастных волков в XX столетии. Показано, что кондиллобазальная длина черепа прибылых волков Украины и Молдавии старше 9 мес. с 1920 г. по 1976 г. увеличивалась в среднем на 0.31 мм в год. Выводы основывались на исследовании 102 черепов волков, рожденных в Украине и Молдавии, из которых 26 черепов прибылых особей, рожденных в 1950–1976 гг., хранятся в Зоологическом музее Одесского национального университета им. И.И. Мечникова. За последующие 4 десятилетия коллекция музея пополнилась десятками черепов волков Северо-Западного Причерноморья (в основном из Одесской области Украины). Это предоставило возможность продолжить наблюдения за изменениями черепов волков в регионе в конце XX и начале XXI столетий.

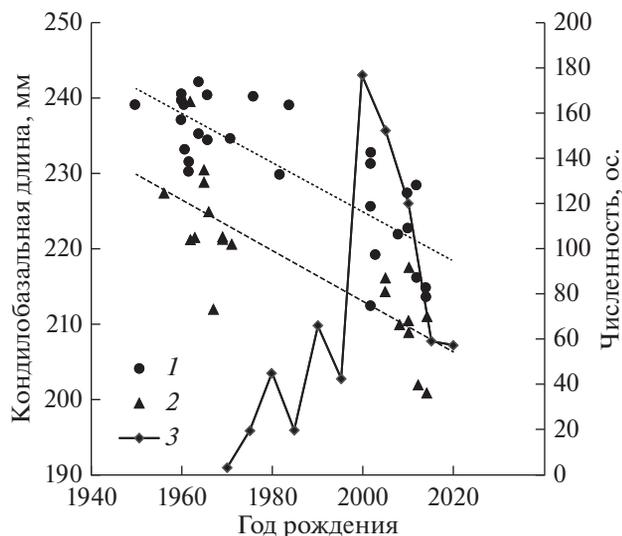
Численность волка в степной Украине была высокой в 1940-х гг., а с начала 1950-х гг. сменилась депрессией [21]. Большинство зверей первой группы (1950–1984 гг.) рождены в условиях низкой численности на фазе депрессии и начала выхода из нее. Косвенно об этом свидетельствует присутствие в сборах в этот период черепов, обозначенных как волко-собачьи гибриды. Извест-

но, что скрещивание волков с собаками происходит в периоды минимальной численности вида [22–24]. Все гибридные особи идентифицированы по внешним признакам (окрас, зонарность волос) и строению черепа к.б.н. И.Г. Гурским, к.б.н. С.Е. Раменским в 1950–1980-х гг. и д.б.н. А.М. Волохом в 2018 г., что отмечалось надписью на черепах. Все прибылые гибридные особи добыты в осенний период. Их черепа нами не изучались.

С 1970-х гг. численность волка в регионе начала возрастать. По данным ЦСУ УССР и ГКС Украины “2ТП-Охота”, максимальная численность волков в Одесской области (177 особей) пришлось на 2000 г. Звери из второй группы рождены на фазах пика и спада численности. Сравнение средних значений использованных нами промеров показывает, что кондиллобазальная длина черепа и скуловая ширина особей, рожденных на фазе депрессии численности и начала выхода из нее (1950–1984 гг.), больше соответствующих средних значений промеров черепа волков, рожденных в 2002–2018 гг., как в группе самцов, так и в группе самок (табл. 1, 2; рис. 1, 2).

Различия средних значений кондиллобазальной длины и скуловой ширины между первой и второй группами существенны и у самцов ( $p \leq 0.001$ ), и у самок ( $p \leq 0.002$ ). Значения межглазничной и заглазничной ширины как в группах самцов, так и самок в сравниваемых временных интервалах существенно не различаются ( $p \geq 0.05$ ).

Ранее, используя два разных методических подхода, авторы работы [8] выяснили, что с 1920 г. по

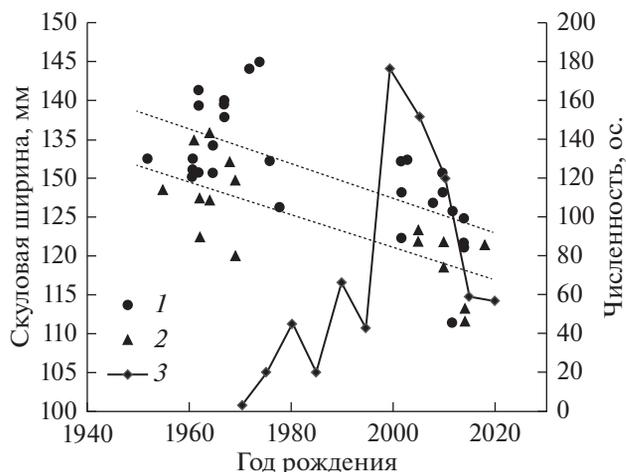


**Рис. 1.** Изменения кондильобазальной длины самцов и самок волка, тренды их изменений (1 – самцы, 2 – самки) и динамика его численности (3) в Одесской области (по данным ЦСУ УССР и ГКС Украины “2ТП-Охота”).

1976 г. кондильобазальная длина прибылых волков Украины и Молдавии увеличивалась на 0.334 и 0.286 мм/год соответственно. Если умножить эти числа на 56 лет, прошедших с 1920 г., то увеличение кондильобазальной длины должно составить, согласно нашим расчетам, 18.7 и 16.0 мм соответственно. Разницы средних значений кондильобазальной длины прибылых волков, рожденных с 1950 г. по 1984 г., и средних значений этого промера волков, рожденных после 2000 г., составили 14.4 мм у самцов и 14.9 мм у самок. Они сходны по величине со значениями, рассчитанными С.Е. Раменским с соавт. [8]. Только в XX столетии у самцов и самок на такие величины кондильобазальная длина увеличилась, а в начале XXI столетия она уменьшилась.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В степной зоне Украины с конца 1950-х гг. до начала 1970-х гг. наблюдалась депрессия численности волка [17], предшествовавшая последующему увеличению ее до пиковых значений, которые в Одесской области отмечены в 2000 г. [21] (см. рис. 1, 2). Прибылые волки первой группы в основном родились в 1960-е гг. незадолго до начала увеличения численности. Большие размеры рожденных в это время волков могут отражать явление, известное для мелких млекопитающих как эффект Читти [25]: на фазе роста численности особи крупнее, чем на фазе ее пика и спада. На фазу снижения численности пришлось рождение волков второй группы (см. рис. 1, 2). Размеры



**Рис. 2.** Изменения скуловой ширины самцов и самок волка, тренды их изменений (1 – самцы, 2 – самки) и динамика его численности (3) в Одесской области (по данным ЦСУ УССР и ГКС Украины “2ТП-Охота”).

кондильобазальной длины черепа и его скуловой ширины у них оказались достоверно меньшими.

Так как размеры черепа, как правило, отражают размеры тела особи, то можно считать, что прибылые волки во второй половине прошлого столетия стали крупнее, чем в его первой половине, а в начале XXI столетия снова уменьшились приблизительно на ту же величину, т.е. с первой половины XX столетия по настоящее время произошло циклическое изменение их размеров, которое сопровождало соответствующие изменения численности волков в этот период. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX столетии наблюдалось во второй половине депрессии и в начале выхода из нее при сравнении с размерами волков, рожденных ранее в период высокой численности и ее снижения в 1930–1940 гг. Аналогичное увеличение размеров прибылых волков рождения 1948–1977 гг. происходило и в Кировской области [8], начиная с фазы снижения численности (1948–1960 гг.) и на протяжении периода ее выхода из депрессии и последующего начала подъема, отмеченного в СССР в 1960–1970 гг. [26].

Установлено, что размеры черепа и тела в середине и во второй половине XX столетия увеличивались у американской куницы (*Martes americana* Turtor) на Аляске [27], лисицы (*Vulpes vulpes* L.) и барсука (*Meles meles* L.) в Дании [13], лисицы на северо-востоке Европы [10], выдры (*Lutra lutra* L.) в Норвегии [14], японской мыши (*Apodemus spe-ciosus* Temm.) и полевки Пратта (*Eothenomys smithii* = *E. kageus*) в Японии [28], а у рыси (*Lynx lynx* L.) на Аляске [15] и оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Wagner) в Северной Америке [29] они одновременно снижались. У волков и лисиц в центре Европейской России хронографиче-

ская изменчивость в конце XX—начале XXI столетий носила флуктуирующий характер [30, 31].

Существуют различные мнения о причинах хронографической изменчивости млекопитающих [32]. Объем настоящей статьи не позволяет описать их подробно, поэтому рассмотрим основные. Иногда хронографическую изменчивость объясняют колебаниями доступности и качества кормов. Скорость роста и масса тела молодых животных коррелируют с количеством пищи в период раннего онтогенеза. Некоторые авторы связывают увеличение размеров хищников с улучшением питания в последние десятилетия, обусловленным появлением свалок пищевых отходов и развитием растениеводства в Израиле [12, 33], увеличением количества трупов животных, погибших на автомагистралях, и численности дичи в Европе [13]. Повышенные минимальные температуры окружающей среды способствовали доступности пищи и экономии энергии для японской мыши, а также потребовали изменения рациона у полевки Пратта [28]. Глобальное потепление климата может влиять опосредованно, повышая продуктивность биоценозов или снижая глубину и сроки залегания снегового покрова, что делает более успешной охоту хищных зверей [15].

Питание волков в Северо-Западном Причерноморье в 1950–1960-х гг. было хуже, чем в последующий период. В те годы сельское хозяйство еще восстанавливалось после войны, недостаточно было развито животноводство. Дикий кабан (*Sus scrofa* L.) в степной зоне Причерноморья появился только в 1957 г., а косуля (*Capreolus capreolus* L.) в 1960-х гг. была еще малочисленной [21]. С середины 1970-х гг. косуля и дикий кабан стали обычными, увеличилась численность зайца-русака (*Lepus europaeus* Pall.). Стали быстро развиваться животноводство и промышленное бройлерное птицеводство, для которого был характерен массовый падеж птиц. Трупы утилизировали на многочисленных открытых свалках, доступных для хищников. И.Г. Гурский считает, что “Волки на юге Украины и в Молдавии живут в основном за счет домашних животных. Во многих случаях они достаются им в виде падали на скотомогильниках, которые они с большим постоянством посещают” [34, с. 491]. При этом истощенных волков не встречали [34].

Повсеместно с 1990-х гг. промышленное животноводство пришло в упадок, но появились частные предприниматели, скупавшие скот у населения для продажи мяса. Отходы выбрасывали за пределами населенных пунктов, и они служили доступным кормом для лисиц и волков. Нами свыше 12 лет отслеживается ситуация на такой свалке, возле которой круглогодично обитают и кормятся около десятка волков. Вероятно, это се-

мейная группировка, так как ежегодно из нее добывается несколько прибылых особей, что свидетельствует о регулярном размножении. Косвенно о достаточной обеспеченности волков пищей свидетельствует незначительное количество нападений на домашних животных при многочисленности волков в начале текущего столетия. Следовательно, в XXI столетии обеспеченность волков кормами в рассматриваемом регионе была хорошей и не могла ухудшать развитие прибылых особей. Однако их размеры оказались меньшими по сравнению с одновозрастными волками рождения 1950–1960-х гг., обитавшими в худших условиях. Избирательность добычи охотниками или крупных, или мелких особей исключается, так как волки в рассматриваемые периоды добывались одними и теми же неселективными способами в ходе облавных охот и случайной встрече при охоте на других животных.

На наш взгляд, хронографическая изменчивость размеров волка, как и некоторых других видов млекопитающих, в данном случае является проявлением соматического гетерозиса [35]. Установлено, что в Причерноморье стаи-семьи волка используют участки обитания площадью 300–600 км<sup>2</sup> и состоят из пары родителей, прибылых и нескольких переярков (молодых рождения прошлого года). Половое созревание происходит одновременно у самцов и самок в возрасте 22–23 мес., о чем свидетельствуют данные, полученные из зоопарков [17]. Эта особенность предполагает возможность спаривания сибсов. Кроме того, не исключаются спаривания детей с родителями: “Самцы переярки настойчиво преследуют взрослую самку (свою мать) в течке, несмотря на то, что отец их отгоняет. В семьях, где матерой погиб, один из переярков, спарившись, заменяет его” [17, с. 33]. Таким способом со временем формируются группы инбредных особей в разных участках пространственных группировок волка в Северо-Западном Причерноморье.

На фазе снижения численности волка в 1940–1950-х гг. происходила фрагментация его ареала. Группировки волков оказывались в пространственной изоляции друг от друга, что увеличивало вероятность спаривания родственных особей. Близкородственное размножение формирует группы инбредных особей, в животноводстве называемые генетическими инбредными линиями. Впоследствии, когда численность сократилась настолько, что из этих групп инбредных особей остались одиночные волки, должны были участиться их дальние перемещения в поисках особей противоположного пола. Известно, что спаривания домашних животных из разных генетических инбредных линий приводят к появлению гетерозиготных потомков с проявлениями соматического гетерозиса, выражающегося в увеличении размеров тела [36]. Поэтому волки, рожден-

ные в 1950–1960-х гг. на фазах глубокой депрессии численности и начала ее подъема от родителей, происходивших из разных групп инбредных особей, благодаря проявлению соматического гетерозиса оказались крупнее одновозрастных волков, но рожденных на фазах пика и снижения численности в 1930–1940-х гг. и на фазе следующего снижения численности в 2000–2018 гг.

Особенностью проявления гетерозиса является то, что увеличиваются размеры только у потомков первого поколения, рожденных родителями, происходящими из разных групп инбредных особей, а у особей следующих поколений он затухает [36]. При улучшении питания рост размеров частей тела должен происходить пропорционально. Однако у изученных нами черепов волка достоверно увеличились кондиллобазальная длина черепа и скуловая ширина, а межглазничная и заглазничная ширина существенно не изменились, что может свидетельствовать в пользу генетической обусловленности такого роста. Циклические, обратимые в чередующихся поколениях изменения кондиллобазальной длины и скуловой ширины при относительной неизменности других параметров наблюдали у лисиц [11] и крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld.) [3, 37].

Соматический гетерозис обычно сопровождается проявлениями репродуктивного гетерозиса [36]. На фазе пика и последующего снижения численности волка, наблюдаемых в СССР в 1940–1950-е гг. [26], в Центральном Черноземье плодовитость волчиц составляла  $4.8 \pm 0.39$  волчат [38], а в период депрессии численности с конца 1950-х гг. в том же регионе она увеличилась до  $6.93 \pm 0.17$  щенков [39]. Предполагаем, что и в Северо-Западном Причерноморье в эти годы она была повышенной и сочеталась с крупными размерами рожденных особей. Высокая плодовитость, вероятно, обеспечила следующий подъем численности волка в конце прошлого столетия (см. рис. 1, 2). Увеличение размеров черепа в сочетании с повышением плодовитости может дополнительно свидетельствовать в пользу гетерозиса.

Циклические изменения размеров волка, вероятно, отражают последствия чередования преобладающих типов спариваний (родственных и неродственных), обусловленных колебаниями численности, и являются обратимыми. Выводы некоторых авторов по изменениям размеров других видов млекопитающих иногда основываются на материале, подобранном не всегда корректно: использовали музейные коллекции, состоящие из черепов, собранных в разное время, из популяций, которые могли находиться на разных фазах динамики численности. Мы не отвергаем все предложенные объяснения хронографической

изменчивости морфологических признаков у некоторых видов, внешние условия в период онтогенеза непосредственно могут влиять на размеры взрослых особей. Но в случае с изменениями размеров прибылых волков Северо-Западного Причерноморья они не могут считаться главными. Обратимость изменений морфологических признаков у особей разных поколений, происходящих в ходе циклических изменений численности, при постоянстве условий обитания свидетельствует больше в пользу генетической природы этого явления.

Как природные, так и антропогенные внешние факторы могут влиять и опосредованно, изменяя частоту разных типов спаривания волков (родственных и неродственных), приводя в некоторых случаях к массовому проявлению эффекта гетерозиса. Благоприятные условия обитания, связанные с обилием и доступностью корма, снижают смертность, способствуют повышению плотности населения и обуславливают преимущественно оседлый образ жизни. В этот период учащаются родственные спаривания. Значительные сокращения численности после эпизоотий, многоснежных зим, интенсивного истребления и прочих факторов приводят к дальним перемещениям выживших волков. Родительские пары формируются особями, происходящими из разных инбредных групп. Поэтому в конце фазы глубокой депрессии численности и начале ее подъема рождаются крупные аутбредные индивиды с проявлениями соматического гетерозиса, а в последующих нескольких поколениях у волков, рождающихся на фазах пика и снижения численности, эффект гетерозиса уже не проявляется: их размеры уменьшаются, возвращаясь к изначальным. Увеличенные размеры особей, рожденных в период выхода из депрессии, являются временными, обусловленными гетерозисом, а относительно мелкие размеры волков, рожденных на остальных фазах численности, обусловлены как затуханием его проявления у аутбредных особей следующих поколений, так и началом проявлений инбредной депрессии у инбредных особей.

Исследование проведено на средства и в порядке личной инициативы автора. Автор благодарит канд. биол. наук, доцента Ю.Н. Олейника за помощь в математической обработке результатов и обсуждение отдельных положений статьи, а также всех сотрудников Зоологического музея Одесского национального университета, принимавших участие в сборе и коллекционной обработке черепов волков.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

При проведении исследований соблюдены этические стандарты, не использованы живые

животные. Обработывался только музейный кра-ниологический материал.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.
2. Сергеев В.Е., Онищенко С.С., Пермитин Д.В. Взаимосвязь популяционной динамики и хронографической изменчивости конкурирующих видов в зоне симпатрии // V съезд Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР. М., 1990. Т. 2. С. 65–66.
3. Лобков В.А. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. № 12. С. 1897–1899.
4. Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В. Изменение размеров взрослых ондатр во время акклиматизации на Приобском Севере // Рационализация хозяйственного использования биологических ресурсов Западной Сибири. Тюмень, 1988. С. 75–77.
5. Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В. Скорости однонаправленных изменений размеров ондатры и бобра при их акклиматизации на Севере // Грызуны: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 43–44.
6. Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В. Хронографическая изменчивость размеров тела и черепа ондатры // Ондатра: Морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. С. 47–56.
7. Раменский С.Е. (Рыбцов) С.Е. Экологические закономерности хронографической изменчивости *Capidae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 22 с.
8. Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г., Павлов М.П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX столетии // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 261–266.
9. Госьков А.М., Коротин Н.С. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. 2016. № 6. С. 468–471.  
<https://doi.org/10.7868/S0367059716060068>
10. Коротин Н.С. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы во второй половине XX века на северо-востоке Европы // Экология. 2018. № 1. С. 60–65.  
<https://doi.org/10.7868/50367059718010070>
11. Лобков В.А. О природе хронографической изменчивости морфологических признаков у млекопитающих // Экология и эволюция: новые горизонты: Мат-лы междунар. симпозиума, посвященного 100-летию академика С.С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. С. 170–172.
12. Yom-Tov Y. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years // Functional Ecology. 2003. V. 17. P. 323–327.
13. Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagoe H. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the 20th century: an effect of improved diet? // Evol. Ecol. Res. 2003. V. 5. P. 1037–1048.
14. Yom-Tov Y., Heggberget T.M., Wiig O., Yom-Tov S. Body size changes among otters, *Lutra lutra*, in Norway: The possible effects of food availability and global warming // Oecologia. 2006. V. 150(1). P. 155–160.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0499-8>
15. Yom-Tov Y., Yom-Tov S., MacDonald D., Yom-Tov E. Population cycles and changes in body size of the lynx in Alaska // Oecologia. 2007. V. 152. P. 239–244.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0653-3>
16. Волкова Т.В. Акцелерация населения СССР. М.: Изд-во МГУ, 1988. 72 с.
17. Гурский И.Г. Волк в Северо-Западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83(3). С. 29–37.
18. Гурский И.Г. Определение возраста волка (*Canis lupus L.*) по черепу // Вестник зоологии. 1973. № 3. С. 55–59.
19. Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определение млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1985. 382 с.
20. Лакин Г.Ф. Биометрия. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
21. Волох А.М. Охотничьи звери Степной Украины. Херсон: Гринь Д.С., 2016. 571 с.
22. Рябов Л.С. Волко-собачьи гибриды Воронежской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 6. С. 25–38.
23. Гурский И.Г. Гибридизация волка с собакой в природе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 1. С. 131–136.
24. Рябов Л.С. Новые данные о волках и их гибридах с собаками в Воронежской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 3. С. 39–45.
25. Boonstra R., Krebs C.J. Variability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations // Ecology. 1979. V. 60. № 3. P. 567–573.
26. Смирнов В.С. Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным // Экология. 1983. № 1. С. 69–76.
27. Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Jarrell G. Recent increase in body size of the american marten *Martes americana* in Alaska // Biol. J. of the Linnean Soc. 2008. V. 93. P. 701–707.
28. Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Climatic change and body size in two species of Japanese rodents // Biol. J. of the Linnean Soc. 2004. V. 82. P. 263–267.
29. Guralnick R., Hantak M.M., Daijiang Li I., Bryan S. McLean. Body size trends in response to climate and urbanization in the widespread North American deer mouse, *Peromyscus maniculatus* // Scientific Reports. 2020. V. 10:8882.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-65755-x>
30. Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв А.П. и др. Факторы полиморфизма краниометрических признаков лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*, Car-

- nivora, Canidae) в центре европейской части России // Зоол. журн. 2018. Т. 97. Вып. 9. С. 1–14. <https://doi.org/10.1134/S0044513418090064>
31. *Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П., Кораблёв А.П* и др. Изменчивость краниометрических признаков *Canis lupus*, Carnivora, Canidae в центре Европейской России // Заповедная наука. 2021. Т. 6 (1). <https://doi.org/10.24189/ncr.2021.008>
32. *Yom-Tov Y., Geffen E.* Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls // *Biological Reviews*. 2011. V. 86. P. 531–541. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x>
33. *Yom-Tov Y., Yom-Tov S.* Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zool. Anzeiger*. 2012. V. 251. P. 331–334.
34. *Гурский И.Г.* Численность и образ жизни по регионам. Украина и Молдавия // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 487–493.
35. *Лобков В.А.* Внутрипопуляционная регуляция численности млекопитающих. Одесса: ОНУ, 2016. 237 с.
36. *Иванова О.А., Кравченко Н.А.* Генетика. М.: Изд-во “Колос”, 1967. 415 с.
37. *Лобков В.А.* Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт, 1999. 272 с.
38. *Мертц П.А.* Волк в Воронежской области (экология хищника, организация борьбы) // Преобразование фауны позвоночных нашей страны (Биотехнические мероприятия). М.: МОИП, 1953. С. 117–135.
39. *Рябов Л.С.* Особенности размножения волков (*Canis lupus* L.) в Центральном Черноземье // Экология. 1988. № 6. С. 42–48.