

ISSN 0044-4596

Том 86, Номер 1

Январь–Февраль 2025



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 86, номер 1, 2025

(воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Продуктивность лесных экосистем в зависимости от экологических условий произрастания <i>С. И. Тарасов, Н. В. Герлинг</i>	3
О локальной видовой полнотности синантропных растительных сообществ Западного Кавказа и участии чужеродных видов в ее достижении <i>В. В. Акатов, Т. В. Акатова, Т. Г. Ескина, Н. М. Сазонец, С. Г. Чефранов</i>	17
Трансформация углеродного бюджета в среднетаежных ельниках на болотно-подзолистых почвах в процессе зимних сплошнолесосечных рубок <i>Н. В. Лиханова, К. С. Бобкова</i>	34
Пелагические альгоценозы Баренцева моря в области ледовой кромки в весенний период <i>П. Р. Макаревич, Е. И. Дружкова, В. В. Ларионов</i>	48
Формирование и экологические особенности сообществ паразитов морских окуней рода <i>Sebastes</i> (Perciformes: Sebastidae) в Северном Ледовитом океане <i>Ю. И. Бакай</i>	63

CONTENTS

Vol. 86, No. 1, 2025

(Indexed in “Current Contents”)

Productivity of forest ecosystems in dependence on ecological conditions of growing <i>S. I. Tarasov, N. V. Gerling</i>	3
On local species saturation of synanthropic plant communities in the Western Caucasus and the role of alien species in its achievement <i>V. V. Akatov, T. V. Akatova, T. G. Eskina, N. M. Sazonets, S. G. Chefranov</i>	17
Transformation of the carbon budget in middle-taiga spruce forests on swamp-podzolic soils during winter clear fellings <i>N. V. Likhanova, K. S. Bobkova</i>	34
Pelagic algocenoses of the Barents Sea in the area of the ice edge in the spring <i>P. R. Makarevich, E. I. Druzhkova, V. V. Larionov</i>	48
Formation and ecological features of the parasite communities of redfish of the genus <i>Sebastes</i> (Perciformes: Sebastidae) in the Arctic Ocean <i>Y. I. Bakay</i>	63

УДК 630*524:581.5

ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© 2025 г. С. И. Тарасов*, Н. В. Герлинг**

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: tarasov@ib.komisc.ru

**E-mail: gerling@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 06.03.2024 г.

После доработки 01.08.2024 г.

Принята к печати 15.01.2025 г.

Предлагается метод оценки биологической продуктивности лесных экосистем, позволяющий преодолеть недостатки, присущие традиционному методу, не учитывающему значительную статистическую неоднородность древостоев по ряду морфометрических параметров, изменяющихся в процессе развития лесной экосистемы. При разработке метода использовались концепции и средства теории стационарных случайных функций. Центральной идеей предлагаемого метода является понятие гипотетического среднего дерева, характеризующего рост чистого древостоя на основных стадиях его развития. Итоговым результатом такого методического подхода является индекс биопроодуктивности древостоя, дающий количественную оценку биопродуктивности и позволяющий сравнивать биопродуктивность чистых древостоев, произрастающих в различных климатогеографических условиях. Практическое применение метода рассматривается на примере древостоев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Дается оценка относительной погрешности индекса биопродуктивности древостоя пихты. Осуществлена валидация метода на основе выявления корреляционных зависимостей между индексом биопродуктивности древостоев пихты и экологическими оценками местообитаний, полученными с использованием фитоиндикаторных свойств напочвенного покрова.

DOI: 10.31857/S0044459625010017, EDN: SOUZHJ

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ

Способность живого вещества продуцировать биомассу является неотъемлемым свойством биосферы и носит название биологической продуктивности (Базилевич и др., 1986). Наиболее важная количественная оценка биологической продуктивности — это биологическая продукция сухого органического вещества или энергии, выражаемая в единицах массы (энергии) в единицу времени. В отношении наземных растительных сообществ биологическая продукция, понимаемая как интенсивность продукционного процесса (накопления органического вещества), подразделяется на четыре категории: общая первичная (GPP), чистая первичная (NPP), чистая экосистемная (NEP) и чистая биомная (NBP) (Базилевич и др., 1986). Чистая первичная продукция (NPP) может быть измерена

таксационными методами учета прироста фитомассы и используется как мера при сравнении биопродуктивности растительных сообществ.

Один из основных методов оценки первичной продукции деревьев и насаждений, основанный на прямом измерении фитомассы, предусматривает отбор образцов древесины стволов, ветвей и корней, вывод аллометрических уравнений, связывающих размеры структурных частей дерева с их фитомассой, последующую оценку абсолютно сухого вещества (а.с.в.) фитомассы отдельного дерева в начале и конце исследуемого периода и экстраполяцию последней на древостой (Newbould, 1970; Усольцев, Залесов, 2005; Клоерпель et al., 2007). В общем случае оценка первичной продукции отдельного дерева выполняется по соотношению:

$$Z = \Delta P + \Delta L + \Delta G, \quad (1)$$

где Z — первичная (чистая) продукция общей фитомассы дерева за период времени $\Delta t = t_2 - t_1$;

ΔP — разность значений общей фитомассы дерева, измеренных в моменты времени t_1 и t_2 ; ΔL — опад общей фитомассы за период наблюдения; ΔG — фитомасса, потребленная консументами за период наблюдения. Оценка опада общей фитомассы и фитомассы, потребленной консументами, затруднена, поэтому на практике слагаемыми ΔL и ΔG пренебрегают и определяют первичную продукцию как сумму приростов составляющих дерево фракций (с последующим пересчетом на насаждение (древостой)):

$$\Delta P = \Delta P_s + \Delta P_b + \Delta P_f + \Delta P_r, \quad (2)$$

где ΔP_s , ΔP_b , ΔP_f , ΔP_r — прирост стволов, ветвей, листвы и корней соответственно за период наблюдения. В связи с трудоемкостью оценки фитомассы корней, особенно у деревьев с большими диаметрами ствола, последнее слагаемое ΔP_r также часто отбрасывается или оценивается теоретически (Newbould, 1970; Усольцев, Залесов, 2005; Kloeppel et al., 2007).

Как правило, на практике оценкой NPP выступает величина

$$Z_t = \frac{\Delta P}{\Delta t}, \quad (3)$$

которая рассматривается как годичный прирост надземной части древостоя; чем больше величина Z_t , тем больше биопродуктивность древостоя.

Однако использование показателя “чистая первичная продукция” для сравнения биопродуктивности лесных насаждений не лишено недостатков в силу неоднозначности оценки NPP.

Морфоструктура чистого древостоя естественного происхождения в любой момент времени представлена индивидуумами разного возраста. Количество элементов древостоя изменяется со временем (подрост переходит в категорию деревьев, по разным причинам происходит отпад деревьев и т.д.); признаки, характеризующие размерность (диаметр, высота) и возраст элементов древостоя, сильно варьируют; кроме того, характеристики элементов древостоя изменяются со временем: развитие отдельных индивидуумов в пределах одной возрастной группы неравномерно (Мамаев, 1973).

Отсюда следует, во-первых, что древостой в каждый момент времени представляет собой новую статистическую совокупность по количеству единиц совокупности и по их качеству. Это означает, что измеренное значение какого-либо свойства древостоя, в частности чистой первичной продукции, в каждый момент времени будет разным. Во-вторых, сильная вариабельность признаков единиц древостоя не позволяет

считать их единицами одной генеральной совокупности даже в фиксированный момент времени. Таким образом, чистый древостой не является однородной статистической совокупностью. Следовательно, при оценке чистой первичной продукции древостоя объединение всех деревьев в одну выборку нерепрезентативно, т.е. не является адекватной статистической моделью.

Количественным показателем однородности статистической совокупности и информативности среднего значения какого-либо ее признака считается коэффициент вариации в виде $v = \sigma / x_{cp}$, где σ — среднее квадратическое отклонение признака, x_{cp} — среднее арифметическое значение признака. Стандартной шкалы оценки степени однородности не существует, например, в работе С.А. Мамаева (1973) предлагается шестиступенчатая шкала однородности статистической совокупности. Согласно этой шкале, нормальную количественную статистическую совокупность можно считать однородной по отношению к изучаемому признаку, если для коэффициента вариации признака выполняется условие $v \leq 20\%$. В то же время варьирование, например, диаметра ствола даже в одновозрастном насаждении сосны обыкновенной составляет 17–22%, кедрового — 30% (Мамаев, 1973). Поскольку диаметр ствола является основным параметром аллометрических уравнений при расчете массы органического вещества как дерева в целом, так и его структурных частей, то оценки массы, полученные на его основе, также будут отличаться сильной изменчивостью. В целом для любого чистого древостоя как статистической совокупности по ряду признаков характерна неудовлетворительная оценка однородности (Мамаев, 1973).

Методом, применяемым при статистическом анализе неоднородных совокупностей, является стратификация или группировка элементов имеющейся совокупности по какому-либо существенному признаку. Поскольку скорость роста дерева связана с его возрастом (Weiskittel et al., 2011; Гавриков, 2013), то естественна стратификация древостоя по возрасту деревьев, однако определение возраста каждого дерева является трудоемким. Как указывается в работе А.И. Бузыкина с соавт. (1985), в первом приближении размеры индивидов можно использовать как оценку принадлежности к общей экологической нише. В частности, можно принять, что величина диаметра ствола дерева является показателем его возраста. Тогда в качестве альтернативы

возрасту дерева как критерия группировки логично выбрать диаметр ствола или степень толщины. Однако в растительных сообществах, характеризующихся высокой изменчивостью признаков, одна лишь группировка не позволяет полностью решить проблему неадекватности статистической модели. Результаты наблюдений или опытов в растительных сообществах часто являются сложными теоретико-вероятностными объектами, принимающими различные значения при многократном повторении через регулярные промежутки времени. При изучении таких объектов полезным оказывается понятие случайной функции (Яглом, 1981).

Проведем группировку элементов древостоя по ступеням толщины и рассмотрим рост отдельного дерева, которое относится к определенной ступени толщины. Каждый год его надземная масса увеличивается на некоторую неизвестную величину, которая является случайной. Практически имеется только оценка прироста надземной массы дерева за период между двумя инвентаризациями, равный, как правило, 5–10 годам.

Последовательность годовых приростов отдельного дерева, по сути, является динамическим рядом, который можно рассматривать как реализацию случайной стационарной функции (рис. 1).

Такая модель процесса роста позволяет грубо оценить средний годовой прирост дерева как среднее по времени за период между двумя инвентаризациями $\Delta t = t_2 - t_1$.

В каждую категорию ступени толщины в древостое попадает несколько деревьев, в общем случае n . Считая реализации случайных функций, характеризующих прирост деревьев,

принадлежащих к одной категории, реализациями одного гипотетического среднего дерева и объединив их в ансамбль, можно оценить средний годовой прирост среднего дерева определенной ступени толщины по ансамблю (или числу реализаций) (рис. 2).

Полученные таким образом оценки среднего годового прироста среднего дерева для каждой категории ступени толщины, в свою очередь, можно рассматривать как характеристики гипотетического среднего дерева на некоторой стадии его развития. В рамках такой модели последовательность значений среднего годового прироста, поставленных в соответствие ступеням толщины, можно рассматривать как реализацию процесса изменения данной характеристики гипотетического среднего дерева.

Обобщая, можно сказать, что процесс развития древостоя в заданных условиях окружающей среды в среднем может быть описан как процесс развития гипотетического среднего дерева.

Таким образом, согласно новой статистической модели, имеется множество значений среднего годового прироста среднего дерева, которые определяют его биопродуктивность в заданных условиях на каждом этапе его жизненного цикла. Задача, требующая решения: на основании множества имеющихся значений оценить общую биопродуктивность среднего дерева, т.е. разработать единый количественный показатель биопродуктивности среднего дерева или, что эквивалентно в рамках данного рассмотрения, древостоя.

Обосновать выбор единственного показателя из ряда подобных сложно. Прирост дерева на определенной стадии развития как показатель процесса роста зависит от предшествующих

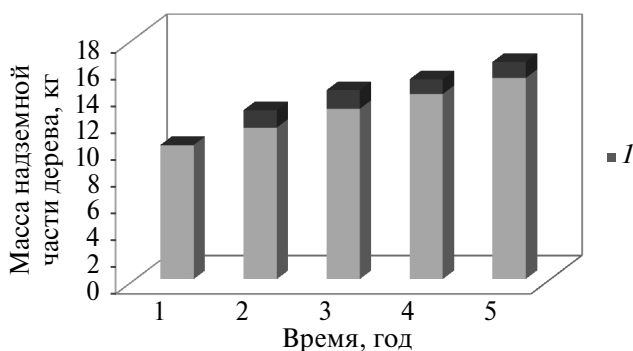


Рис. 1. Динамика годовых приростов j -го дерева: I — доля годового прироста в надземной фитомассе дерева.

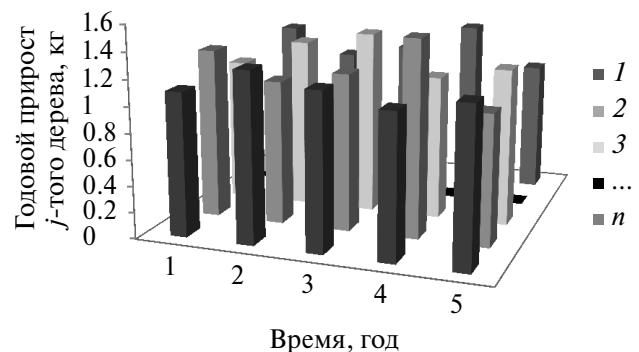


Рис. 2. Ансамбль реализаций случайных функций, характеризующих прирост деревьев одной ступени толщины: $1, 2, 3, \dots, n$ — номер дерева или реализации случайной стационарной функции прироста.

и последующих значений, не является уникальным и не характеризует биопродуктивность дерева в целом. Формально подобная задача формулируется как выбор лучшего показателя из аналогичного ряда и, на наш взгляд, соответствует задаче многокритериальной оптимизации. При решении задач такого типа часто применяется метод свертки, позволяющий множество частных показателей свести к единому интегральному (Штойер, 1992; Morganstein, Marker, 1997; Лотов, Поспелова, 2014). Практически оценка единого интегрального показателя часто реализуется как средняя взвешенная величина. В работе А.М. Должанского с соавт. (2017) показано, что при выборе лучшего представителя из соответствующего набора объектов целесообразно пользоваться средней арифметической взвешенной оценкой:

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^n k_i \cdot y_i}{\sum_{i=1}^n k_i}, \quad (4)$$

где y_i ($1 \leq i \leq n$) — единичный показатель; k_i — вес или коэффициент значимости показателя; n — число показателей.

Таким образом, средняя арифметическая взвешенная оценка средних годовых приростов гипотетического среднего дерева может рассматриваться как показатель его биопродуктивности и, соответственно, древостоя в целом.

МЕТОД ОЦЕНКИ БИОПРОДУКТИВНОСТИ

Формализуем изложенный подход на примере оценки биопродуктивности некоторого чистого древостоя или оценки биопродуктивности некоторой породы в составе смешанного древостоя.

На момент первой инвентаризации насаждения (момент времени t_1) имеется множество значений диаметров стволов деревьев на высоте 1.3 м $\{d_{1l}\}$ и значений высот деревьев $\{h_{1l}\}$, где l — число деревьев в насаждении, $l = 1, 2, \dots, N$. После второй инвентаризации (момент времени t_2) также имеется множество значений диаметров на высоте 1.3 м $\{d_{12}\}$ и значений высот $\{h_{2l}\}$. На основании этих данных могут быть получены оценки надземной массы а.с.в. для каждого дерева на момент первой и второй инвентаризаций $\{b_{1l}\}$ и $\{b_{2l}\}$. Таким образом, множеству значений аргументов $\{d_{lp}, h_{lp}\}$ может быть сопоставлено множество значений функции $\{b_{lp}\}$, где p — номер инвентаризации, $p = 1, 2$.

Если известны оценки надземной массы а.с.в. для каждого дерева на момент первой и второй инвентаризаций, то можно оценить прирост надземной массы а.с.в. для каждого дерева за время $\Delta t = t_2 - t_1$.

Обозначим прирост надземной массы а.с.в. j -того дерева определенной ступени толщины за время Δt как $B_{j,u_i} = b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}$, где $j = 1, 2, \dots, n_{u_i}$; $u_i = 4 + 4i$ — ступень толщины, $i = 0, 1, \dots, \infty$; n_{u_i} — число деревьев, приходящееся на ступень толщины u_i .

Рассматривая динамику изменения прироста отдельного дерева как реализацию случайной стационарной функции, можно оценить средний годовой прирост j -того дерева u_i -той ступени толщины как среднее по времени:

$$r_{j,u_i} = \frac{B_{j,u_i}}{\Delta t}, \quad (5)$$

где Δt — время между инвентаризациями.

Совокупность реализаций, описывающих динамику изменения годового прироста деревьев, принадлежащих к одной ступени толщины, образует ансамбль. Оценки, полученные согласно (5), актуальны для любого момента времени и любой ступени толщины. Для ступени толщины в произвольный момент времени они могут быть представлены в виде ансамбля или последовательности вида

$$\{r_{u_i}\} = (r_{1,u_i}, r_{2,u_i}, \dots, r_{j,u_i}, \dots, r_{n_{u_i},u_i}), \quad (6)$$

где $u_i = 4 + 4i$ — ступень толщины, $i = 0, 1, \dots, \infty$; $j = 1, 2, \dots, n_{u_i}$; n_{u_i} — число деревьев, приходящееся на ступень толщины.

Для наглядности представим последовательности средних годовых приростов надземной массы а.с.в. групп деревьев определенной ступени толщины u_i в виде таблицы (или матрицы):

$$\begin{pmatrix} r_{n_{u_0},u_0} & r_{n_{u_1},u_1} & \dots & r_{n_{u_i},u_i} & \dots & r_{n_{u_k},u_k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ r_{j,u_0} & r_{j,u_1} & \dots & r_{j,u_i} & \dots & r_{j,u_k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ r_{2,u_0} & r_{2,u_1} & \dots & r_{2,u_i} & \dots & r_{2,u_k} \\ r_{1,u_0} & r_{1,u_1} & \dots & r_{1,u_i} & \dots & r_{1,u_k} \end{pmatrix}, \quad (7)$$

где в общем случае $n_{u_0} \neq n_{u_1} \neq \dots \neq n_{u_k}$.

Более точная оценка среднего годового прироста надземной массы а.с.в. группы (ансамбля) деревьев определенной ступени толщины u_i может быть получена как среднее по ансамблю реализаций:

$$R_{u_i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{u_i}} r_{j,u_i}}{n_{u_i}}, i = 0, 1, \dots, \infty; j = 1, 2, \dots, n_i, \quad (8)$$

где r_{j,u_i} — средний годовой прирост надземной массы а.с.в. j -того дерева u_i -той ступени толщины; n_{u_i} — число деревьев, приходящееся на ступень толщины u_i . Последовательное применение уравнения (8) к каждому столбцу матрицы (7) преобразует ее в последовательность вида

$$\{R_{u_i}\} = (R_{u_0}, R_{u_1}, \dots, R_{u_i}, \dots, R_{u_k}), \quad (9)$$

которая, согласно предложенной статистической модели, рассматривается здесь как реализация динамики изменения прироста гипотетического среднего дерева в процессе жизненного цикла в заданных лесорастительных условиях. Каждое значение данной последовательности есть средний годовой прирост гипотетического среднего дерева в момент времени, когда его диаметр соответствует u_i -той ступени толщины.

Чтобы определить средневзвешенный годовой прирост среднего дерева согласно (4), необходимо оценить вес или значимость вклада каждого прироста R_{u_i} в общий прирост дерева на протяжении жизненного цикла.

Однако в силу случайности последовательности $\{R_{u_i}\}$ и возможного отсутствия отдельных ступеней толщины в общем ряду с целью стандартизации результатов целесообразно сгладить данную последовательность какой-нибудь известной функцией.

Вид функции, очевидно, должен быть согласован с процессом роста древесного растения. Модели роста и продуктивности, описывающие трансформацию древостоев и позволяющие осуществлять прогноз динамики их развития, широко известны в лесоводстве (Ecological modeling..., 2002; Суховольский, 2004; Исаев и др., 2005; Weiskittel et al., 2011). При моделировании распространен феноменологический подход, рассматривающий закономерности изменения средних свойств системы независимо от ее детальной структуры. Основой для моделирования лесных экологических систем при феноменологическом подходе служат уравнения роста популяции особей одного вида (Алексеев и др., 1992; Базыкин, 2003; Koya, Goshu, 2013).

Базовой моделью, описывающей ограниченный рост, является дифференциальное уравнение Ферхюльста, интегрирование которого дает выражение для логистической кривой роста. Логистическая кривая роста описывает процесс накопления фитомассы дерева (лесной экосистемы) от нулевого (минимального) значения до максимального значения, при достижении которого рост практически прекращается

(Алексеев, 1992). Отсюда следует, что зависимость прироста дерева от времени будет описываться некоторой колоколообразной функцией.

Практика дает следующий результат. Соответствие дискретного множества значений аргумента $\{u_i\}$ множеству значений функции $\{R_{u_i}\}$ ($i = 0, 1, 2, \dots, \infty$) есть не что иное, как дискретная функция $R_{u_i} = f(u_i)$. Аппроксимация этой функции, построенной с использованием натуральных таксационных данных, показывает, что хорошим приближением является функция плотности нормального распределения, которую в контексте данного рассмотрения удобнее записать в виде

$$f(u_i, a_1, a_2, a_3) = a_1 \exp\left(-\frac{(u_i - a_2)^2}{a_3}\right), \quad (10)$$

где $u_i = 4 + 4i$ — ступень толщины, $i = 0, 1, 2, \dots, \infty$; a_1 , a_3 — коэффициенты масштаба; a_2 — коэффициент сдвига.

Аппроксимировав дискретную функцию $R_{u_i} = f(u_i)$ функцией вида (10) и выбрав значения аппроксимирующей функции в актуальных точках u_i , получим новую сглаженную дискретную функцию $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$.

По определению функция (10), а следовательно, и функция \hat{R}_{u_i} имеют максимальное значение \hat{R}_{\max} в некоторой категории ступени толщины, характерное для данного древостоя в данных лесорастительных условиях. Разделив каждое значение \hat{R}_{u_i} на максимальное значение \hat{R}_{\max} , получим величину коэффициента значимости \hat{R}_{u_i} или вес:

$$k(\hat{R}_{u_i}) = \frac{\hat{R}_{u_i}}{\hat{R}_{\max}}, \quad (11)$$

где \hat{R}_{u_i} — оценка среднего годового прироста дерева u_i -той ступени толщины в данных условиях; \hat{R}_{\max} — оценка максимального среднего годового прироста дерева в данных условиях.

Тогда средний арифметический взвешенный годовой прирост среднего дерева данной породы в заданных условиях произрастания будет равен

$$\bar{R} = \frac{\sum_{i=0}^m \hat{R}_{u_i} \cdot k(\hat{R}_{u_i})}{\sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})}, \quad (12)$$

где \hat{R}_{u_i} — оценка среднего годового прироста дерева u_i -той ступени толщины в данных условиях; $k(\hat{R}_{u_i})$ — коэффициент значимости среднего годового прироста дерева u_i -той ступени толщины в заданных лесорастительных условиях; m — число ступеней толщины, принятых к рассмотрению. Практически для оценки индекса биопроductивности удобнее использовать значения \hat{R}_{u_i}

от минимального, соответствующего наименьшей рассматриваемой ступени толщины, до максимального, соответствующего ступени толщины, при достижении которой средний прирост дерева принимает максимальное значение.

Полученная величина характеризует общую биопродуктивность среднего дерева в данных условиях, а следовательно, и древостоя в целом, и вводится здесь как индекс продуктивности древостоя.

Если имеется N функций вида $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$, полученных для древостоев, произрастающих в различных экологических условиях, то сравнить продуктивность этих древостоев возможно, сравнивая индексы биопродуктивности \hat{R}_i , $i = 1, 2, \dots, N$, полученные для каждого i -того древостоя. При оценке индексов биопродуктивности в качестве максимального среднего годового прироста выбирается среднее годовое значение прироста, максимальное среди всех имеющихся приростов всех ступеней толщины всех рассматриваемых древостоев, или его величина задается, исходя из имеющейся дополнительной информации. Биопродуктивность среднего дерева и, согласно модели, древостоя в целом, имеющего величину \bar{R} максимальную среди полученных значений, будет наибольшей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Апробация разработанной методики была проведена на натурных данных, полученных в ходе исследований лесных насаждений с участием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), расположенных в таежной зоне Северо-Востока европейской части России в Прилузском, Княжпогостском, Троицко-Печорском и Вуктыльском административных районах Республики Коми.

В лесных насаждениях, выбранных по количеству пихты сибирской, были заложены постоянные пробные площади: ППП1 – размером 0.22 га, ППП2–ППП7 – размером 0.25 га. Лесотаксационные описания пробных площадей проводили по стандартной методике (ОСТ 56-69-83, 1983). Геоботанические описания сообществ приведены в соответствие с общепринятой методикой (Полевая геоботаника, 1964). Повторная инвентаризация насаждений была проведена через 4 года. Оптимальный срок вторичной инвентаризации – от 3 до 5 лет: за это время дерево не успевает перейти в следующую категорию ступени толщины.

В рамках поставленной в настоящем исследовании проблемы решались следующие задачи:

1. Сбор таксационных данных деревьев пихты сибирской $\{d_{jp}\}$, $\{h_{jp}\}$, где p – номер инвентаризации, $p = 1, 2$. Оценка надземной массы а.с.в. каждого дерева пихты сибирской b_{jp} , для оценки использовали аллометрические уравнения, полученные ранее (Тарасов, Герлинг, 2022); расчет величин $B_{j,u_i} = b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}$, где $j = 1, 2, \dots, n_{u_i}$; $u_i = 4 + 4i$ – ступень толщины, $i = 0, 1, \dots, \infty$; n_{u_i} – число деревьев, приходящееся на ступень толщины u_i . Деревья, утратившие вершину в результате слома, при расчетах не учитывались.
2. Оценка среднего по времени годового прироста надземной массы а.с.в. единичного дерева пихты согласно выражению (5).
3. Оценка среднего по ансамблю годового прироста надземной массы а.с.в. деревьев пихты, относящихся к ступени толщины u_i , согласно выражению (8).
4. Аппроксимация функций $R_{u_i} = f(u_i)$ функцией (10). Оптимизацию функций среднего годового прироста решали методом наименьших квадратов, оценка параметров проводилась для уровня значимости $\alpha = 0.05$ с использованием программного продукта KyPlot 6.0, version 6.0.2.
5. Формирование функций $R_{u_i} = v(u_i)$, которые использовались для оценки коэффициентов значимости согласно выражению (11). При формировании учитывались значения функции от минимальной ступени толщины до ступени толщины, в которой аппроксимирующая функция имеет максимум.
6. Расчет индекса биопродуктивности согласно выражению (12).

Погрешность индекса биопродуктивности. Погрешность индекса биопродуктивности древостоя пихты оценивалась следующим образом.

Согласно ранее проведенному анализу (Тарасов, Герлинг, 2022), интервал неопределенности результата оценки надземной биомассы а.с.в. дерева пихты равен $\pm \delta b_{j,u_i} = \pm 16.5\%$.

Относительная погрешность оценки прироста j -того дерева u_i -той ступени толщины $B_{j,u_i} = b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}$ за время Δt будет равна

$$\delta B_{j,u_i} = \frac{\Delta b_{j,u_i,2} - \Delta b_{j,u_i,1}}{b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}} = \frac{b_{j,u_i,2} \delta b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1} \delta b_{j,u_i,1}}{b_{j,u_i,2} - b_{j,u_i,1}}, \quad (13)$$

где $\delta b_{j,u_i} = \Delta b_{j,u_i} / b_{j,u_i}$; $\Delta b_{j,u_i}$ – абсолютная погрешность измерения b_{j,u_i} .

Учитывая, что

$$\delta b_{j,u_i,2} = \delta b_{j,u_i,1}, \quad (14)$$

получим

$$\delta B_{j,u_i} = \delta b_{j,u_i}. \quad (15)$$

Тогда оценка относительной погрешности среднего годового прироста j -того дерева u_i -той ступени толщины в момент времени t_2 как среднего по времени будет равна

$$\delta r_{j,u_i} = \frac{\delta B_{j,u_i}}{\Delta t} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}. \quad (16)$$

Соответственно, оценка относительной погрешности среднего годового прироста j -того дерева u_i -той ступени толщины в момент времени t_2 как среднего по ансамблю будет равна

$$\delta R_{u_i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{u_i}} \delta r_{j,u_i}}{n_{u_i}} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{u_i}} \delta b_{j,u_i}}{n_{u_i} \Delta t} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}. \quad (17)$$

Очевидно, что оценка дисперсии ошибки среднего годового прироста среднего дерева \hat{R}_{u_i} , полученная в процессе аппроксимации, свидетельствует только об адекватности модели имеющимся данным. В общем случае неопределенность результата измерения среднего годового прироста среднего дерева \hat{R}_{u_i} не может быть меньше, чем неопределенность результата измерения δR_{u_i} (Тарасов, Герлинг, 2022). Поскольку учет всех составляющих погрешности трудоемок и нецелесообразен, то минимальную относительную погрешность \hat{R}_{u_i} можно принять равной

$$\delta \hat{R}_{u_i} = \delta R_{u_i} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}. \quad (18)$$

Откуда следует

$$\begin{aligned} \delta \bar{R} &= \frac{\sum_{i=0}^m \delta \hat{R}_{u_i} \cdot k(\hat{R}_{u_i})}{\sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})} = \\ &= \frac{\delta b_{j,u_i} \sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})}{\Delta t \sum_{i=0}^m k(\hat{R}_{u_i})} = \frac{\delta b_{j,u_i}}{\Delta t}, \end{aligned} \quad (19)$$

где m — число ступеней толщины, принятых к рассмотрению.

В рамках данного исследования относительная погрешность индекса биопродуктивности древостоя пихты составила 4.1%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе тестирования предлагаемой методики оценки биопродуктивности чистого древостоя получены следующие результаты.

По ботанико-географическому районированию территория, где заложены постоянные

пробные площади ППП3, ППП4, ППП5, относится к южной части средней подзоны тайги, ППП1, ППП2 — к подзоне средней тайги, ППП6, ППП7 — к подзоне северной тайги (Юдин, 1954). Лесорастительные условия, а именно комплекс климатических, орографических, гидрологических и почвенных факторов, определяющих условия роста лесной растительности и динамику леса в местах отбора модельных деревьев, согласно многолетним исследованиям (Атлас..., 1997, 2010), различаются.

Характеристики древостоев пробных площадей приведены в табл. 1.

Геоботанические описания напочвенного покрова опытных участков, необходимые для оценки экологических условий местообитаний, приведены ниже.

ППП1. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 80%, доминантами выступают *Vaccinium myrtillus* L., *Rubus saxatilis* L., *Geranium sylvaticum* L. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 80% и представлено зелеными мхами.

ППП2. Травяно-кустарничковый ярус представляет собой мозаично расположенные пятна, чередующиеся с мертвым покровом, образованным опадом хвои. Проективное покрытие этого яруса 60%, он образован видами: *Oxalis acetosella* L., *Thalictrum minus* L., *Trientalis europaea* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Fragaria vesca* L. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса 80%. Данный ярус образуют виды р. *Hylocomium* и р. *Rhytidiadelphus*.

ППП3. Травяно-кустарничковый ярус развит слабо и распределяется пятнами среди доминирующей мертвой подстилки из хвои ели и пихты, листьев березы и осины. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 40% и представлен *Rubus saxatilis* L., *Glechoma hederacea* L., *Fragaria vesca* L. и *Equisetum sylvaticum* L. Мохово-лишайниковый ярус развит слабо. Его проективное покрытие составляет 30%. В составе этого яруса преобладает р. *Rhytidiadelphus*.

ППП4. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 80%. В видовом составе этого яруса встречаются: *Rubus arcticus* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt. Мохово-лишайниковый ярус имеет проективное покрытие 40% и составлен в основном зелеными мхами р. *Dicranum*.

ППП5. Травяно-кустарничковый ярус представляет собой мозаично расположенные пятна,

Таблица 1. Лесотаксационные характеристики древостоев пробных площадей

Номер ППП	Класс возраста	Состав	Порода	Густота, экз.×га ⁻¹	Запас, м ³ ×га ⁻¹	Средний диаметр, см	Средняя высота, м
1	VIII	3Ос3Пх2Е2Б	Осина	145	93.3	31.3	24.9
			Пихта	159	73.1	23.4	24.7
			Ель	309	66.8	18.0	18.8
			Береза	132	49.0	24.7	22.5
	Всего			745	282.3		
2		6Пх3Е1С	Пихта	572	222.4	22.7	21.7
			Ель	196	123.5	29.0	19.8
			Сосна	40	38.4	35.5	20.1
	Всего			808	384.2		
3		6Пх2Е1С1Б. ед. Ос	Пихта	868	155.0	16.0	21.8
			Ель	104	47.4	23.8	19.9
			Сосна	56	29.8	25.8	20.2
			Береза	108	40.5	23.7	24.0
			Осина	36	9.9	19.6	20.3
	Всего			1172	282.6		
4		4Е1Пх3Б1Ос. ед. С	Ель	240	75.9	22.0	19.3
			Пихта	192	23.2	14.4	16.3
			Береза	168	46.0	34.3	20.5
			Осина	24	22.0	42.8	26.0
			Сосна	12	9.1	29.7	23.0
	Всего			676	179.2		
5	IV	6Пх2Б1С1Е	Пихта	1084	162.6	15.4	18.9
			Береза	152	52.9	36.2	23.3
			Сосна	120	26.8	19.1	17.3
			Ель	56	24.5	24.5	17.0
	Всего			1412	226.9		
6		5Пх4Е1Б. ед. К	Пихта	1048	72.8	12.6	11.6
			Ель	164	59.0	23.5	17.0
			Береза	216	20.1	19.1	15.7
			Кедр	16	4.9	23.7	14.6
	Всего			1444	156.7		
7	VII	5Е3Пх1К1Б	Ель	220	131.3	28.8	19.9
			Пихта	760	82.7	14.3	15.4
			Кедр	28	27.1	37.1	19.0
			Береза	100	16.0	28.2	16.5
	Всего			1108	257.1		

чередующиеся с мертвым покровом, образованным опадом хвои и листьев. Проективное покрытие этого яруса составляет 40%. По видовому составу доминируют *Pyrola rotundifolia* L., *Rubus arcticus* L., *Dryopteris carthusiana* Vill., *Solidago virgaurea* L. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 40% и представлено зелеными мхами.

ППП6. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 80%. В видовом составе этого яруса доминирует *Vaccinium myrtillus* L., также встречаются *Linnaea borealis* L., *Lycopodium annotinum* L., *Trientalis europaea* L.,

Oxalis acetosella L. и *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 100% и представлено зелеными мхами.

ППП7. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 80% и представлен *Vaccinium myrtillus* L. как доминантом, а также *Linnaea borealis* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Lycopodium annotinum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Trientalis europaea* L. и *Orthilia secunda* (L.) House. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 100% и представлено зелеными

Таблица 2. Показатели качества и параметры регрессионных моделей среднего годового прироста надземной фитомассы а.с.в. среднего дерева пихты

Номер ППП	Оценка модели		Оценка параметров					
	R^2	нормированный R^2	коэффициенты	оценка	коэффициент Стьюдента	p -значение	нижний асимптотический 95% доверительный интервал	верхний асимптотический 95% доверительный интервал
1	0.9534	0.9400	a_1	7.0289	24.6896	0	6.3557	7.7020
			a_2	29.1037	32.4686	0	26.4001	31.2232
			a_3	374.3268	6.5582	0.0003	239.3586	509.295
2	0.9878	0.9851	a_1	12.0149	46.0079	0	11.4241	12.6057
			a_2	37.3054	64.4434	0	35.9959	38.6180
			a_3	437.1812	12.0165	0	354.8798	519.4827
3	0.9938	0.9920	a_1	12.1346	49.6493	0	11.5567	12.7126
			a_2	37.1105	40.2140	0	34.9284	39.2926
			a_3	372.8994	9.4801	0	279.8874	465.9113
4	0.9747	0.9579	a_1	9.9589	12.5991	0.0011	7.4434	12.4745
			a_2	27.6513	38.0979	0	25.3415	29.9611
			a_3	237.1779	5.6923	0.0107	104.5777	369.7781
5	0.9865	0.9826	a_1	13.4882	36.2172	0	12.6075	14.3688
			a_2	32.1080	57.7638	0	30.7936	33.4223
			a_3	255.6925	9.6463	0	193.0138	318.3712
6	0.9511	0.9348	a_1	6.9686	8.3715	0.0036	4.3194	9.6177
			a_2	20.3820	16.7503	0.0005	17.8056	26.1585
			a_3	126.8504	17.1481	0.0018	72.2396	174.4612
7	0.9965	0.9942	a_1	11.5757	10.6299	0.0018	8.1101	15.0413
			a_2	28.3086	12.7027	0.0011	21.2164	35.4009
			a_3	199.9267	4.4624	0.021	57.3458	342.5077

мхами. В микропонижениях встречаются пятна мхов р. *Sphagnum*.

Согласно изложенной выше методике, для каждого объекта исследования были получены оценки среднего годового прироста среднего дерева пихты в виде дискретных функций. Далее зависимости аппроксимировались функцией Гаусса. В табл. 2 приведены показатели качества аппроксимации и параметры регрессионной модели, описывающей средний годовой прирост надземной фитомассы а.с.в. среднего дерева пихты, рассчитанные для каждого древостоя пихты на рассматриваемых опытных участках. Результаты регрессионного анализа свидетельствуют

об адекватности всех моделей и статистической значимости параметров моделей.

На рис. 3 для примера приведен график, иллюстрирующий аппроксимацию дискретной функции среднего годового прироста среднего дерева $R_{u_i} = f(u_i)$, характеризующей древостой пихты на ППП1. Для расчета коэффициентов значимости использовались значения \hat{R}_{u_i} от минимального, соответствующего 4-й ступени толщины, до максимального, соответствующего 28-й ступени толщины.

На рис. 4 показаны регрессионные кривые среднего годового прироста среднего дерева, характеризующие древостой пихты на всех опытных участках. При оценке коэффициентов

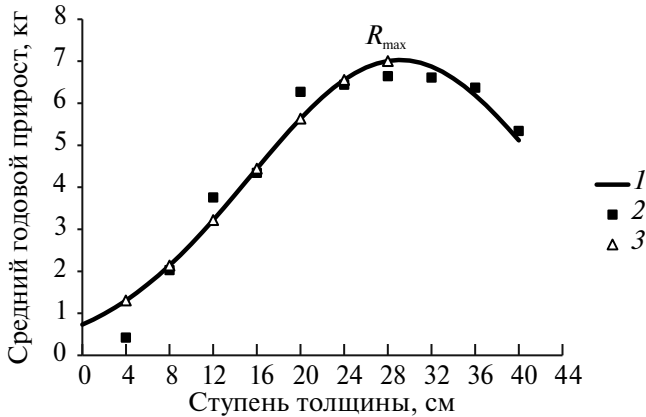


Рис. 3. График регрессии $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$ по ППП1: 1 – регрессия; 2 – наблюдаемые данные; 3 – предсказанные значения \hat{R}_{u_i} , использованные для оценки индекса биопродуктивности.

значимости в качестве максимального значения использовалось максимальное значение среднего годового прироста среднего дерева пихты, соответствующее 32-й ступени дерева, произрастающего на опытном участке ППП5.

В табл. 3 приведены значения индекса биопродуктивности древостоя пихты, полученные для каждого опытного участка. Там же для сравнения приведены значения годового прироста, полученные традиционным методом. Следует отметить, что указанные показатели не коррелируют. Согласно традиционному методу, опытные участки по продуктивности древостоев пихты распределены следующим образом: 5, 2, 3, 6, 7, 4, 1. Индекс биопродуктивности дает такое распределение опытных участков по продуктивности: 5, 3, 7, 2, 4, 1, 6.

Проверка релевантности индекса биопродуктивности. Валидацию индекса биопродуктивности осуществляли путем выявления корреляционных связей индекса с оценками экологических характеристик местообитаний на основе флористических признаков. В основу положен известный постулат о влиянии на биопродуктивность древесных растений экологических условий, в частности, богатства почвы минеральным питанием, освещенности и температуры (Одум, 1986).

Оценки экологических условий местообитаний находили по следующей методике. Приуроченность отдельных видов живого напочвенного

Таблица 3. Оценки биопродуктивности древостоев пихты, полученные разными методами

Параметр	Номер опытного участка						
	1	2	3	4	5	6	7
Индекс биопродуктивности древостоя, \bar{R}	5.2	7.9	8.8	6.7	10.1	5.0	8.6
Годичный прирост надземной части древостоя, Z_t	148.2	853.9	829.4	151.7	1079.5	813.8	484.4

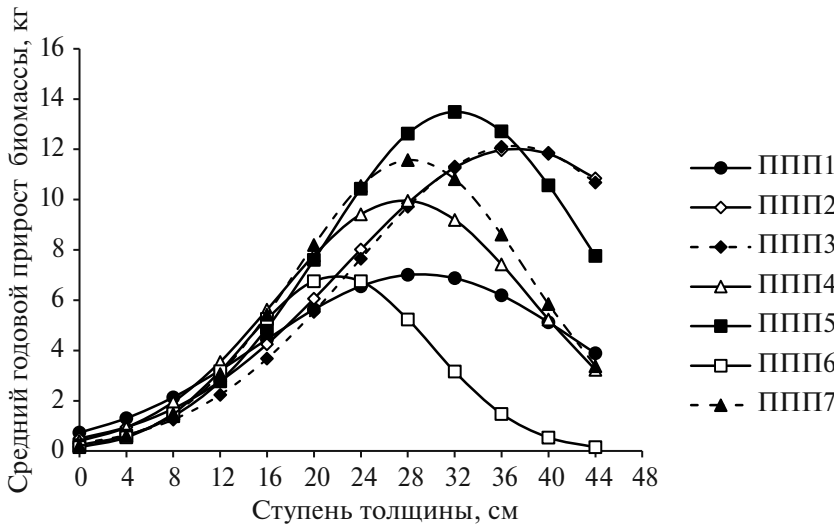


Рис. 4. Графики регрессий $\hat{R}_{u_i} = v(u_i)$, данные в соответствие опытным участкам.

покрова к определенным экологическим условиям является основным индикаторным свойством растительности. Основной индикационной единицей в этом случае служит вид (Виноградов, 1964). При оценке экологических условий местообитаний использовали флористические индикаторные признаки по экологической шкале Ландольта (<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm>). Координаты вида по шкале фактора рассматривали в качестве значений признака. Вместо значения обилия вида использовали количество видов с одинаковым экологическим оптимумом по фактору. По количеству отдельных видов с одинаковым значением экологического оптимума на определенном опытном участке (ППП) рассчитывали частоту встречаемости вида с определенным значением экологического признака. Все оценки делались в предположении непрерывности признака (Толстова, 2000). Оценку внешних условий обитания растений по соответствующему признаку находили следующим образом:

$$\bar{X} = \frac{\sum_{i=0}^n X_i \cdot \omega_i}{\sum_{i=0}^n \omega_i}, \quad i = 0, 1, \dots, n, \quad (20)$$

где X_i — значение экологического признака; $\omega_i = 100 \cdot n_i / n$ — частота встречаемости вида с экологическим признаком X_i , %; n_i — число видов на опытном участке с признаком X_i ; n — число всех видов на опытном участке.

Средние оценки экологических условий местообитаний по соответствующему признаку, полученные согласно (20), представлены

в табл. 4, там же даны оценки биопродуктивности древостоев пихты на опытных участках и количество экземпляров пихты в древостоях.

Для выявления наличия и силы связи индекса биопродуктивности (\bar{R}) и годового прироста (Z_i) надземной части древостоя с флористической оценкой местообитаний по различным экологическим признакам использовали непараметрический тест ранговой корреляции Кендалла. Анализ показал наличие статистически значимых положительных связей индекса биопродуктивности с флористической оценкой кислотности почвы, богатства почвы минеральным питанием, освещенности и термоклиматических условий опытных участков (табл. 5, статистически значимые коэффициенты корреляции выделены курсивом). Для годового прироста надземной части древостоя, рассчитанного согласно (3), связь с флористическими оценками экологических оптимумов местообитаний не выявлена, в то же время прослеживается статистически значимая корреляционная связь с количеством деревьев на опытных участках.

Значительная корреляционная связь индекса биопродуктивности с оценками экологических оптимумов местообитаний, достоверно ассоциируемыми с биопродуктивностью растительных сообществ, свидетельствует о релевантности и адекватности данного показателя проблеме оценки биопродуктивности растительных сообществ и позволяет рассматривать его как сообразную количественную меру биопродуктивности древостоя. Напротив, годичный прирост надземной части древостоя, рассчитываемый

Таблица 4. Средние оценки экологических условий местообитаний по соответствующему признаку (шкала Ландольта) и оценки продуктивности

Номер ППП	\bar{R} , кг×год ⁻¹	Z_i , кг×год ⁻¹	n , экз.	Средний экологический оптимум местообитания							
				М	Р	Н	Н	Д	Л	Т	С
1	5.2	148.2	39	3.0	2.3	2.4	4.0	3.8	2.1	2.8	2.8
2	7.9	853.9	123	2.9	2.6	2.4	3.7	4.0	2.1	3.1	2.9
3	8.8	829.4	194	3.0	2.8	2.8	3.5	4.0	2.6	3.2	2.8
4	6.7	151.7	46	3.0	2.3	2.3	4.0	3.7	2.4	2.9	2.9
5	10.1	1079.5	225	2.8	2.7	2.6	3.7	3.8	2.3	3.1	2.9
6	5.0	813.8	235	3.4	1.7	2.0	4.7	4.2	1.8	2.7	3.0
7	8.6	484.4	176	3.5	1.6	2.1	4.5	4.1	2.1	2.8	2.9

Примечание. \bar{R} — индекс биопродуктивности древостоя, модельная оценка; Z_i — годичный прирост надземной части древостоя; n — количество деревьев пихты сибирской в древостое; М — шкала влажности; Р — шкала кислотности почвы; Н — шкала богатства почвы минеральным питанием, особенно соединениями азота; Н — шкала содержания гумуса; Д — шкала механического состава и структуры почвы; Л — шкала освещенности; Т — шкала термоклиматических условий; С — шкала континентальности климата.

Таблица 5. Результаты одностороннего непараметрического теста Кендалла ($\alpha = 0.05$)

	Параметр	n , экз.	Экологический признак							
			М	R	N	H	D	L	T	C
\bar{R}	τ	0.429	−0.411	<i>0.524</i>	<i>0.524</i>	−0.488	−0.195	<i>0.619</i>	<i>0.586</i>	−0.238
	p -значение	0.088	0.105	<i>0.049</i>	<i>0.049</i>	0.064	0.272	<i>0.025</i>	<i>0.034</i>	0.226
Z_i	τ	<i>0.524</i>	−0.514	0.429	0.238	−0.195	0.000	0.143	0.293	0.238
	p -значение	<i>0.049</i>	0.058	0.088	0.226	0.272	0.500	0.326	0.181	0.226

Примечание. τ — коэффициент корреляции Кендалла; n — количество деревьев; М — шкала влажности; R — шкала кислотности почвы; N — шкала богатства почвы минеральным питанием; H — шкала содержания гумуса; D — шкала механического состава и структуры почвы; L — шкала освещенности; T — шкала термоклиматических условий; C — шкала континентальности климата. Статистически значимые коэффициенты корреляции выделены курсивом.

в соответствии с (3), не коррелирует с оценками экологических оптимумов местообитаний, что свидетельствует о его неэффективности.

Косвенным аргументом в пользу адекватности индекса биопродуктивности, по нашему мнению, можно считать орографические условия местности, обуславливающие специфический гидрологический режим.

Постоянная пробная площадь ППП5 расположена на пойменном участке левого берега р. Луза. По отношению к руслу реки она занимает повышенную центральную часть территории поймы, так называемую гриву. Особенностью гидрологического режима данной территории является периодическое (один-два раза в год) затопление ее паводковыми водами. Максимальная высота подъема воды, которую можно определить по следам, оставляемым паводком на стволах деревьев, составляет 60–70 см.

Насаждение на ППП3 расположено на террасном берегу р. Луза, вблизи устья р. Соль. С восточной, южной и западной сторон ППП3 окружена старицами, что указывает на пойменное происхождение рельефа. В настоящее время паводковые воды периодически (весна, осень) покрывают поверхность участка, высоту паводка и его продолжительность трудно оценить.

Опытная площадь ППП7 расположена на пойменном участке левого берега р. Подчерье между собственно рекой и скальной грядой высотой около 40 м. Кроме паводковых и талых вод для участка характерно наличие ключей, бьющих из скальной гряды.

Опытная площадь ППП2 расположена на склоне, образовавшемся в результате размыва террасного берега р. Вымь. ППП2 ориентирована с севера на юг и занимает всю ширину склона, равную приблизительно 20 м. Склон западной экспозиции с активно протекающими

процессами эрозии имеет уклон от 45 до 60°. Водосток на участке является периодическим и обусловлен таянием снегового покрова прилегающих территорий весной и осадками осенью. Значительная площадь водосбора обеспечивает аккумуляцию большого количества почвенных отложений.

Таким образом, как показывает анализ, наиболее продуктивные древостои приурочены к ландшафтам, которым присущ специфический гидрологический режим, а именно наличие периодического водного стока, обеспечивающего поступление значительных количеств почвенных отложений двух типов. Во-первых, аллювиальных отложений, состав которых определяется составом почв и материнских пород водосборных бассейнов рек, во-вторых, отложений, смытых и намытых родниковыми, талыми и дождевыми водами с прилегающих террасных участков в результате делювиального процесса. Существенное количество почвенных отложений обеспечивает более высокую продуктивность данных древостоев, что хорошо согласуется с данными фитоиндикации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен метод оценки биопродуктивности чистых древостоев, отличающийся от существующей в настоящее время практики оценки биопродуктивности независимостью от изменений возрастной и размерной структур древостоев в процессе жизненного цикла. Применение предлагаемого метода позволяет получить оригинальный показатель биологической продукции сухого органического вещества, запасаемого древесными растениями, — индекс биопродуктивности древостоя. Индекс биопродуктивности является адекватным показателем биологической

продуктивности и мерой, которая дает возможность количественно сравнивать биопродуктивность различных древостоев. Расчет индекса не требует измерения дополнительных параметров древостоя и основан на стандартных таксационных показателях, хотя в отличие от традиционного подхода процедура получения индекса является более сложной. Предлагаемый методический подход может быть расширен и на смешанные древостои путем его применения к конкретной породе в составе древостоя.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы НИР “Средообразующая роль и продуктивность лесных и болотных экосистем Европейского Северо-Востока России” (№ 125020501547-8).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С.*, 1992. Балансовая модель продукционного процесса в лесной экосистеме // *Экология*. № 2. С. 35–40.
- Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.*, 1992. Физическое и математическое моделирование экосистем. СПб.: Гидрометеиздат. 368 с.
- Атлас почв Республики Коми, 2010. Сыктывкар: Ин-т биологии, Коми науч. центр УрО РАН. 356 с.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии, 1997. М.: Дрофа. 116 с.
- Базилевич Н.И., Гребенников О.С., Тишков А.А.*, 1986. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука. 297 с.
- Базыкин А.Д.*, 2003. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований. 368 с.
- Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г.*, 1985. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. 94 с.
- Виноградов Б.В.*, 1964. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М.: Высш. шк. 328 с.
- Гавриков В.Л.*, 2013. Рост леса: уровни описания и моделирования. Красноярск: Сиб. федер. ун-т. 176 с.
- Должанский А.М., Бондаренко О.А., Петлёванный Е.А.*, 2017. Влияние вида средней взвешенной оценки на зависимость комплексного показателя качества от параметров объекта // *Приборы и методы измерений*. Т. 8. № 4. С. 398–407.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М.*, 2005. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // *Лесоведение*. № 1. С. 3–11.
- Лотов А.В., Поспелова И.И.*, 2014. Конспект лекций по теории и методам многокритериальной оптимизации. М.
<http://www.ccas.ru/mmes/mmeda/Lotov&Posp.pdf>
- Мамаев С.А.*, 1973. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука. 283 с.
- Одум Ю.*, 1986. Экология. М.: Мир. Т. 1. 328 с.
- ОСТ 56-69-83, 1983. Пробные площади лесоустойчивые. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР. 60 с.
- Полевая геоботаника, 1964. М.: Наука. Т. 3. 530 с.
- Суховольский В.Г.*, 2004. Экономика живого: Оптимизационный подход к описанию процессов в экологических сообществах и системах. Новосибирск: Наука. 140 с.
- Тарасов С.И., Герлинг Н.В.*, 2022. Оценка надземной биомассы *Abies sibirica* (Pinaceae) на Северо-Востоке европейской части России (Республика Коми) // *Растительные ресурсы*. Т. 58. № 4. С. 342–353.
- Толстова Ю.Н.*, 2000. Анализ социологических данных. Методология, дескриптивная статистика, изучение связей между номинальными признаками. М.: Научный мир. 352 с.
- Усольцев В.А., Залесов С.В.*, 2005. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. 147 с.
- Штойер Р.*, 1992. Многокритериальная оптимизация. Теория, вычисления и приложения. М.: Радио и связь. 504 с.
- Юдин Ю.П.*, 1954. Темнохвойные леса // *Производительные силы Коми АССР*. Т. 3. Ч. 1. Растительный мир. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 42–126.
- Яглом А.М.*, 1981. Корреляционная теория стационарных случайных функций. Л.: Гидрометеиздат. 280 с.
- Ecological Modeling in Risk Assessment: Chemical Effects on Populations, Ecosystems, and Landscapes, 2002 / Ed. Pastorok R.A., et al. Boca Raton: CRC Press LLC. 302 p.
- Kloppel B.D., Harmon M.E., Fahey T.J.*, 2007. Estimating aboveground net primary productivity in forest-dominated ecosystems // *Principles and Standards for Measuring Primary Production* / Eds Fahey T.J., Knapp A.K. N.-Y.: Oxford Univ. Press. P. 63–81.

- Koya P.R., Goshu A.T.*, 2013. Generalized mathematical model for biological growths // *Open J. Model. Simul.* V. 1. P. 42–53.
- Morganstein D., Marker D.*, 1997. Continuous quality improvement in statistical agencies // *Measurement and Process Quality*. N.-Y.: Wiley. P. 475–500.
- Newbould P.J.*, 1970. *Methods for Estimating the Primary Production of Forests*. Oxford: Blackwell Scientific. 62 p.
- Weiskittel A.R., Hann D.W., Kershaw J.A., Vanclay J.K.*, 2011. *Forest Growth and Yield Modeling*. N.-Y.: John Wiley & Sons Ltd. 415 p.

Productivity of forest ecosystems in dependence on ecological conditions of growing

S. I. Tarasov*, N. V. Gerling**

*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch, RAS
Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russia*

*E-mail: tarasov@ib.komisc.ru

**E-mail: gerling@ib.komisc.ru

Proposed is a method for assessing the biological productivity of forest ecosystems, which allows to overcome the disadvantages inherent in the traditional methods, not taking into account the significant statistical heterogeneity of stands on a number of morphometric parameters that change in the process of forest ecosystem development. The concepts and tools of the theory of stationary random functions were used in the development of the method. The central idea of the proposed method is the concept of a hypothetical average tree characterizing the growth of a pure stand at the main stages of its development. The final result of this methodological approach is the stand bioproductivity index, which provides a quantitative assessment of bioproductivity and allows comparing the bioproductivity of pure stands growing in different climatogeographical conditions. The practical application of the method is considered on the example of stands of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.). The relative error of the bioproductivity index of fir stands is estimated. The method was validated on the basis of revealing correlations between the index of fir stand bioproductivity and ecological assessments of habitats obtained using phytoindicator properties of the ground cover.

УДК 581.524.2

О ЛОКАЛЬНОЙ ВИДОВОЙ ПОЛНОЧЛЕННОСТИ СИНАНТРОПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА И УЧАСТИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В ЕЕ ДОСТИЖЕНИИ

© 2025 г. В. В. Акатов^{1, 2, *}, Т. В. Акатова², Т. Г. Ескина²,
Н. М. Сазонец¹, С. Г. Чефранов¹

¹Майкопский государственный технологический университет
Первомайская, 191, Майкоп, Республика Адыгея, 385000 Россия

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник
Советская, 187, Майкоп, Республика Адыгея, 385000 Россия

*E-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 18.09.2024 г.

После доработки 15.11.2024 г.

Принята к печати 02.02.2025 г.

Разрушение природных ландшафтов в сочетании с их дальнейшей урбанизацией рассматриваются в качестве одной из основных причин исчезновения видов. При этом данный процесс сопровождается проникновением на нарушенные местообитания чужеродных растений. Если на локальном уровне исчезновение аборигенных видов полностью компенсируется появлением чужеродных, то синантропные сообщества должны характеризоваться не меньшей полночленностью, чем естественные или полустественные сообщества того же района. Мы рассмотрели этот вопрос на примере растительных сообществ г. Майкопа, его окрестностей и близлежащих территорий (Западный Кавказ, 180–700 м над ур. м.). С этой целью мы сравнили видовое богатство сообществ с разным уровнем синантропизации, но со сходной продукцией. Дополнительно для каждого диапазона градиента продукции рассмотрено соотношение между числом чужеродных видов, аборигенных видов и общим числом видов в сообществах с высоким уровнем синантропизации. Для анализа было использовано 1256 проб сухой надземной биомассы. Результаты показали, что пробы биомассы, отобранные в синантропных сообществах, по сравнению с пробами, отобранными в естественных и полустественных сообществах, ожидаемо характеризуются существенно более высокой долей чужеродных видов растений, их долей среди синантропных видов, частотой их доминирования. При этом уровень их полночленности неодинаков на разных участках градиента продукции. Наиболее низким уровнем полночленности характеризуются сообщества (пробы биомассы) с высоким уровнем синантропизации (81–100%) и средней продукцией (50–150 г на 0.25 м²). Их видовое богатство на 15–25% ниже, чем в естественных (полустественных) сообществах, и на 20–40% ниже, чем в малонарушенных сообществах (с уровнем синантропизации от 1 до 20%). Синантропные, естественные (полустественные) и малонарушенные сообщества высокопродуктивных местообитаний (более 200 г на 0.25 м²) несущественно отличаются по данному признаку. Наиболее высоким уровнем полночленности характеризуются синантропные сообщества малопродуктивных местообитаний (менее 50 г на 0.25 м²). При этом можно предположить, что на участках 0.25 м² их видовое богатство близко к верхнему пределу.

DOI: 10.31857/S0044459625010026, EDN: SOTGMI

Рост численности и потребностей населения требует постоянного увеличения количества используемых ресурсов и площади освоенной территории (для расширения сельскохозяйственных угодий, роста числа и площади городов, сети дорог и т.д.). В результате к началу XX в. естественные ландшафты суши были разрушены

примерно на 20%, к началу XXI в. — более чем на 60%, к настоящему времени — более чем на 70% (Лосев, 2006; Сергеев, Кулеш, 2017). Хотя некоторые антропогенные нарушения во многом имитируют естественные (например, вызванные локальными изменениями климата или уровня грунтовых вод, заготовкой древесины, выпасом

домашних животных или традиционным земледелием), другие отличаются от них по характеру, частоте или масштабу (регулярная вспашка бывших лугов или степей, использование биоцидов, накопление в атмосфере, воде и почвах загрязняющих веществ, увеличение площади непроницаемых поверхностей и т.д.) (Kowarik, 1990; Marzluff, Ewing, 2001; McKinney, 2002, 2006; Stewart, Oke, 2012; English et al., 2022). При этом в наибольшей степени среда, растительный покров и биота в целом изменены в пределах промышленных зон и городов (Kowarik, 1990; Ruas et al., 2022), где трансформация среды нередко имеет необратимый характер (Marzluff, Ewing, 2001; McKinney, 2002, 2006) и заканчивается формированием местообитаний, которые можно рассматривать уже не столько как нарушенные, а как новые — произведенные человеком (McKinney, 2006; Карманова и др., 2021). В настоящее время города занимают относительно небольшой процент площади суши, однако он стремительно растет (McKinney, 2002, 2006; Антроп, 2004; Wania et al., 2006; Сергеев, Кулеш, 2017; Карманова и др., 2021). Поэтому разрушение природных ландшафтов в сочетании с их дальнейшей урбанизацией рассматривается в качестве одной из основных причин исчезновения местных видов (Czech et al., 2000; McKinney, 2002, 2006). Те из них, которые оказались способными адаптироваться к новым условиям и произрастать на антропогенных местообитаниях, получили название “апофиты” (Горчаковский, 1984; Kowarik, 1990).

По мнению палеонтологов, состояние природных комплексов во многом определяет характер эволюционных процессов (Красилов, 1969, 1973; Жерихин, 1979). В сбалансированных экосистемах с высоким видовым богатством и разнообразными механизмами биотической регуляции численности популяций происходит когерентная эволюция — плавная, относительно медленная, осуществляемая путем конкурентного замещения видов в рамках прежней экологической структуры и прогрессирующего сужения экологических ниш. Она направлена преимущественно в сторону усиления взаимодействия между компонентами сообществ и способствует росту их устойчивости. Но такое состояние может быть нарушено из-за биоценотических кризисов или крупномасштабных изменений среды (Красилов, 1973; Жерихин, 1979; Ricklefs, 1987). В этом случае в противовес лавинообразному исчезновению ранее существовавших видов

начинается процесс интенсивного видообразования, приобретающий также взрывной характер (некогерентная эволюция). По мнению В.В. Жерихина (1979), характерной чертой такой эволюции, направленной на освоение новой адаптивной зоны, является невозможность ее прогноза (в том числе из-за высокой вероятности появления видов с существенно новыми свойствами) и остановки внешним воздействием. Он предположил, что масштаб изменений среды и вымирания видов, наблюдаемых в последние десятилетия, может вскоре подвести биоту к ее началу.

В экологическом масштабе времени видовое богатство сообществ определяется процессами локального вымирания и колонизации видов (MacArthur, Wilson, 1963; Eriksson, 1993; Tilman, Pacala, 1993; Olivares et al., 2018, и др.). Скорость колонизации пропорциональна числу видов в региональном видовом пуле сообществ минус число видов, уже присутствующих в них (т.е. числу потенциальных колонизаторов, остающихся в видовом пуле — “темное разнообразие”, по: Pärtel et al., 2011, 2013). Скорость вымирания зависит от числа видов на участках сообществ, площади этих участков, абиотических и биотических условий среды. Чем больше размер регионального видового пула, тем большее число видов проникает в сообщества, тем в среднем меньшим числом особей они будут представлены на их участках, тем выше вероятность локального вымирания видов, тем ближе будет их видовое богатство к возможному верхнему пределу, т.е. к ситуации, когда процессы колонизации и исчезновения видов уравновесят друг друга (Terborgh, Faaborg, 1980; Cornell, 1993; Eriksson, 1993; Tilman, Pacala, 1993; Olivares et al., 2018, и др.). Растительные сообщества с видовым богатством ниже этого порога рассматриваются как неполноценные (Ricklefs, 1987; Olivares et al., 2018).

Размер видового пула сообществ определяется преимущественно региональными и историческими факторами: их площадью и степенью изоляции в настоящем и историческом прошлом, эволюционным возрастом, скоростью видообразования, крупномасштабными нарушениями, миграциями и т.д. (Ricklefs, 1987; Cornell, 1993; Pärtel et al., 1996; Cornell, Harrison, 2014; Zobel, 2016, и др.). Несмотря на то, что земледелие и строительство городов практикуются в течение тысячелетий, в масштабе эволюционного времени этот период можно считать относительно коротким. Поэтому флористические комплексы антропогенных местообитаний (видовые

пулы синантропных сообществ) было бы логично рассматривать как эволюционно молодые и окончательно не сформированные (Жерихин, 2003). Однако, как показала инвентаризация флор ряда городов мира (т.е. наиболее нарушенных человеком территорий), проведенная в разные годы (McKinney, 2002, 2006, 2008; Kühn et al., 2004; Hou et al., 2023), во многих из них произрастает даже большее число спонтанных (некультивируемых) видов растений, чем в их окрестностях, сельских районах или в более или менее нетронутых ландшафтах того же размера. Это может быть связано как с неоднородностью городской среды (Kühn et al., 2004; Wania et al., 2006; McKinney, 2008; English et al., 2022) и непрерывным появлением неиспользованных ресурсов (в результате частых нарушений растительного покрова; Davis et al., 2000, 2005), так и с активным проникновением в нарушенные сообщества чужеродных растений (Falinski, 1971; Kowarik, 1990; McKinney, 2002; Hope et al., 2003; Kühn et al., 2004; Wania et al., 2006; Qi et al., 2024). В частности, в некоторых из обследованных городов скорость исчезновения видов оказалась ниже, чем скорость иммиграции, но в других — наоборот (McKinney, 2002, 2006, 2008; Kühn et al., 2004; Hou et al., 2023). Одним из наиболее значимых отрицательных последствий этого процесса можно считать гомогенизацию биоты в крупном пространственном масштабе (Kowarik, 1990; Hope et al., 2003; Kühn et al., 2004; Kühn, Klotz, 2006; McKinney, 2006; Qian, Ricklefs, 2006; Wania et al., 2006; Qi et al., 2024). Но одновременно внутри- и межконтинентальные миграции синантропных растений способствуют локальному насыщению видами нарушенных и антропогенных местообитаний, а поэтому, возможно, снижают риск возникновения взрывного видообразования (некогерентной эволюции), по крайней мере в долгосрочной перспективе. Соответственно, если распространение чужеродных видов растений рассматривать в таком аспекте, то этот процесс нельзя считать однозначно негативным явлением.

В том случае, если исчезновение местных видов в результате разрушения природных ландшафтов полностью компенсируется проникновением в них чужеродных растений, можно ожидать, что растительные сообщества, состоящие преимущественно из таких видов и апофитов (т.е. с высоким уровнем синантропизации; Горчаковский, 1984), должны характеризоваться в локальном масштабе не меньшей

полночленностью, чем естественные или полусинантропные сообщества того же района. В настоящей статье мы попытались проверить это предположение на примере травяных сообществ Западного Кавказа с разным уровнем синантропизации и адвентивизации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Оценка уровня полночленности растительных сообществ

Существует несколько подходов к оценке данного феномена. Считается, что наиболее строгими из них являются экспериментальные или полевые наблюдения за результатами внедрения новых видов в сообщества (Раменский, 1924; Работнов, 1983; Olivares et al., 2018). В частности, с позиции этого подхода тот факт, что большинство вторжений чужеродных видов растений в сообщества регионов-реципиентов не влечет за собой исчезновение местных видов (Stohlgren, 2002; Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005; Thomas, Palmer, 2015), может свидетельствовать о неполночленности многих растительных сообществ, и в первую очередь синантропных. Однако высказывается мнение, что такие выводы нельзя считать окончательными, поскольку часто необходимы годы и даже столетия после вторжения новых видов, прежде чем сообщества достигнут нового равновесия (Работнов, 1983; Gilbert, Levine, 2013; Olivares et al., 2018). При этом косвенным свидетельством видовой неполночленности может служить положительная корреляция между разнообразием чужеродных и аборигенных видов, разово оцененным в однотипных сообществах (Moore et al., 2001; Shea, Chesson, 2002). В свою очередь, отрицательная связь между этими характеристиками может указывать на наличие прямой конкуренции между видами этих групп (Shea, Chesson, 2002; Celesti-Grapo et al., 2006; Popp, Kalwij, 2021).

Согласно гипотезе видового пула, о неполночленности сообществ свидетельствует прямо пропорциональная связь между локальным видовым богатством сообществ и размером их видового пула (региональным богатством). Отклонения от нее (полиномиальная регрессия) могут быть индикатором их видовой полночленности (Ricklefs, 1987; Cornell, Lawton, 1992; Cornell, 1993; Pärtel, Zobel, 1999). Большинство исследований с использованием данного подхода показало, что неполночленные биологические

сообщества встречаются гораздо чаще, чем полночленные (Pärtel et al., 1996; Lawton, 1999; Cornell, Harrison, 2014). Однако этот способ оценки рассматриваемого феномена критикуется по нескольким причинам, включая эффекты автокорреляции, проблемы с определением регионального видового пула и размера проб для оценки локального видового богатства, а также с интерпретацией линейной зависимости между значениями этих параметров (Keddy, Fraser, 1999; Srivastava, 1999; Herben, 2000; Loreau, 2000; Shurin et al., 2000; Hillebrand, Blenckner, 2002; Cornwell, Grubb, 2003; Akatov et al., 2005; Fox, Srivastava, 2006; Szava-Kovats et al., 2012; Cornell, Harrison, 2014; Michalet et al., 2015; Zobel, 2016; Olivares et al., 2018).

В соответствии с энергетической (species-energy) гипотезой (Wright, 1983) и объясняющей ее гипотезой “большого числа индивидуумов” (larger number of individuals; Srivastava, Lawton, 1998), количество доступной энергии (продуктивность среды обитания) может ограничивать число сосуществующих видов за счет ограничения плотности их особей (Wright, 1983; Currie, Paquin, 1987; Currie, 1991; Latham, Ricklefs, 1993; Hurlbert, Stegen, 2014). Это означает, что в полночленных сообществах с одинаковой продукцией (плотностью особей) видовое богатство должно быть сходным (Currie, Paquin, 1987; Francis, Currie, 1998; Cornell, Harrison, 2012; Ricklefs, He, 2016). Напротив, если сообщества со сходной продукцией или плотностью особей, но расположенные в разных местообитаниях, регионах или континентах, характеризуются разным видовым богатством, это может быть обусловлено в том числе разным уровнем их неполночленности (Garsia et al., 1993; Latham, Ricklefs, 1993; Kaspari et al., 2004; Longino, Colwell, 2011; Ricklefs, He, 2016; Akatov et al., 2022). В связи с этим обратим внимание, что, по данным Гарсии и его коллег (Garsia et al., 1993), солончаковые луга дельты Гвадалквивира (юго-запад Испании) имеют меньшее видовое богатство, чем сходные по биомассе рудеральные сообщества этого региона.

Разный уровень полночленности (неполночленности) однотипных сообществ предполагает разную среднюю плотность, а соответственно, и встречаемость особей формирующих их видов — чем ниже полночленность, тем выше их средняя встречаемость (т.е. соотношение между средним и общим числом видов на площадках, заложенных в пределах однородного

участка сообщества). Этот тест был опробован на примере растительных сообществ подвижных и неподвижных осыпей, лесных полей и изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа (Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2002; Akatov et al., 2005). Результаты показали хорошее соответствие предсказаниям теории динамического равновесия островной экологии Макартира и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1963). Результаты аналогичных исследований показали, что встречаемость видов в трансформированных человеком растительных сообществах низкогорной и высокогорной зон Западного Кавказа в среднем не выше, чем в расположенных рядом малонарушенных сообществах, а поэтому можно предположить, что уровень их полночленности в среднем не ниже (Акатов и др., 2013). Однако опыт использования данного теста остается очень ограниченным, а возможности, соответственно, неопределенными.

Наконец, следует обратить внимание, что в начале прошлого века Л.Г. Раменским (1924) было предложено принципиально иное представление о видовой полночленности (неполночленности) растительных сообществ. Под полночленными он понимал те из них, в состав которых входят все виды растений, способные в них произрастать (т.е. все виды их видовых пулов) (Раменский, 1924). В соответствии с этим пониманием, абсолютно полночленные сообщества, скорее всего, в природе не встречаются (Работнов, 1983). Относительно недавно на основе этого подхода был разработан индекс полночленности сообщества, равный логарифму соотношения между наблюдаемым и “темным” разнообразием. Под последним понимается число локально отсутствующих (не выявленных в этом сообществе) видов его видового пула (Pärtel et al., 2011, 2013). По мнению Пателя и соавт. (Pärtel et al., 2011), использование этой характеристики позволяет рассмотреть новые аспекты сходства (отличия) между видовым разнообразием сообществ разных географических регионов, местообитаний и трофических уровней. В последние годы наблюдается заметный рост интереса к этому подходу (Bello et al., 2016; Ronk et al., 2017; Tang et al., 2019; Fernandes et al., 2019; Carmona, Pärtel, 2020; Noreika et al., 2020; Trindade et al., 2020; Fanfarillo et al., 2024, и др.). При этом подчеркивается, что способы оценки уровня полночленности сообществ, разработанные на основе разных представлений об этом феномене, хотя и связаны между собой,

но предназначены для решения разных задач (Pärtel et al., 2013).

В нашей работе мы придерживались представления о видовой полнотности сообществ как о верхнем пределе видового богатства на их участках, обусловленном равновесием между процессами вымирания и колонизации видов. Для достижения поставленной цели мы оценивали относительный уровень полнотности разных сообществ по соотношению их продукции и видового богатства. Выбор данного метода был обусловлен несколькими причинами: (1) из-за высокого разнообразия местообитаний на нарушенных ландшафтах (особенно в городах) точное определение размера видового пула для каждого сообщества представляет собой очень сложную задачу; (2) результаты анализа связи между продукцией и видовым богатством сообществ трактуются менее противоречиво, чем между локальным видовым богатством и размером регионального видового пула; (3) этот тест позволяет оценить уровень полнотности одних сообществ по отношению к другим; (4) в период с 2014 по 2021 г. авторами был собран значительный объем данных по биомассе, составу и видовому богатству растительных сообществ района исследования. Дополнительно мы сопоставили разнообразие чужеродных видов с разнообразием аборигенных и общим видовым богатством в сообществах с высоким уровнем синантропизации.

Район и объекты исследования

Сбор фактического материала проводили на Западном Кавказе в долинах рек Белая и Курджипс в пределах г. Майкопа и его окрестностей, а также в Майкопском районе в окрестностях поселков Краснооктябрьский, Гавердовский (180–310 м над ур. м.) и Каменноостровский (370–700 м). Ровные и пологие участки этого района давно лишены лесной растительности и заняты в основном населенными пунктами, пустырями в их окрестностях, сельскохозяйственными угодьями и дорогами. Однако многие речные террасы, а также большая часть склонов невысоких горных хребтов покрыты широколиственными лесами с доминированием и содоминированием *Quercus robur* L., *Q. petraea* L., *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *A. glutinosa* (L.) Gaertn. и других видов, включающими многочисленные поляны антропогенного происхождения. В качестве объектов исследования использовали естественную

(полуестественную) и синантропную травяную растительность, в том числе сообщества лесных полян, опушек, старых и молодых залежей, пустырей разного происхождения, мест рекреации, старых газонов, скоплений строительного мусора, обочин и междоульяного пространства грунтовых дорог и т.д.

Метод сбора фактического материала

Использовали сухую надземную биомассу в качестве суррогатного показателя продукции растительных сообществ (Garsia et al., 1993; Bhattarai et al., 2004; Ma et al., 2010; Ricklefs, He, 2016). Пробы биомассы были отобраны с 2014 по 2021 г. на относительно однородных участках травяного покрова в период его наибольшего развития. Основная часть проб была отобрана регулярным способом на линейных трансектах, включающих 10 площадок площадью 0.25 м² каждая. Остальные отбирали сериями по 3–10 проб на участок. Всего было отобрано и обработано 1256 проб надземной биомассы. Для каждой пробы были определены: сухая биомасса в граммах (W), общее число видов (S), число природных (не синантропных) и синантропных видов (S_n и S_s соответственно), аборигенных (S_a) и чужеродных (адвентивных) видов (S_e); EL — доля чужеродных видов от общего числа видов в пробе (уровень адвентивизации сообществ); SL — доля синантропных видов от их общего числа (уровень синантропизации сообществ). Предполагалось, что SL отражает степень антропогенной трансформации сообществ (Горчаковский, 1984). Для групп проб со сходным уровнем синантропизации были определены: d — разнообразие доминантов ($S/\log N$, где S_d — число доминирующих видов в группах проб, N — число проб в группе); P и P_e — общее число и число чужеродных видов.

Разделение видов на аборигенные и чужеродные было выполнено согласно “Флоре Северо-Западного Кавказа” (Зернов, 2006). Включение видов в категорию синантропных основано на работе А.Л. Иванова (2019). В качестве синантропных были признаны как чужеродные, так и местные виды, отнесенные в этой работе к облигатным и факультативным рудеральным и сегетальным флорценоэлементам (Иванов, 2019). Номенклатура сосудистых растений дана в соответствии с базой данных POWO (Plants of the World Online; <http://www.plantsoftheworldonline.org>).

Методы анализа данных

Если уровень синантропизации (SL) не оказывает систематического влияния на видовое богатство (S) сообществ со сходной продукцией (W), то это может свидетельствовать о примерно равном уровне их полнотелности. Для проверки этого предположения мы разделили градиент биомассы сообществ (градиент W) на шесть участков (классов) разного размера (менее 50 г, 51–100, 101–150, 151–200, 201–300, более 300 г). Затем мы сравнили видовое богатство сообществ (проб биомассы) с разным уровнем синантропизации (0, 1–20, 21–40, 41–60, 61–80, 80–100%) для каждого участка градиента W . Мы использовали дисперсионный анализ (ANOVA) для проверки значимости влияния SL на значения S и апостериорный тест Тьюки, чтобы определить, какие сообщества существенно отличаются друг от друга в этом отношении.

Дополнительно сопоставили средние значения S_e , S_a и S в группах сообществ с высоким уровнем синантропизации ($SL > 0.6$) и сходной продукцией. Мы предположили, что монотонно убывающая связь между S_e и S_a в сочетании с отсутствием связи между S_e и S может свидетельствовать о конкуренции между чужеродными и аборигенными видами растений и о близости видового богатства синантропных сообществ (S) к верхнему пределу. В противном случае следует

ожидать монотонно возрастающую связь между S_e и S и отсутствие монотонно убывающей связи между S_e и S_a . Статистическую значимость разницы между средними значениями S и S_a на разных участках градиента S_e также оценивали путем однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Визуализацию полученных результатов осуществляли путем построения диаграмм. Расчеты проводили с использованием программы Microsoft Excel 2013 с надстройкой Real Statistic Data Analysis Tools.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика сообществ с разным уровнем синантропизации представлена в табл. 1 и на рис. 1. Из таблиц следует, что группы проб биомассы с наиболее высоким уровнем синантропизации по сравнению с пробами, отобранными в естественных и полуестественных сообществах, характеризуются существенно более высокими значениями разнообразия доминирующих видов (1), доли среди них чужеродных доминантов (2), частоты доминирования этих видов (3), продукции (сухой биомассой) (4), доли в пробах и их группах чужеродных видов растений (степенью адвентивизации сообществ) (5) и доли последних среди синантропных видов (6). При этом видовое богатство сообществ с высоким уровнем синантропизации (81–100%)

Таблица 1. Виды, наиболее часто доминирующие в растительных сообществах с разным уровнем синантропизации

SL , %	S_d	Доминирующие виды
0	7	<i>Bothriochloa ischaemum</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Chrysopogon gryllus</i> , <i>Cephalaria gigantea</i> , <i>Medicago falcata</i>
0.1–20	14	<i>Bothriochloa ischaemum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Equisetum telmateia</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Galega officinalis</i> , <i>Geranium sanguineum</i> , <i>Pentanema germanicum</i> , <i>Solidago canadensis</i>
21–40	11	<i>Medicago falcata</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Bothriochloa ischaemum</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Equisetum telmateia</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Crepis setosa</i>
41–60	22	<i>Solidago canadensis</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Crepis setosa</i> , <i>Equisetum telmateia</i> , <i>Erigeron annuus</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Melilotus officinalis</i>
61–80	33	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Melilotus officinalis</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Erigeron annuus</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Crepis setosa</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Trifolium repens</i>
81–100	35	<i>Erigeron annuus</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Acalypha australis</i> , <i>Parthenocissus quinquefolia</i> , <i>Polygonum aviculare</i> , <i>Bromus sterilis</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Amaranthus albus</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Erigeron canadensis</i>

Примечание. SL — уровень синантропизации сообществ, S_d — число доминантов в пробах биомассы с разным уровнем синантропизации. В ячейках виды расположены в порядке снижения частоты их доминирования в группах проб. Синантропные виды выделены полужирным, чужеродные — подчеркнуты.

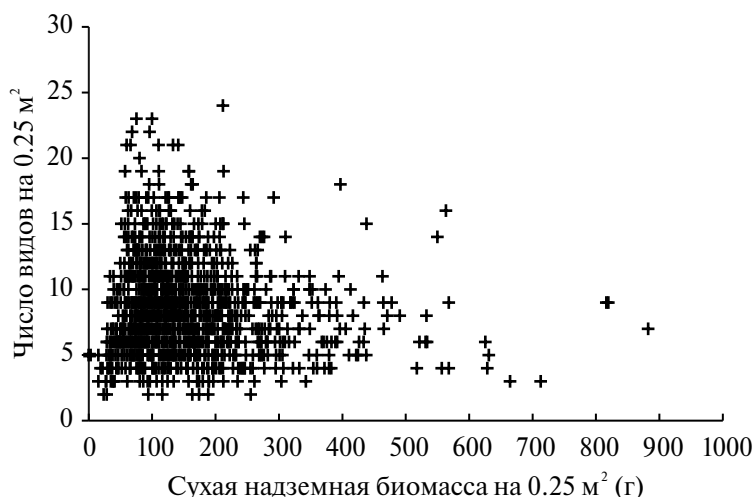


Рис. 1. Соотношение между продукцией (сухой надземной биомассой — W) и видовым богатством (S) изученных растительных сообществ.

Таблица 2. Характеристика сообществ (проб биомассы) с разным уровнем синантропизации

SL , %	N	d	W	S	P	P_e	P_e/P , %	S_e/S , %	S_e/S_s , %
0	94	3.5	92 ± 5.5	8.8 ± 0.4	90	0	0	0	0
0.1–20	147	6.5	114.8 ± 5	11.7 ± 0.4	148	4	2.7	2.1 ± 0.3	16.3 ± 2.7
21–40	257	4.6	153.4 ± 4.3	8.8 ± 0.2	172	8	4.7	6.3 ± 0.5	19.4 ± 1.6
41–60	262	9.1	150 ± 4.7	8.5 ± 0.2	208	16	7.7	11.6 ± 0.6	19.6 ± 1.6
61–80	243	13.8	169.3 ± 7.5	7.8 ± 0.2	173	24	13.9	16.2 ± 0.9	22.5 ± 1.2
81–100	263	14.5	190.5 ± 8.6	7.7 ± 0.2	187	28	15.0	29.1 ± 1.1	31.2 ± 1.2
F			21.2*	31.5*	—	—	—	165.6*	29.9*

Примечание. d — разнообразие доминантов в группах проб со сходным уровнем синантропизации ($S/\log N$, где S_d — число доминирующих видов в группах проб, N — число проб в группе); W — средняя продукция (сухая биомасса) на 0.25 м^2 ; P и P_e — общее число и число чужеродных видов в группах проб со сходным уровнем синантропизации; S , S_s и S_e — среднее число видов, число синантропных и чужеродных видов на 0.25 м^2 (средние значения характеристик даны с их стандартными ошибками). F — фактические значения критерия Фишера (* — они превышают критические при $p < 0.05$).

в среднем несколько ниже, чем естественных или полуестественных сообществ, а наиболее высокими значениями S характеризуются сообщества (группы проб) с уровнем синантропизации 1–20%.

На рис. 1 показано соотношение между продукцией (биомассой) и видовым богатством изученных сообществ (проб биомассы). Из рисунка видно, что связь между значениями этих характеристик имеет “заполненную” горбообразную форму, а соответственно, пробы как с разной, так и со сходной биомассой характеризуются существенно разным числом видов. Причем наиболее высокие значения S (21–23) были выявлены в пробах с промежуточными значениями W (60–140 г).

23% таких проб имеют уровень синантропизации от 40 до 60%. Классы SL от 1 до 20, 21–40, 61–80 и 81–100% включают по 16–18% таких проб, с отсутствием синантропных видов — 9.4%.

В табл. 3 показан вклад чужеродных видов растений в формирование растительных сообществ с разным уровнем синантропизации на разных участках градиента продукции (сухой биомассы). Из таблицы видно, что он ожидаемо растет при увеличении уровня синантропизации сообществ на каждом из участков этого градиента. При этом также видно, что в сообществах с уровнем синантропизации 41–80% более высокая степень адвентивизации видового состава наблюдается в более продуктивных сообществах.

Таблица 3. Среднее видовое богатство на 0.25 м² (*S*) и доля чужеродных видов в сообществах (*EL*) с разным уровнем синантропизации (*SL*) в разных диапазонах градиента сухой надземной биомассы (*W*)

<i>SL</i> , %	Классы сухой надземной биомассы (<i>W</i>)						<i>F</i>
	< 50 г	50–100 г	100–150 г	150–200 г	200–300 г	> 300 г	
0 (a)	5.6 ± 0.6	9.8 ± 0.6	10.0 ± 0.8	8.7 ± 2.2	–	–	–
1–20 (b)	7 ± 0.7 (4.0 ± 1.9)	13.0 ± 0.6 (1.8 ± 0.5)	12.5 ± 0.6 (2.1 ± 0.6)	9.5 ± 1.0 (1.8 ± 1.0)	8.6 ± 0.9 (2.9 ± 2.2)	–	(0.6)
21–40 (c)	4.4 ± 0.6 (0)	7.8 ± 0.4 (4.5 ± 1.1)	9.1 ± 0.4 (5.4 ± 1.0)	9.8 ± 0.4 (8.6 ± 1.3)	9.3 ± 0.5 (8.4 ± 1.2)	7.3 ± 0.8 (2.9 ± 2.9)	(3.9*)
41–60 (d)	6 ± 1.1 (0)	8.9 ± 0.4 (7.8 ± 1.1)	9.0 ± 0.3 (12.4 ± 1.0)	8.0 ± 0.4 (13.0 ± 1.3)	8.0 ± 0.5 (13.8 ± 1.8)	7.8 ± 0.8 (16.2 ± 2.9)	(4.7*)
61–80 (e)	7.1 ± 0.5 (3.5 ± 1.9)	7.7 ± 0.3 (10.1 ± 1.8)	8.3 ± 0.3 (16.7 ± 1.6)	7.3 ± 0.5 (15.3 ± 1.8)	8.1 ± 0.6 (19.7 ± 2.1)	7.4 ± 0.7 (28.8 ± 2.9)	(10.3*)
81–100 (f)	6.5 ± 0.6 (30.7 ± 6.8)	7.4 ± 0.3 (23.1 ± 2.3)	8.5 ± 0.5 (29.3 ± 2.4)	7.9 ± 0.5 (26.2 ± 2.5)	7.8 ± 0.4 (35.1 ± 2.5)	7.2 ± 0.4 (34.4 ± 2.1)	(3.7*)
<i>F</i>	2.6*	24.8*	10.5*	3.9*	1.4	0.1	
<i>Q</i>	c/e	a/e, f; b/a, c, d, e, f	b/a, c, d, e, f	c/d, e			

Примечание. В поле таблицы вне скобок представлено среднее видовое богатство (± стандартная ошибка) групп проб с разным уровнем синантропизации в разных диапазонах градиента сухой надземной биомассы (*W*); в скобках – степень их адвентивизации (*EL*). Наиболее высокие средние значения видового богатства выделены полужирным шрифтом и подчеркнуты. Для проверки статистической значимости влияния *SL* на значения *S* в целом, а также влияния *W* на *EL* использовался дисперсионный анализ (ANOVA). *F* – фактические значения критерия Фишера (* – они превышают критические при *p* < 0.05); *Q* – результаты анализа видового богатства проб с использованием апостериорного теста Тьюки (a, b, c, d, e и f – группы проб биомассы со сходным уровнем синантропизации; косой чертой отделены те из них, которые на уровнях значимости менее 0.05 отличаются друг от друга по данному признаку).

В сообществах с более высоким и более низким уровнем синантропизации эта закономерность выражена в меньшей степени или отсутствует. В табл. 3 представлено также видовое богатство растительных сообществ (*S*) с разным уровнем синантропизации и с разной продукцией. Однофакторный дисперсионный анализ выявил существенную (статистически значимую) разницу значений этой характеристики среди сообществ с разной долей синантропных видов в четырех из шести диапазонов градиента *W*. В частности, среди низкопродуктивных сообществ (менее 50 г на 0.25 м²) высокими значениями *S* характеризуются сообщества как с относительно низким (1–20%), так и с относительно высоким (61–80%) уровнем синантропизации. Среди проб со средней продуктивностью (вес сухой биомассы составляет от 50 до 200 г) наибольшее число видов было выявлено в тех из них, которые характеризуются низкими значениями *SL* (1–20% либо 21–40%). При этом в данном диапазоне градиента *W* число видов в пробах с наиболее высоким уровнем синантропизации (81–100%) на 15–25% ниже, чем в пробах с отсутствием синантропных видов, и на 20–40% ниже, чем в пробах с относительно низкой долей таких

видов (от 1 до 40%). В наибольшей степени эта разница выражена среди сообществ, имеющих биомассу от 50 до 100 г на 0.25 м². На участках градиента сухой биомассы от 200 до 300 г и более 300 г различие значений *S* в группах проб с разным уровнем синантропизации статистически не значимо. На рис. 2 показаны средние значения *S_a* и *S* в группах проб биомассы с высоким уровнем синантропизации (более 60%) на разных участках градиента *S_e*. Из него следует, что на наименее продуктивных местообитаниях (менее 50 г на 0.25 м²) сообщества с наиболее высоким числом чужеродных видов характеризуются наиболее низким числом аборигенных видов, и эта связь (монотонно убывающая) является статистически значимой (ANOVA, *F* = 7.28, *p* < 0.05). При этом разница между средними значениями *S* в пробах с разным числом чужеродных видов (*S_e*) статистически не значима (ANOVA, *F* = 1.87). В диапазоне градиента биомассы от 50 до 100 г пробы с наиболее высоким числом чужеродных видов характеризуются относительно низким числом аборигенных видов (ANOVA, *F* = 4.27, *p* < 0.05), но относительно высоким общим видовым богатством (*S*) (монотонно

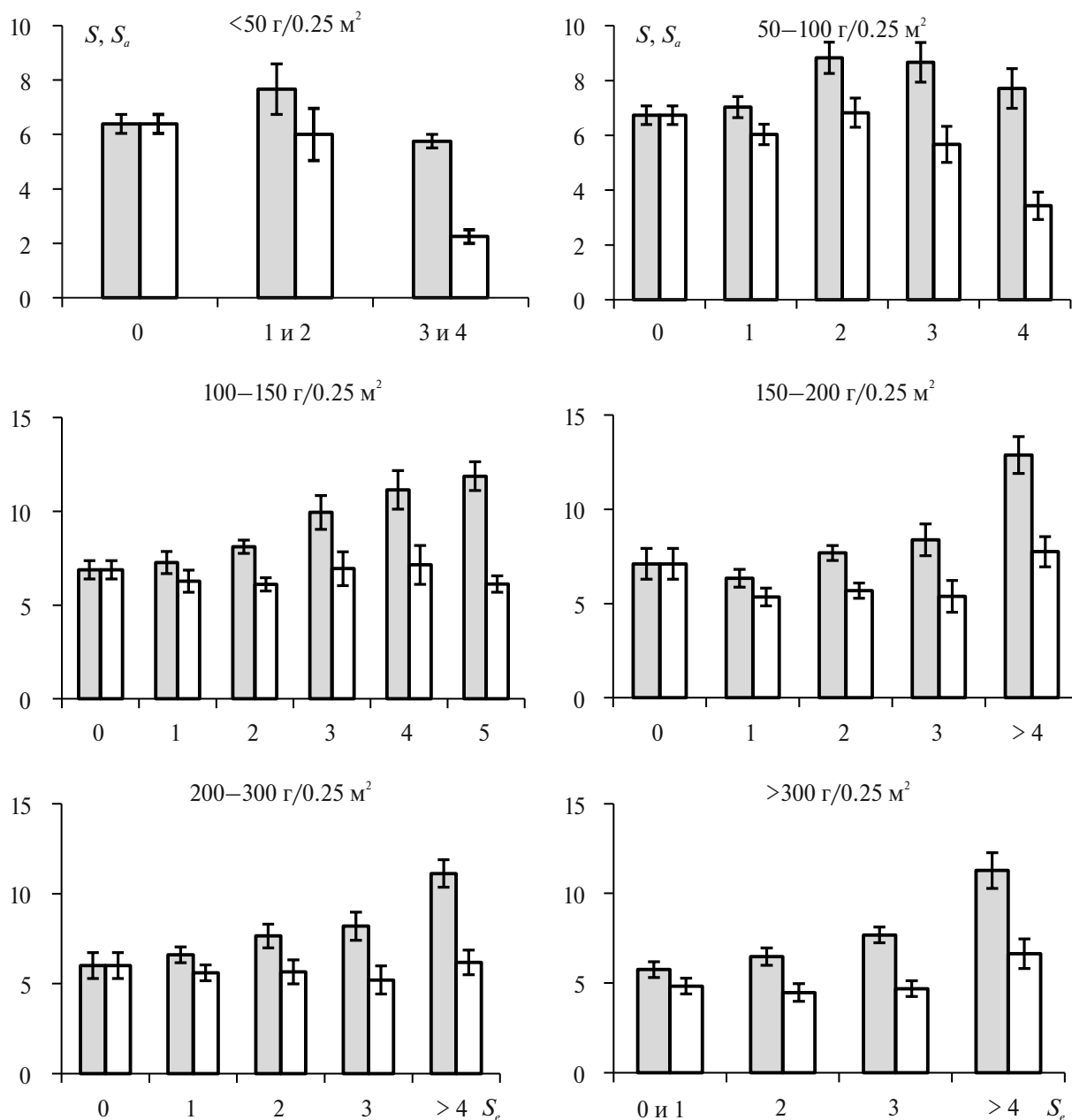


Рис. 2. Соотношение между числом чужеродных (S_e) и аборигенных (S_a) видов, а также общим числом видов (S), в группах проб биомассы с высоким уровнем синантропизации ($SL > 0.6$) и сходной продукцией. S – темные столбцы, S_a – светлые.

возрастающая связь, $F = 4.91$, $p < 0.05$). На четырех других участках градиента W (т.е. с сухой биомассой 101–150, 151–200, 201–300 и более 300 г) рост числа чужеродных видов сопровождается существенным ростом общего видового богатства сообществ (ANOVA, $F = 7.79$, 8.58, 8.04 и 15.63 соответственно, $p < 0.05$) и при этом относительной стабильностью в них числа

аборигенных видов (ANOVA, $F = 0.51$, 2.32, 0.30 и 2.60 соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами и представленные выше результаты можно объединить в две группы. Первые характеризуют общие закономерности

изменения растительного покрова района исследования на градиенте уровня его синантропизации. Вторые — относительную видовую полноту сообществ с разным уровнем синантропизации на разных участках градиента продуктивности. Результаты первой группы в значительной мере оказались ожидаемыми, поскольку выявленные нами закономерности ранее были неоднократно описаны на примере растительного покрова других регионов. В целом они могут быть сведены к следующему:

(1) Растительные сообщества с высоким уровнем синантропизации характеризуются существенно большим разнообразием доминирующих видов, чем естественные или слабонарушенные сообщества (с отсутствием или небольшой долей в их составе синантропных видов), что косвенно может свидетельствовать в пользу ранее сделанных наблюдений о высокой пространственной неоднородности трансформированных человеком участков растительного покрова, в первую очередь городов и их окрестностей (Kühn et al., 2004; Wania et al., 2006; McKinney, 2008; English et al., 2022; Акатов и др., 2024).

(2) Они характеризуются в среднем и более высокой продукцией. Это может быть связано, например, с более высокой исходной продуктивностью нарушенных местообитаний, а также с более теплым климатом городов, чем сопредельных территорий (городские острова тепла), повышенной влажностью, сглаженностью сезонной амплитуды климатических изменений, искусственно обогащенными почвами и т.д. (Mittelbach et al., 2001; Kühn et al., 2004; Wania et al., 2006; McKinney, 2008; Taha, 2017; Карманова и др., 2021; English et al., 2022; Ruas et al., 2022). Кроме того, было сделано предположение о нередко более эффективном использовании ресурсов чужеродными растениями, чем местными (the biomass ratio hypothesis; Grime, 1998; Vilá, Weiner, 2004).

(3) Между продуктивностью сообществ и их видовым богатством наблюдается криволинейная (одновершинная) зависимость — максимальное видовое разнообразие наблюдается в сообществах со средней продуктивностью (60–140 г). Аналогичный результат был получен нами ранее для естественных (полуестественных) сообществ Западного Кавказа и Предкавказья (Akotov et al., 2022), а также многими другими авторами для травяных сообществ разных регионов мира с умеренным климатом (Moore, Keddy, 1989; Garsia et al., 1993; Waide et al., 1999; Mittelbach et al., 2001; Cornwell, Grubb,

2003; Bhattarai et al., 2004; Pärtel et al., 2007; Zobel, Pärtel, 2008; Ma et al., 2010; Adler et al., 2011; Fraser et al., 2015; Bhattarai, 2017). Высказывается мнение, что монотонное увеличение видового богатства от низкого до среднего уровня продуктивности отражает снижение степени суровости окружающей среды и рост количества доступных ресурсов (Latham, Ricklefs, 1993; Bhattarai et al., 2004; Šimová et al., 2013). Снижение видового богатства при более высоких уровнях продуктивности может быть связано с вытеснением некоторых видов в результате конкуренции за свет, эффектом выборки или небольшим размером пула видов, способных произрастать в высоких травостоях (Grime, 1973; Oksanen, 1996; Bhattarai et al., 2004; Zobel et al., 2011; Šimová et al., 2013).

(4) Слабо или умеренно нарушенные растительные сообщества (уровень синантропизации 1–20 или 21–40%) в среднем характеризуются более высоким видовым богатством по сравнению с естественными (полуестественными) и сильно нарушенными. Эта закономерность известна как гипотеза “промежуточного нарушения” (Grime, 1973; Kowarik, 1990, 2008; Wilkinson, 1999; McKinney, 2008; Fakhry et al., 2020; Hou et al., 2023, и др.). В соответствии с ней, слабое или умеренное антропогенное воздействие на растительные сообщества способствует снижению интенсивности межвидовой конкуренции, высвобождению пространства и ресурсов и, как следствие, проникновению в них новых видов, в том числе чужеродных. Однако его усиление ведет к снижению видового богатства из-за относительно небольшого пула видов, адаптированных к высокой частоте нарушений (Kowarik, 1990).

(5) Доля чужеродных видов от общего числа видов в пробах (группах проб), так же как и от числа синантропных видов, растет на градиенте уровня синантропизации (степени нарушения) растительного покрова. В отдельных пробах биомассы, отобранных в сообществах, предположительно, наиболее нарушенных местообитаний, она превышает 30%, в группе этих проб — 15%. Данная закономерность является широко распространенной (Kowarik, 1990, 1995, 2008; McKinney, 2002, 2008; Kühn et al., 2004; Wania et al., 2006; English et al., 2022; Hou et al., 2023), но, по-видимому, не универсальной (Qi et al., 2024). По данным Коварика (Kowarik, 1990, 1995), в Европе наиболее высокая доля чужеродных видов выявляется в центральных районах крупных городов — 50–70%, в средних городах — 40–50%, в пригородах и населенных

пунктах меньшего размера — до 25–30%. Так как г. Майкоп является относительно небольшим по размеру населенным пунктом (численность его жителей составляет около 140 тыс. человек), можно сделать вывод, что наши результаты вполне соответствуют представленным выше данным. При этом отметим, что, по мнению некоторых других авторов, негативное воздействие на растительные сообщества небольших городов и мегаполисов имеет сходный характер (Ruas et al., 2022; Nou et al., 2023). Тот факт, что доля чужеродных видов в отдельных пробах преимущественно выше, чем в их группах (региональном богатстве), может свидетельствовать об их в среднем более высокой конкурентной способности в синантропных сообществах по сравнению с местными видами (Акатов и др., 2012).

Поскольку степень трансформации растительных сообществ, их продукция и видовое богатство разным способом связаны между собой, мы разделили градиент биомассы на несколько участков, а затем сравнили видовое богатство сообществ (проб) с разным уровнем синантропизации отдельно для каждого из них. В соответствии с энергетической гипотезой (Wright, 1983), в полночленных сообществах с примерно одинаковой продукцией видовое богатство должно быть сходным. Соответственно, если сообщества со сходной продукцией, но с разным уровнем синантропизации, характеризуются существенно разным видовым богатством, это может быть обусловлено разным уровнем их неполночленности. Если данное представление является правомерным, то полученные нами результаты могут свидетельствовать о более высокой степени неполночленности синантропных сообществ с продукцией от 50 до 200 г на 0.25 м² по сравнению с естественными (полуестественными) и малонарушенными сообществами, в отличие от сходных по уровню синантропизации сообществ с более низкой и более высокой продукцией. Этот вывод согласуется с гипотезой Грайма и Хьюстона (Grime, 1973; Huston, 1999), в соответствии с которой неполночленные сообщества с большей вероятностью должны наблюдаться на средних участках градиента суровости окружающей среды. Действительно, как было показано выше, низко- и высокопродуктивные местообитания характеризуются, как правило, более низким разнообразием видов (видовой емкостью) по сравнению с умеренно продуктивными местообитаниями, а соответственно, при прочих равных условиях для их насыщения

требуется меньший по размеру пул видов (региональное богатство).

Обратим внимание, что сравнение видового богатства синантропных сообществ с примерно равными по продукции естественными (полуестественными) лугами позволяет оценить только относительный уровень их полночленности. Причина — вероятная неполночленность самих эталонных сообществ. Как показали результаты наших исследований, опубликованные ранее (Akaton et al., 2022), луговые сообщества полян района исследования (эталонные сообщества) с сухой биомассой менее 50 г на 0.25 м² уступают по видовому богатству сообществам альпийских лугов (около 12 видов на 0.25 м²), с биомассой 50–150 г — сообществам степей и субальпийских лугов (12–18 и 16–22 вида соответственно), более 150 г — субальпийских лугов (15.4 вида). Ранее мы обосновали предположение, что значительную разницу в локальном видовом богатстве этих сообществ (степей и лугов разных горных поясов) можно объяснить особенностями их формирования в историческом прошлом (Akaton et al., 2022).

Чтобы уточнить вывод о степени полночленности сообществ с наиболее высоким уровнем синантропизации, мы оценили характер соотношения чужеродного и аборигенного компонентов видового разнообразия (S_e , S_a и S) в разных диапазонах градиента продукции. Для его интерпретации мы использовали представление, что монотонно убывающая связь между S_e и S_a в сочетании с отсутствием связи между S_e и S может косвенно свидетельствовать о прямой конкуренции между чужеродными и аборигенными видами растений и близости видового богатства сообществ (S) к верхнему пределу (Shea, Chesson, 2002; Celesti-Grapow et al., 2006; Popp, Kalwij, 2021). Результаты анализа показали, что такое соотношение между компонентами видового разнообразия наблюдается только в синантропных сообществах, сформированных на наименее продуктивных местообитаниях. Как следует из обзора Вании с соавторами (Wania et al., 2006), в публикациях приводятся разные варианты соотношения чужеродных и аборигенных видов растений. Некоторые из них свидетельствуют в пользу предположения о том, что в нарушенных сообществах чужеродные виды вытесняют местные. В других, напротив, показано, что связь между числом видов этих групп имеет положительный характер. Как следует из наших данных, одной из причин такой неопределенности может быть разная продуктивность изученных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, если проникновение на нарушенные местообитания чужеродных растений полностью компенсирует исчезновение местных, то на локальном уровне синантропные сообщества должны характеризоваться не меньшим уровнем полночленности, чем естественные или полустественные сообщества того же района. Мы рассмотрели этот вопрос на примере растительных сообществ относительно небольшого города, его окрестностей и близлежащих территорий. Результаты показали, что сообщества с более высоким уровнем синантропизации характеризуются, как правило, более высокой долей чужеродных видов в их составе. Можно предположить, что благодаря участию таких видов в формировании низко- и высокопродуктивных синантропных сообществ, их видовое богатство (а соответственно, уровень полночленности) несущественно отличается от сходных по продукции естественных (полустественных) и малонарушенных сообществ. Причем можно также предположить, что на участках 0.25 м² видовое богатство низкопродуктивных синантропных сообществ близко к верхнему пределу. Напротив, сообщества с высоким уровнем синантропизации и средней продукцией характеризуются относительно низким уровнем видовой полночленности. Такой результат хорошо согласуется с гипотезой Грайма и Хьюстона (Grime, 1973; Huston, 1999), в соответствии с которой неполночленные сообщества с большей вероятностью должны наблюдаться на средних участках градиента суровости окружающей среды.

В заключение отметим, что наши результаты получены на основе проб биомассы, отобранных на небольших пробных площадках (0.25 м²). Однако известно, что видовое богатство таких участков сообществ в меньшей степени зависит от размера видового пула и, соответственно, от исторических или региональных эффектов, чем крупных участков (Shurin et al., 2000; Akatov et al., 2005; He et al., 2005; Olivares et al., 2018; Onipchenko et al., 2020). Поэтому можно ожидать, что сообщества с разным уровнем синантропизации будут характеризоваться существенно более разным видовым богатством (а соответственно, и уровнем полночленности), если оно будет оцениваться на участках площадью более 0.25 м².

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках проекта Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 16-04-00228 и 20-04-00364) и государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № FZRG-2024-0012).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., Акатова Т.В.*, 1999. Видовая неполночленность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 3. С. 32–37.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г.*, 2024. Оценка степени антропогенной трансформации послелесной растительности пос. Гузерипль и его окрестностей (Республика Адыгея, Западный Кавказ) по составу и структуре комплексов доминирующих видов // Новые технологии / New technologies. Т. 20. № 3. С. 103–114.
<https://doi.org/10.47370/2072-0920-2024-20-3-103-114>
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С.*, 2012. Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа // Росс. журн. биол. инвазий. № 2. С. 2–15. [Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Zagurnaya Yu.S., 2012. Relative competitiveness of adventive plant species in herbaceous communities of the Western Caucasus // Russ. J. Biol. Invasions. V. 3. № 4. P. 235–242].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г.*, 2013. Есть ли эффект компенсации плотностью в растительных сообществах антропогенных местообитаний? // Экология. № 6. С. 403–412. [Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G., 2013. Is there a density compensation effect in plant communities of anthropogenic habitats? // Russ. J. Ecol. V. 44. № 6. P. 445–454].
- Горчаковский П.Л.*, 1984. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. № 5. С. 3–16.
- Ескина Т.Г.*, 2002. Площадь и степень изоляции как факторы варьирования видовой полночленности фитоценозов лесных полей Северо-Западного

- Кавказа // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Сер. Ест. науки. № 4. С. 87–89.
- Жерихин В.В., 1979. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С. 113–133.
- Жерихин В.В., 2003. Механизмы филоценогенеза // Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 448–459.
- Зернов А.С., 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК. 664 с.
- Иванов А.Л., 2019. Конспект флоры российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь: Изд-во СКФУ. 341 с.
- Карманова Т.Н., Феоктистова Н.Ю., Фетисова Е.А., Мосалов А.А., Суров А.В., 2021. Экология города: ретроспектива и перспективы изучения // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 3. С. 163–174.
- Красилов В.А., 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Мат-лы симп. Владивосток: ДВ филиал СО АН СССР. С. 12–30.
- Красилов В.А., 1973. Этапность эволюции и ее причины // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 2. С. 227–240.
- Лосев К.С., 2006. Преобразование естественных ландшафтов // Современные глобальные изменения природной среды. В 2-х томах. Т. 2. М.: Науч. Мир. С. 203–212.
- Работнов Т.А., 1983. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 296 с.
- Раменский Л.Г., 1924. Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения // Вестн. опытного дела Средне-Черноземной области. Январь–февраль. Воронеж: Обл. ред. изд. комитета НКЗ. С. 37–73.
- Сергеев Ю.Н., Кулеш В.П., 2017. Проблемы циклического и стационарного развития цивилизации в глобальных моделях // Биосфера. Т. 9. № 1. С. 13–47.
- Adler P.B., Seabloom E.W., Borer E.T. et al., 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness // Science. V. 333. P. 1750–1753.
- Akatov V.V., Afanasyev D.F., Akatova T.V., Chefranov S.G., Eskina T.G., Sushkova E.G., 2022. Small-scale species richness of plant communities with similar biomass: The influence of habitat types in the context of historical hypothesis (Western Caucasus and Ciscaucasia, Black and Azov Seas, Russia) // Botanica Pacifica. J. Plant Sci. Conserv. V. 11. № 1. P. 3–14.
- Akatov V., Chefranov S., Akatova T., 2005. The relationship between local species richness and species pool: A case study from the high mountains of the Greater Caucasus // Plant Ecol. V. 181. № 1. P. 9–22.
- Antrop M., 2004. Landscape change and the urbanization process in Europe // Landsc. Urban Plan. V. 67. P. 9–26.
- Bello F., de, Fibich P., Zelený D., Kopecký M., Mudrák O., et al., 2016. Measuring size and composition of species pools: A comparison of dark diversity estimates // Ecol. Evol. V. 6. P. 4088–4101.
- Bhattarai K.R., 2017. Variation of plant species richness at different spatial scales // Botanica Orientalis. J. Plant Sci. V. 11. P. 49–62.
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R., Grytnes J.A., 2004. Relationship between plant species richness and biomass in an arid sub-alpine grassland of the Central Himalayas, Nepal // Folia Geobotanica. V. 39. P. 57–71.
- Carmona C.P., Pärtel M., 2020. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data // Global Ecol. Biogeogr. V. 30. № 1. P. 316–326.
- Celesti-Grapow L., Pyšek P., Jarošík V., Blasi C., 2006. Determinants of native and alien species richness in the urban flora of Rome // Divers. Distrib. V. 12. № 5. P. 490–501.
- Cornell H.V., 1993. Unsaturated patterns in species assemblage: The role of regional processes in setting local species richness // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 243–253.
- Cornell H.V., Harrison S.P., 2012. Regional effects as important determinants of local diversity in both marine and terrestrial systems // Oikos. V. 122. № 2. P. 288–297.
- Cornell H.V., Harrison S.P., 2014. What are species pools and when are they important? // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 45. P. 45–67.
- Cornell H.V., Lawton J.H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective // J. Anim. Ecol. V. 61. P. 1–12.
- Cornwell W.K., Grubb P.J., 2003. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability // Oikos. V. 100. P. 417–428.
- Currie D.J., 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness // Am. Nat. V. 137. P. 27–40.
- Currie D.J., Paquin V., 1987. Large – scale biogeographical patterns of species richness of trees // Nature. V. 329. P. 326–327.
- Czech B., Krausman P.R., Devers P.K., 2000. Economic associations among causes of species endangerment in the United States // BioScience. V. 50. P. 593–601.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invisibility // J. Ecol. V. 88. P. 528–536.
- Davis M.A., Thompson K., Grime J.P., 2005. Invasibility: The local mechanism driving community assembly and species diversity // Ecography. V. 28. № 5. P. 696–704.
- English J., Barry K.E., Wood E.M., Wright A.J., 2022. The effect of urban environments on the diversity of

- plants in unmanaged grasslands in Los Angeles, United States // *Front. Ecol. Evol.* V. 10. Art. e921472. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.921472>
- Eriksson O., 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity // *Oikos*. V. 68. P. 371–374.
- Fakhry A.M., Khazzan M.M., Aljedaani G.S., 2020. Impact of disturbance on species diversity and composition of *Cyperus conglomeratus* plant community in southern Jeddah, Saudi Arabia // *J. King Saud Univ. — Science*. V. 32. P. 600–605.
- Falinski J.B., 1971. Synanthropization of plant cover: Synanthropic flora and vegetation of towns connected with their natural condition history and function // *Materiały Zakładu Fitosocjologii Stosowanej Univ. Warszawa*. V. 2. P. 21–37.
- Fanfarillo E., Simone L., de, Fiaschi T., Foggi B., Gabelini A., et al., 2024. Drivers and patterns of community completeness suggest that Tuscan *Fagus sylvatica* forests can naturally have a low plant diversity // *Forest Ecosyst.* V. 12. Art. 100276. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2024.100276>
- Fernandes C.S., Batalha M.A., Bichuette M.E., 2019. Dark diversity in the dark: A new approach to subterranean conservation // *Subterranean Biol.* V. 32. P. 69–80. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.32.38121>
- Fox J.W., Srivastava D.S., 2006. Predicting local-regional richness relationships using island biogeography models // *Oikos*. V. 133. P. 376–382.
- Francis A., Currie D.J., 1998. Global patterns of tree species richness in moist forests: Another look // *Oikos*. V. 81. P. 598–602.
- Fraser L.H., Pither J., Jentsch A., et al., 2015. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness // *Science*. V. 349. № 6245. P. 302–305.
- Garsia L.V., Marañón T., Moreno F., Clemente L., 1993. Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh // *J. Veg. Sci.* V. 4. P. 417–424.
- Gilbert B., Levine J.M., 2013. Plant invasions and extinction debts // *PNAS*. V. 110. № 5. P. 1744–1749.
- Grime J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // *Nature*. V. 242. P. 344–347.
- Grime J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects // *J. Ecol.* V. 86. P. 902–910.
- He F., Gaston K.J., Connor E.F., Srivastava D.S., 2005. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale // *Ecology*. V. 86. P. 360–365.
- Herben T., 2000. Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect // *J. Veg. Sci.* V. 11. P. 123–126.
- Hillebrand H., Blenckner T., 2002. Regional and local impact on species diversity from pattern to process // *Oecologia*. V. 132. P. 479–491.
- Hope D., Gries C., Zhu W., Fagan W.F., Redman C.L., et al., 2003. Socioeconomics drive urban plant diversity // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V. 100. № 15. P. 8788–8792.
- Hou Y., Li J., Li G., Qi W., 2023. Negative effects of urbanization on plants: A global meta-analysis // *Ecol. Evol.* V. 13. Art. e9894. <https://doi.org/10.1002/ece3.9894>
- Hurlbert A.H., Stegen J.C., 2014. When should species richness be energy limited, and how would we know? // *Ecol. Lett.* V. 17. P. 401–413.
- Huston M.A., 1999. Local processes and regional patterns: Appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals // *Oikos*. V. 86. P. 393–401.
- Kaspari M., Ward P.S., Yuan M., 2004. Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity // *Oecologia (Berlin)*. V. 140. P. 407–413.
- Keddy P., Fraser L.H., 1999. On the diversity of land plants // *Ecoscience*. V. 6. № 3. P. 366–380.
- Kowarik I., 1990. Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe // *Urban Ecology: Plants and Plant Communities in Urban Environments* / Eds Sukopp H., Hejny S., Kowarik I. The Hague: SPB Academic Publishing. P. 45–74.
- Kowarik I., 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species // *Plant Invasions — General Aspects and Special Problems* / Eds Pyšek P., Prach K., Rejmánek M., Wade M. Amsterdam: SPB Academic Publishing. P. 15–38.
- Kowarik I., 2008. On the role of alien species in urban flora and vegetation // *Urban ecology. An International Perspective on the Interaction between Humans and Nature* / Eds Marzluff J.M., Shulenberger E., Endlicher W., Alberti M., et al. N.-Y.: Springer. P. 321–338. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-73412-5>
- Kühn I., Brandl R., Klotz S., 2004. The flora of German cities is naturally species rich // *Evol. Ecol. Res.* V. 6. P. 749–764.
- Kühn I., Klotz S., 2006. Urbanization and homogenization — comparing the floras of urban and rural areas in Germany // *Biol. Conserv.* V. 127. P. 292–300.
- Latham R.E., Ricklefs R.E., 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schlüter D. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 294–315.
- Lawton J.H., 1999. Are there general laws in ecology? // *Oikos*. V. 84. P. 177–192.
- Longino J.T., Colwell R.K., 2011. Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient // *Ecosphere*. V. 2. № 3. P. 1–20.
- Loreau M., 2000. Are communities saturated? On the role of α , β , and γ diversity // *Ecol. Lett.* V. 3. P. 73–76.

- Luck M., Wu J.G.*, 2002. A gradient analysis of urban landscape pattern: A case study from the Phoenix metropolitan region, Arizona, USA // *Landsc. Ecol.* V. 17. P. 327–339.
- Ma W., He J.-S., Yang Y., Wang X., Liang C., et al.*, 2010. Environmental factors covary with plant diversity–productivity relationships among Chinese grassland sites // *Global Ecol. Biogeogr.* V. 19. P. 233–243.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. V. 17. P. 373–387.
- Marzluff J.M., Ewing K.*, 2001. Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: A general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes // *Restor. Ecol.* V. 9. № 3. P. 280–292.
- McKinney M.L.*, 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation // *BioScience*. V. 52. № 10. P. 883–890.
- McKinney M.L.*, 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization // *Biol. Conserv.* V. 127. № 3. P. 247–260.
- McKinney M.L.*, 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals // *Urban Ecosyst.* V. 11. № 2. P. 161–176.
- Michalet R., Maalouf J.-P., Choler P., Clément B., Rosebery D., et al.*, 2015. Competition, facilitation and environmental severity shape the relationship between local and regional species richness in plant communities // *Ecography*. V. 38. № 4. P. 335–345.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., et al.*, 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? // *Ecology*. V. 82. № 9. P. 2381–2396.
- Moore D.R.J., Keddy P.A.*, 1989. The relationship between species richness and standing crop in wetlands: The importance of scale // *Vegetatio*. V. 79. P. 99–106.
- Moore J.L., Mouquet N., Lawton J.H., Loreau M.*, 2001. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages // *Oikos*. V. 94. P. 303–314.
- Noreika N., Pärtel M., Öckinger E.*, 2020. Community completeness as a measure of restoration success: Multiple-study comparisons across ecosystems and ecological groups // *Biodivers. Conserv.* V. 29. P. 3807–3827.
<https://doi.org/10.1007/s10531-020-02050-1>
- Oksanen J.*, 1996. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? // *J. Ecol.* V. 84. P. 293–295.
- Olivares I., Karger D.N., Kessler M.*, 2018. Assessing species saturation: Conceptual and methodological challenges // *Biol. Rev.* V. 93. № 4. P. 1874–1890.
- Onipchenko V.G., Kopylova N.A., Kipkeev A.M., Elumeeva T.G., Azovsky A., et al.*, 2020. Low floristic richness of afro-alpine vegetation of Mount Kenya is related to its small area // *Alpine Bot.* V. 130. № 1. P. 31–39.
- Pärtel M., Laanisto L., Zobel M.*, 2007. Contrasting plant productivity–diversity relationships in temperate and tropical regions: The role of evolutionary history // *Ecology*. V. 88. P. 1091–1097.
- Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M.*, 2011. Dark diversity: Shedding light on absent species // *Trends Ecol. Evol.* V. 26. № 3. P. 124–127.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.004>
- Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M.*, 2013. Community completeness: Linking local and dark diversity within the species pool concept // *Folia Geobot.* V. 48. P. 307–317.
<https://doi.org/10.1007/s12224-013-9169-x>
- Pärtel M., Zobel M.*, 1999. Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density // *Ecography*. V. 22. P. 153–159.
- Pärtel M., Zobel M., Zobel K., Maarel E., van der*, 1996. The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities // *Oikos*. V. 75. P. 111–117.
- Popp M.R., Kalwij J.M.*, 2021. Abiotic conditions shape the relationship between indigenous and exotic species richness in a montane biodiversity hotspot // *Plant Ecol.* V. 222. № 4. P. 421–432.
- Qi R., Zhou X., Li Z., Ye Y., Yuan Z., et al.*, 2024. Plant diversity distribution along an urbanization gradient and relationships with environmental factors in urban agglomerations of Henan Province, China // *Diversity*. V. 16. № 1. Art. 53.
<https://doi.org/10.3390/d16010053>
- Qian H., Ricklefs R.E.*, 2006. The role of exotic species in homogenizing the North American flora // *Ecol. Lett.* V. 9. P. 1293–1298.
- Ricklefs R.E.*, 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes // *Science*. V. 235. P. 167–171.
- Ricklefs R.E., He F.*, 2016. Region effects influence local tree species diversity // *PNAS*. V. 113. № 3. P. 674–679.
- Ronk A., Szava-Kovats R., Zobel M., Pärtel M.*, 2017. Observed and dark diversity of alien plant species in Europe: Estimating future invasion risk // *Biodivers. Conserv.* V. 26. P. 899–916.
<https://doi.org/10.1007/s10531-016-1278-4>
- Ruas R., Costa L., Bered F.*, 2022. Urbanization driving changes in plant species and communities – A global view // *Global Ecol. Conserv.* V. 38. Art. e02243.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02243>
- Sax D.F., Brown J.H., White E., Gaines S.D.*, 2005. Dynamics of species invasions: Insights into the mechanisms that limit species diversity // *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography* / Eds Sax D.F., Gaines S.D. Sunderland: Snauer Associates. P. 447–465.
- Sax D.F., Gaines S.D.*, 2003. Species diversity: From global decreases to local increases // *Trends Ecol. Evol.* V. 18. № 11. P. 561–566.

- Shea K., Chesson P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions // *Trends. Ecol. Evol.* V. 17. P. 170–176.
- Shurin J.B., Havel J.E., Leibold M.A., Pínel-Alloul B., 2000. Local and regional zooplankton species richness: A scale-independent test for saturation // *Ecology*. V. 81. P. 3062–3073.
- Šímová I., Li Y.M., Storch D., 2013. Relationship between species richness and productivity in plants: The role of sampling effect, heterogeneity and species pool // *J. Ecol.* V. 101. P. 161–170.
- Srivastava D.S., 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials // *J. Anim. Ecol.* V. 68. P. 1–16.
- Srivastava D.S., Lawton J.H., 1998. Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree hole communities // *Am. Nat.* V. 152. P. 510–529.
- Stewart I.D., Oke T.R., 2012. Local climate zones for urban temperature studies // *Bull. Am. Meteorol. Soc.* V. 93. № 12. P. 1879–1900.
- Stohlgren T.J., 2002. Beyond theories of plant invasions: Lessons from natural landscapes // *Comments Theor. Biol.* V. 7. P. 355–379.
- Szava-Kovats R.C., Zobel M., Pärtel M., 2012. The local-regional species richness relationship: New perspectives on the null-hypothesis // *Oikos*. V. 121. № 3. P. 321–326.
- Taha H., 2017. Characterization of urban heat and exacerbation: Development of a heat island index for California // *Climate*. V. 5. № 3. Art. 59. <https://doi.org/10.3390/cli5030059>
- Tang L., Wang R., He K.S., Shi C., Yang T., et al., 2019. Throwing light on dark diversity of vascular plants in China: Predicting the distribution of dark and threatened species under global climate change // *Peer J.* V. 7. Art. e6731. <https://doi.org/10.7717/peerj.6731>
- Terborgh J., Faaborg J., 1980. Saturation of bird communities in the West-Indies // *Am. Nat.* V. 116. P. 178–195.
- Thomas C.D., Palmer G., 2015. Non-native plants add to the British flora without negative consequences for native diversity // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 112. № 14. P. 4387–4392.
- Tilman D., Pacala S., 1993. The maintenance of species richness in plant communities // *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 13–26.
- Trindade D.P.F., Carmona C.P., Pärtel M., 2020. Temporal lags in observed and dark diversity in the Anthropocene // *Global Change Biol.* V. 26. № 6. P. 3193–3201. <https://doi.org/10.1111/gcb.15093>
- Vilá M., Weiner J., 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – Evidence from pair-wise experiments // *Oikos*. V. 105. P. 229–238.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F., Mittelbach G., Gough L., et al., 1999. The relationship between productivity and species richness // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 30. P. 257–300.
- Wania A., Kühn I., Klotz S., 2006. Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany – spatial gradients of species richness // *Landsc. Urban Plan.* V. 75. P. 97–110.
- Wilkinson D.M., 1999. The disturbing history of intermediate disturbance // *Oikos*. V. 84. № 1. P. 145–147.
- Wright D.H., 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory // *Oikos*. V. 41. P. 496–506.
- Zobel M., 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity // *J. Veg. Sci.* V. 27. P. 8–18.
- Zobel M., Otto R., Laanisto L., Naranjo-Cigala A., Pärtel M., Fernandez-Palacios J.M., 2011. The formation of species pools: Historical habitat abundance affects current local diversity // *Global Ecol. Biogeogr.* V. 20. P. 251–259.
- Zobel M., Pärtel M., 2008. What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? // *Global Ecol. Biogeogr.* V. 17. P. 679–684.

On local species saturation of synanthropic plant communities in the Western Caucasus and the role of alien species in its achievement

V. V. Akatov^{a, b, *}, T. V. Akatova^b, T. G. Eskina^b, N. M. Sazonets^a, S. G. Chefranov^a

^a*Maykop State Technological University
Pervomaiskaya, 191, Maykop, 385000 Russia*

^b*Caucasus State Nature Biosphere Reserve
Sovetskaya, 187, Maykop, 385000 Russia*

**E-mail: akatovmgti@mail.ru*

Destruction of natural landscapes in combination with their subsequent urbanization is considered as one of the main reasons for the extinction of species. This process is accompanied by the penetration of alien plants into disturbed habitats. If at the local level the disappearance of native species is fully compensated by the appearance of alien ones, then synanthropic communities should be characterized by no less saturation than natural or semi-natural communities of the same area. We considered this issue using the example of plant communities of the city of Maykop, its environs and adjacent territories (Western Caucasus, 180–700 m above sea level). For this purpose, we compared the species richness of communities with different levels of synanthropization, but similar production. Additionally, for each range of the production gradient, we considered the ratio between the number of alien species, native species and the total number of species in communities with a high level of synanthropization. For the analysis, we used 1256 samples of dry aboveground biomass. The results showed that biomass samples collected in synanthropic communities, as expected, are characterized by a significantly higher proportion of alien plant species, their proportion among synanthropic species, and the frequency of their dominance compared to samples collected in natural and semi-natural communities. At the same time, the level of their saturation is not the same in different parts of the production gradient. The lowest saturation level is found in communities (biomass samples) with a high level of synanthropization (81–100%) and average production (50–150 g per 0.25 m²). Their species richness is 15–25% lower than in natural (semi-natural) communities and 20–40% lower than in slightly disturbed communities (with a synanthropization level from 1 to 20%). Synanthropic, natural (semi-natural) and slightly disturbed communities of highly productive habitats (more than 200 g per 0.25 m²) differ insignificantly in this regard. The highest level of saturation is characteristic of synanthropic communities of low-productivity habitats (less than 50 g per 0.25 m²). Moreover, it can be assumed that in areas of 0.25 m² their species richness is close to the upper limit.

УДК 630*187:582.475:631.417.1 (1-924.82)

ТРАНСФОРМАЦИЯ УГЛЕРОДНОГО БЮДЖЕТА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ НА БОЛОТНО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВАХ В ПРОЦЕССЕ ЗИМНИХ СПЛОШНОЛЕСОСЕЧНЫХ РУБОК

© 2025 г. Н. В. Лиханова^{1, *}, К. С. Бобкова^{2, **}

¹Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет,
Сыктывкарский лесной институт

Ленина ул., 39, Сыктывкар, Республика Коми, 167000 Россия

²Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН

Коммунистическая ул., 28, Сыктывкар, Республика Коми, 167982 Россия

*E-mail: lihanad@mail.ru

**E-mail: bobkova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 05.09.2024 г.

После доработки 06.11.2024 г.

Принята к публикации 25.01.2025 г.

В работе приведена характеристика основных составляющих углеродного цикла в экосистемах спелых ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового и на их вырубках на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах. Приходно-расходные статьи углеродного бюджета фитоценозов оценены по показателям продукционного и деструкционного процессов органического вещества. Установлено, что общий пул углерода в экосистемах спелых ельников составляет 160–194 т·га⁻¹, из них в растениях фитоценоза – 44.4–57.8%, в крупных древесных остатках (сухойстой, валеж) – 2.4–10.8%, в почве, включая подстилку и минеральный слой, – 39.8–45.9%. В экосистемах вырубок запасы углерода органического вещества равны 106–113 т·га⁻¹, из них в почве – 62.5–72.5%, в растениях фитоценоза – 18.0–25.2%, в крупных древесных остатках – 9.5–12.3%. Ежегодное депонирование углерода фитоценозами спелых ельников составляет 2.4–3.5 т·га⁻¹, вырубок – 1.8–2.2 т·га⁻¹. В накоплении углерода в ельниках ведущая роль принадлежит древостою, на вырубках – растениям напочвенного покрова. Количество углерода, поступающего с опадом, составило в ельниках 2.0–2.1 т·га⁻¹, на вырубках – 1.4–1.6 т·га⁻¹. Углерод, высвободившийся при разложении растительных остатков опада, на вырубках – 0.54–0.63 т·га⁻¹, что составляет 37.2–37.6% от годового разложения растительных остатков опада. Показано, что спелые ельники являются местом стока, а вырубки – источником углерода.

DOI: 10.31857/S0044459625010034, EDN: SORQRZ

В лесных экосистемах фитоценоз рассматривается как компонент управления важнейшими биогеохимическими циклами органического вещества (ОВ) и минеральных элементов. Особое внимание в них уделяется оценке углеродного бюджета ОВ, так как он более чувствителен к антропогенному воздействию (Подвезенная, Рыжова, 2010). К настоящему времени имеется достаточно большое количество оценок запаса углерода в фитомассе и почвах еловых лесов России (Алексеев, Бердси, 1994; Исаев, Коровин, 1999; Уткин и др., 2001; Stolbovoi, 2002; Честных и др., 2004; Усольцев, 2007; Швиденко, Щепашенко, 2014; Бобкова, Кузнецов, 2022,

и др.). На Европейском Северо-Востоке России, где лесная растительность формирует основные природные ландшафты, доминируют еловые леса. Так, лесопокрытая площадь Республики Коми составляет 30.2 млн га, из них 54.2% занимают ельники, эдификатором которых является ель сибирская (*Picea obovata* L.) (Леса..., 1999). Еловые леса в этом регионе являются основным объектом лесозаготовок. В спелых и перестойных ельниках ежегодно проводятся сплошные рубки на площади 50–60 тыс. га (Государственный доклад..., 2022). В лесных сообществах в процессе деструктивных нарушений при промышленной рубке изменяется структура фитоценозов, происходят

существенные изменения экологических условий среды, физико-химических свойств почв и потоков ОБ между компонентами. К настоящему времени накоплено недостаточно сведений, характеризующих изменения углеродного цикла в лесных ценозах в связи с рубками.

Цель данной работы — оценка изменений запасов и потока углерода ОБ в экосистемах двух типов спелых ельников в результате зимних сплошнолесосечных рубок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в подзоне средней тайги на территории Чернамского лесного стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН (62°17' с.ш., 50°20' в.д.). Площадь стационара относится к Мезенско-Вычегодской равнине, в основании которой лежат докембрийские кристаллические породы, перекрытые толщей мало нарушенных осадочных пород. Водораздельные пространства сложены пермскими песчаниками, глинами и мергелями триасовой системы. Поверхность равнины покрыта четвертичными голоценовыми отложениями мощностью в десятки метров. Отложения включают в себя два горизонта морены. Верхняя морена большей частью размыта и опесчанена, во многих местах перекрыта озерно-ледниковыми флювиогляциальными отложениями и представляет собой отложения московского оледенения (Атлас Коми..., 1964).

По агроклиматическому районированию стационар расположен на границе прохладного и умеренно-прохладного районов (Агроклиматические ресурсы..., 1973). Согласно данным наблюдений на метеостанции “Усть-Вымь”, расположенной в 20 км севернее от Чернамского стационара, средняя годовая температура воздуха составляет 0,8°C, средние минимальные и максимальные температуры соответственно равны –3,23°C и +5,0°C. Средняя температура воздуха за вегетационный период составляет 12,1°C (Novakovskiy, Elsakov, 2014). По почвенному районированию территория стационара относится к Нившери-Вымскому округу Двино-Вычегодской провинции средне-таежной подзоны подзолистых почв. Почвообразующие породы представлены ледниковыми, водно-ледниковыми, а в поймах рек — аллювиальными отложениями (Атлас Коми..., 1964; Атлас почв..., 2010).

В рельефе равнины преобладают волнистые и увалистые междуречья с максимальными

абсолютными высотами 100–130 м. Водораздельные пространства обычно имеют плоский или полого-волнистый рельеф, что способствует переувлажнению и формированию полугидроморфных почв. На территории стационара под ельниками преобладают болотно-подзолистые почвы, в основном торфянисто-подзолисто-глееватые иллювиально-гумусово-железистые (Арчегова, 1985).

Растительные сообщества, в которых были проведены исследования, представлены ельниками черничным влажным (*Piceetum myrtillosum*) и долгомошно-сфагновым (*Piceetum polytrichosum*) и охарактеризованы ранее (Коренные еловые..., 2006). Древостой ельника черничного влажного разновозрастный (70–210 лет) с запасом стволовой древесины 266 м³·га^{–1}, имеет состав 7Е2Б1С. Травяно-кустарничковый ярус (ТКЯ) с общим проективным покрытием (ОПП) 50–60% образован черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), брусникой (*V. vitis-idaea* L.), морошкой (*Rubus chamaemorus* L.), кислицей обыкновенной (*Oxalis acetosella* L.), майником двулистным (*Majanthemum bifolium* (L.)), седмичником европейским (*Trientalis europaea* L.), линнеей северной (*Linnea borealis* L.). Мохово-лишайниковый ярус (МЛЯ) с ОПП 90–95%, образуют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Cmb., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* (Mich.) Sw., пятнами *Polytrichum commune* (Hedw.) и сфагновые мхи (*Sphagnum* sp.). Древесный ярус ельника долгомошно-сфагнового также разновозрастный (70–200 лет) с запасом древесины 222 м³·га^{–1}, формирует состав 6Е3Б1С. ТКЯ с проективным покрытием около 40% состоит из черники, брусники, морошки, хвоща лесного (*Equisetum sylvaticum* L.), осоки круглой (*Carex globularis* L.). МЛЯ почти сплошной, состоит в основном из *Polytrichum commune* в сочетании со сфагновыми и редко зелеными мхами.

Ельники, как черничный влажный, так и долгомошно-сфагновый, развиваются на иллювиально-гумусово-железистом глееватом подзоле.

В зимний период 2006 г. в рассматриваемых ельниках проведена сплошнолесосечная рубка с хлыстовой вывозкой древесины. Применен трехпасечный способ разработки лесосек с сохранением подроста (Руководство..., 2002). Общая площадь трелевочных волоков составляет около 10%, что отвечает лесохозяйственным требованиям (Правила рубок..., 1993). В работе

приведены результаты исследований на 4–6-летних вырубках ельников.

На 4-летней вырубке ельника черничного влажного количество деревьев, оставленных в недорубе и в качестве семенников, составило 400 экз.·га⁻¹, сухостойных — 30 экз.·га⁻¹. Запасы древесины сохранившихся деревьев равны 42 м³·га⁻¹, сухостойных — 1.1 м³·га⁻¹. Валеж — 185 экз.·га⁻¹ с запасом древесины 12.5 м³·га⁻¹, и остолоп — 65 экз.·га⁻¹, в котором заключено 5.5 м³·га⁻¹ объема древесины. Самосев и подрост составляют 8315 экз.·га⁻¹ составом 6ЕЗБ1Р6 + едС, Ос. На вырубке ельника ТКЯ пасечных участков с ОПП 60% образован черникой, брусникой, линнеей северной, майником двулистным, осокой круглой, хвощом лесным, луговиком извилистым (*Avenella flexuosa* (L.) Dreil.). МЛЯ с ОПП 80–90% формируют *Pleurozium schreberi* и *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, пятнами встречаются *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens*, редко *Dicranum polysetum*. ТКЯ волока с ОПП 50–60% сформирован брусникой, линнеей северной, майником, ожикой волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), хвощом, луговиком извилистым, кипреем узколистным (*Epilobium angustifolium* L.), иван-чаем (*Chamaenerion angustifolium* L.). Моховой покров его с ОПП 20–30% образуют *Polytrichum commune*, *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *Pleurozium schreberi* и пятнами *Dicranum polysetum*.

В ельнике долгомошно-сфагновом при рубке оставлены тонкомерные деревья ели, сосны, березы и семенники в количестве 588 экз.·га⁻¹, в которых заключено 38 м³·га⁻¹ запаса древесины. Сухостойные деревья (212 экз.·га⁻¹) представлены елью и березой с запасом древесины 19 м³·га⁻¹, валежом (223 экз.·га⁻¹) с объемом древесины 5.9 м³·га⁻¹ и остолопом (81 экз.·га⁻¹) с объемом древесины 2.1 м³·га⁻¹. Самосев и подрост в количестве 6770 экз.·га⁻¹ удовлетворительного состояния формируют состав 7БЗЕ. На пасечных участках в ТКЯ 4-летней вырубки исследуемого ельника с ОПП около 70% произрастают черника, брусника, линнея северная, осока шаровидная, хвощ, луговик извилистый и иван-чай. Моховой ярус почти сплошной, доминирующее положение занимают *Polytrichum commune* и *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, пятнами *Dicranum polysetum*. ТКЯ волока с ОПП около 70% состоит из брусники, линнеи северной, хвоща, луговика извилистого и иван-чая. Моховой покров с ОПП 60% состоит из *Polytrichum commune* в сочетании со *Sphagnum*

angustifolium, *S. russowii*, *S. girgensohnii* и редко зелеными мхами.

Фитомассу и прирост надземной части древесных растений определяли методом модельных деревьев (Уткин, 1975; Усольцев, 2007). Проанализировано 19 модельных деревьев в ельнике черничном влажном и 14 — в долгомошно-сфагновом, на вырубках — 20 модельных деревьев в ельнике черничном влажном, 23 — в долгомошно-сфагновом, 10 модельных экземпляров подроста ели, 10 — березы, 8 — рябины. С помощью регрессионных уравнений определены отдельные фракции фитомассы древесных растений в ельниках и на вырубках (Бобкова и др., 2014; Лиханова, Бобкова, 2019). Массу корней древесных растений определяли методом крупных и мелких монолитов (Орлов, 1967). Запасы крупных древесных остатков (КДО) оценивали с учетом диаметра, высоты дерева и стадии гниения древесины. Расчет текущего прироста корней древесных растений осуществляли в соответствии с “Методами изучения лесных сообществ” (2002). Надземную массу растений ТКЯ и МЛЯ ельников определяли методом укусов на площади 400 см² в 40-кратной повторности. На вырубках ельников массу растений напочвенного покрова определяли отдельно с учетом техногенной нагрузки (трелевочный волок, пасечный участок) на площадках 400 см² с 20-кратной повторностью. Расчет массы растений проведен с учетом площади с той или иной нагрузкой (волок — 10%, пасека — 90% от общей площади вырубки). Продукцию растений напочвенного покрова определяли, отделяя побеги текущего года у 80–100 растений. По полученным соотношениям рассчитывали общий прирост массы растений. Прирост и опад корней ТКЯ был принят равным ¼ от их массы (Dahlman, Kuseega, 1965; Бобкова и др., 1982, и др.). Ежегодно отмирающую массу мхов принимали равной 70%, брусники — 30%, черники и травянистых растений — 100% прироста (Родин и др., 1968). Перерасчет запасов растений на массу углерода осуществляли дифференцированно по компонентам с применением конверсионных коэффициентов (0.45–0.53), собственных отдельным фракциям (Бобкова, Тужилкина, 2001).

Сбор опада древесных растений осуществляли с помощью 20 опадоуловителей, которые размещались на расстоянии 4–5 м вдоль границ пробных площадей. Размеры опадоуловителей составляли 0.5 × 0.5 м с высотой боковых стенок 15 см. Растительные остатки собирали дважды в год — летом и поздней осенью, затем разделяли их на фракции. Массу опада кустарничков и мхов рассчитывали

по их приросту. При определении опада лишайников возраст лишайникового покрова приравнивался ко второму периоду жизни — периоду обновления подеции. Как известно, в этот период уже не происходит увеличения массы лишайника, так как прирост равен отмиранию (Пугачев, 2006). Подстилку отбирали металлическим шаблоном площадью 98 см² в 35–40-кратной повторности. Каждый образец подстилки разбирали вручную на подгоризонты. Для пересчета массы на абсолютно сухое состояние все взятые образцы сушили в термостате при температуре 105°C до постоянного веса. Для оценки скорости трансформации и минерализации растительного опада и лесной подстилки использовали мешочки из нейлоновой сетки (размер ячеек 1 × 2 мм). Пробы разных фракций опада в 3–5-кратной повторности закладывали на поверхность лесной подстилки и по истечении 12 месяцев определяли убыль их массы.

Для нахождения запасов углерода органических соединений ($C_{орг}$) в почвах хвойных фитоценозов были использованы опубликованные ранее данные по содержанию гумуса в болотно-подзолистых почвах исследуемых сообществ (Арчегова, 1985; Коренные еловые..., 2006). Расчет этого показателя осуществлялся по А.В. Смагину и др. (2001). При пересчете данных о содержании гумуса на углерод использовали стандартный коэффициент 1.724 (Теория и практика..., 2006). В части содержания $C_{орг}$ в почве основной интерес вызывают следующие слои: 0–20 см, который соответствует максимальному содержанию углерода в подзолистых почвах, 0–50 см — корнеобитаемый слой почвы, и 0–100 см слой (Рожков и др., 1997). Метровый слой выбран для расчетов по двум причинам: 1) в горизонтах почв до 1 м сосредоточено более 90% общего запаса $C_{орг}$ всего почвенного профиля; 2) для построения почвенных карт используют данные разрезов,

характеризующих содержание $C_{орг}$ в профиле почвы до 1 м (Лукина, Никонов, 1996; Рожков и др., 1997). Статистический анализ материалов выполнен по И.И. Гусеву (2002).

Концентрацию углерода в отдельных образцах фитомассы растений, подстилки и почв определяли методом газовой хроматографии на автоматическом анализаторе EA 1110 (CHNS-O) (Италия) на базе аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ Уро РАН (уникальный номер записи об аккредитации в реестре аккредитованных лиц РОСС RU.0001.511257). Данные в работе представлены в виде средней арифметической величины со стандартным отклонением ($M \pm SD$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Углерод, заключенный в различных компонентах экосистемы (растительность, почва и др.), принято называть углеродным резервуаром (carbon pools), а углерод, переходящий из одного резервуара в другой за определенный период времени (год), оценивается как поток (carbon flux). Разница входящих в резервуар и выходящих из него потоков углерода за определенный промежуток времени (год) характеризует бюджет углерода. При оценке пула углерода в лесных экосистемах традиционно учитывают массу углерода ОВ фитоценозов, КДО и почвы. Обмен углерода оценивается между фитомассой и почвой интенсивностью продукционного, деструкционного процессов, депонированием и ресинтезом органических соединений (Базилевич, Титлянова, 2008).

Углерод фитомассы. Общие запасы углерода живой растительной массы в исследуемых ельниках составляет 86.1 и 92.5 т·га⁻¹ (табл. 1).

Таблица 1. Запас углерода органического вещества в ельниках и на вырубках, т·га⁻¹

Состав ОВ	Ельник		Вырубка	
	черничный влажный	долгомошно-сфагновый	черничный влажный	долгомошно-сфагновый
Фитомасса (надземные органы и корни):	86.1 ± 8.3	92.5 ± 5.3	20.4 ± 1.5	26.8 ± 1.9
древесные растения	84.4 ± 8.1	90.5 ± 5.2	16.3 ± 1.2	22.2 ± 1.6
напочвенный покров	1.7 ± 0.1	2.0 ± 0.1	4.1 ± 0.2	4.6 ± 0.2
Фитодетрит:	53.1 ± 3.9	38.4 ± 2.8	29.4 ± 1.4	40.9 ± 2.9
КДО	18.9 ± 1.0	3.8 ± 0.3	10.8 ± 0.6	13.1 ± 0.6
лесная подстилка	34.2 ± 2.5	34.6 ± 2.5	18.6 ± 0.1	27.8 ± 2.0
Итого	139.2 ± 13.4	130.9 ± 9.6	49.8 ± 1.9	67.7 ± 4.9

Так, в ельнике черничном влажном содержание углерода ОВ в растущих органах древесных растений с учетом подроста составляет $84.4 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, он сформирован в основном елью (70.5%) и березой (24.2%), участие сосны составляет 5.3%. В долгомошно-сфагновом ельнике масса ОВ живых органов древесных растений содержит $90.5 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ углерода, с доминированием в нем ели (69.2%) и березы (22.8%), сосна занимает 8.0%. Растения напочвенного покрова ельника черничного влажного содержат $1.7 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, долгомошно-сфагнового — $2.0 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Весомые доли запасов углерода растений напочвенного покрова в ельниках черничном влажном и долгомошно-сфагновом сосредоточены в корнях кустарничков и трав — 56.1 и 56.5% и мхах — 28.8 и 31.9% соответственно. Для сравнения, надземные органы растений напочвенного яруса ельников зеленомошной группы типов северной тайги концентрируют от 2.3 до $3.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в заболоченных еловых сообществах от 1.7 до $3.2 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. В ельниках черничных средней тайги, где довольно сильно проявляется средообразующая функция ели, углерод ОВ надземных органов растений напочвенного покрова в 2–3 раза меньше, чем в ельниках северной тайги, и составляет $0.6–0.9 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Коренные еловые..., 2006).

На вырубках ельников углерод фитомассы формируют тонкомерные деревья недоруба, семенники, подрост, самосев, растения живого напочвенного покрова. Так, содержание углерода ОВ в древесных растениях на вырубке ельника черничного влажного составило $16.3 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового — $22.2 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в тонкомерных деревьях недоруба и семенников 91.3 и 94.4% соответственно. В фитомассе растений напочвенного покрова на вырубке ельника черничного влажного аккумулируется $4.1 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них 56% сосредоточено в корнях трав и кустарничков. На вырубке долгомошно-сфагнового ельника запасы углерода в растениях напочвенного покрова равны $4.6 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в корнях трав и кустарничков концентрируется 66%. В содержании углерода в надземных органах растений напочвенного покрова значимую роль выполняют мхи (28.8–31.9%).

Ранее (Бобкова, Лиханова, 2012) отмечено, что при сплошнолесосечной рубке древостоев ельника черничного влажного и долгомошно-сфагнового выносятся 36.5 и $37.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ соответственно, что составило 40.0 и 44.0% от общего содержания углерода в древесных растениях

сообществ. Следовательно, в связи с вывозом древесины в процессе рубки древостоев ельников масса и углерод ОВ древесных растений в них сокращается в 4–5 раз. На необлесившихся вырубках ельников подрост не вносит существенного вклада в углеродный пул фитоценозов. Растения напочвенного покрова на вырубках аккумулируют в 2.3–2.4 раза больше углерода ОВ, чем в ельниках до рубки (табл. 1).

Углерод КДО. КДО включают в себя сухостойные и упавшие деревья диаметром 6 см и более, пни, валеж и сухие ветви растущих растений. На вырубках ельников с КДО учтены и порубочные остатки. Опубликованные в последнее десятилетие данные о запасах КДО в лесах России в пересчете на углерод изменяются в широких пределах $4.9–15.7 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (Shvidenko, Nilsson, 2003; Кудеяров и др., 2007; Кузнецов, 2007; Замолодчиков, 2009; Бобкова и др., 2015; Бобкова, Кузнецов, 2022). Согласно результатам наших исследований, запасы углерода ОВ КДО в ельнике черничном влажном равны $18.9 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в валеже сосредоточено 47.3%, в сухостое — 52.7%. В ельнике долгомошно-сфагновом КДО содержат $3.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в том числе в валеже — 53.0%, в сухостое — 47%. В КДО на вырубке ельника черничного влажного содержится $10.8 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них 23% в порубочных остатках, 25% — в валеже, 1% — в сухостойных деревьях и сухих ветвях растущих деревьев, 51% — в корнях. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового в КДО заключено $13.1 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в сухостойных деревьях и сухих ветвях — 8%, в порубочных остатках — 24%, в валеже — 15%, в корнях — 53%. Нужно отметить, что на вырубках ельников примерно половина запасов углерода ОВ КДО концентрируется в пнях и корнях срубленных деревьев.

Общие запасы углерода фитодетрита (КДО + лесная подстилка) в спелом ельнике черничном влажном составляют $53.1 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в лесной подстилке — 64.4%. В спелом ельнике долгомошно-сфагновом фитодетрит накапливает $38.4 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в том числе в лесной подстилке — 90.1%. На вырубке ельника черничного влажного углерод ОВ фитодетрита равен $29.4 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, в том числе в подстилке — 63.3%. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового в фитодетрите сосредоточено $40.9 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в лесной подстилке — 68.0%.

Углерод почв. Почва является важнейшим природным резервуаром и основным источником потоков CO_2 в наземных экосистемах (Алексеев, Бердси, 1994). Согласно исследованиям

Таблица 2. Запасы углерода органического вещества почв ельников и вырубок, $\text{т} \cdot \text{га}^{-1}$

Уровень почвенного слоя	Ельник черничный влажный	Вырубка ельника черничного влажного	Ельник долгомошно-сфагновый	Вырубка ельника долгомошно-сфагнового
0–20 см	40.0 ± 3.8	34.8 ± 3.3	36.2 ± 3.4	30.8 ± 2.9
0–50 см	61.1 ± 4.3	60.3 ± 4.3	48.1 ± 4.5	52.2 ± 4.9
0–100 см	89.0 ± 10.6	82.1 ± 9.1	63.7 ± 4.5	66.5 ± 4.7

Далала и Аллена (Dalal, Allen, 2008), около 90% атмосферного CO_2 имеет почвенное происхождение. Углерод в почве содержится в основном в органической форме в составе ОВ. Для оценки углерода почв следует обращать внимание на потенциально-минерализуемое ОВ (C_0) и углерод микробной биомассы, которые являются потенциальными источниками эмиссии диоксида углерода в атмосферу и резервуарами депонирования секвестрируемого углерода, тесно связанного с потоками углерода в экосистемах (Семенов и др., 2006; Ананьева и др., 2011). Важное значение в оценке бюджета углерода имеет его распределение по почвенному профилю, отдельные пулы которого находятся в разных агрегатных состояниях (твердой, жидкой и газообразной фазах) почвы. Как известно, в верхней части профиля содержание CO_2 в значительной мере обусловлено интенсивностью течения воздухообмена с атмосферой. Однако с увеличением глубины почвы концентрация углерода зависит от ее гранулометрического состава, уровня залегания грунтовых вод, пространственного распространения корней растений, степени и типа засоления (Трофименко и др., 2019). В слое 0–100 см с увеличением глубины концентрация CO_2 в почвенном воздухе большинства типов почв постепенно повышается (Макаров, 1985). При оценке пула углерода органических соединений в почвах среднетаежных ельников Республики Коми выявлена его значительная вариабельность от $57 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в типичной подзолистой почве до $151 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в глееподзолистой почве (Машика, 2006; Осипов, Кузнецов, 2010; Бобкова и др., 2014).

Наши исследования показали, что пул углерода в метровом слое почвы, включая лесную подстилку, ельника черничного влажного составляет $89.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $63.7 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Запасы углерода в слое почвы 0–100 см с учетом лесной подстилки составляют для вырубок ельника черничного влажного

$82.1 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $66.5 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (табл. 2).

Следовательно, для почв рассматриваемых еловых экосистем отмечается снижение содержания углерода в почвах 4–6-летних вырубок в слое 0–20 см. При сравнении запасов углерода почвы на глубине от 0–50 и 0–100 см в ельниках и на вырубках наблюдаются изменения, которые определяются составом растительности, степенью минерализации ОВ мертвого растительного материала, морфологией, структурой и увлажнением почв. Следует отметить, что для спелых ельников и их вырубок характерно накопление ОВ на поверхности почвы в виде лесной подстилки, которое не зависит от свойств минеральной части почвы. Показано, что лесная подстилка довольно изменчива при сукцессионных изменениях фитоценозов и вносит весомый вклад в структуру углерода ценозов (Аккумуляция углерода..., 2018). Общий пул углерода в спелых еловых экосистемах составляет $130.9–139.2 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, из них в массе растений сосредоточено 61.8–70.6%, в КДО — 2.9–13.6%, в органическом горизонте — 24.6–26.4%. На необлесившейся вырубке ельника черничного влажного пул углерода равен $49.8 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, а ельника долгомошно-сфагнового — $67.7 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (рис. 1). Большую часть углерода ОВ на вырубках еловых сообществ формирует фитомасса ценоза (39.6–41.0%) и лесная подстилка (37.3–41.0%). Углерод КДО занимает 19.4–21.7% от его общего пула.

Углерод в продукции фитомассы (*Net Primary Production, NPP*). Исследованиями показано, что текущий прирост фитомассы среднетаежных спелых ельников изменяется в больших диапазонах от 3.5 до $9.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (Паршевников, 1962; Казимиров, Морозова, 1973; Русанова, 1975; Бобкова, 1994; Бобкова и др., 2014). В годичной продукции ОВ растений исследуемого нами спелого ельника черничного влажного накапливается $3.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $2.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, которые сформированы в основном древесными растениями (78.5–90.9%) (рис. 2). В ельнике черничном влажном продукция углерода древесных

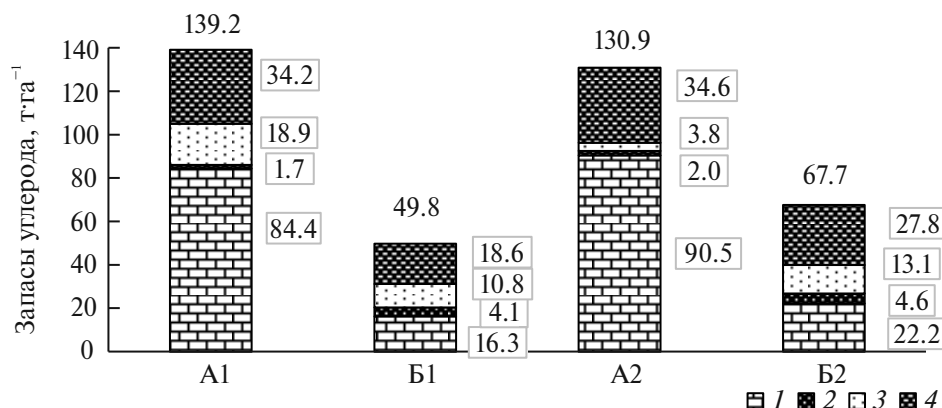


Рис. 1. Пул углерода фитомассы в ельниках черничном влажном (A1), долгомошно-сфагновом (A2) и на вырубках ельников черничного влажного (B1), долгомошно-сфагнового (B2): 1 – древесные растения, 2 – растения напочвенного покрова, 3 – крупные древесные остатки, 4 – лесная подстилка.

растений составляет 3.2 т·га^{-1} , где стволовая древесина занимает 21.1%, ветви – 12.6%, кора – 1.9%, хвоя (листья) – 48.9%, корни – 15.5%. В ельнике долгомошно-сфагновом прирост углерода фитомассы древесных растений равен 1.9 т·га^{-1} , в том числе стволовой древесины 14.4%, ветвей – 12.3%, коры – 2.5%, хвои (листьев) – 56.5%, корней – 14.6%. В ельнике черничном влажном прирост углерода ОВ растений ТКЯ 0.32 т·га^{-1} , в ельнике долгомошно-сфагновом – 0.53 т·га^{-1} . В спелых ельниках основную массу углерода растений ТКЯ формируют корни (46.1–50.8%), мхи (20.8–34.2%), травянистые растения (5.0–18.9%).

В годичной продукции фитомассы на вырубке ельника черничного влажного ежегодно накапливается 1.8 т·С·га^{-1} , который образован в основном растениями напочвенного покрова (79%). Продукция углерода фитомассы древесных растений составила 0.4 т·га^{-1} в год, из них 46.7% накапливает береза, 47.9% – ель, 5.4% – сосна. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового в продукции фитомассы ежегодно накапливается 2.2 т·С·га^{-1} , из них 75% депонируют растения напочвенного покрова (рис. 2). Продукция углерода древесных растений на данной вырубке равна 0.5 т·га^{-1} в год и сформирована в основном елью (52.7%). Береза

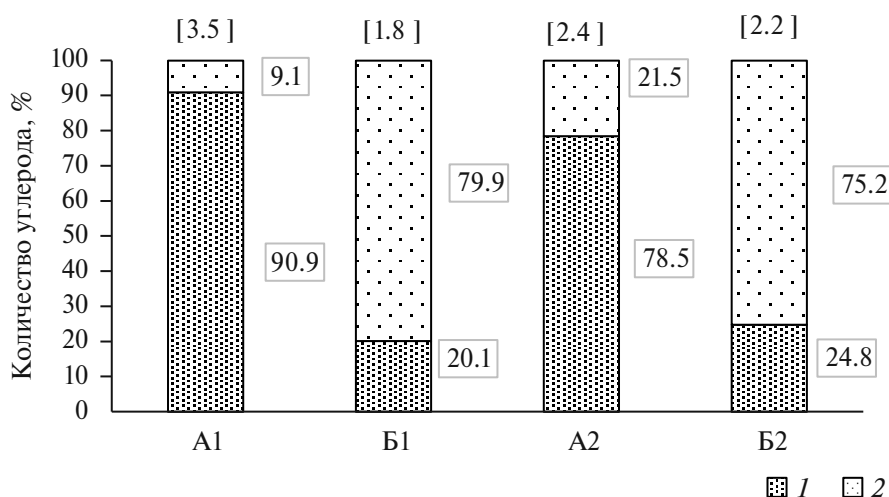


Рис. 2. Накопление углерода в продукции растений в ельниках черничном влажном (A1), долгомошно-сфагновом (A2) и на вырубках ельников черничного влажного (B1), долгомошно-сфагнового (B2): 1 – древесные растения, 2 – растения напочвенного покрова. Продукция углерода, т·га^{-1} .

и сосна накапливают 38.1 и 9.2% соответственно от общего прироста.

Таким образом, в NPP растений вырубок еловых фитоценозов накапливается $1.8\text{--}2.2 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$, что меньше NPP углерода ОВ растений ельников ($2.5\text{--}3.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$). Выявлено, что в спелых ельниках в накоплении углерода ОВ значителен вклад древесных растений (78.5–90.9%), а на вырубках — растений напочвенного покрова (75.2–79.9%).

Углерод растительного опада. Поступление опада в почву обеспечивает возврат в атмосферу углерода, изъятого из нее растениями в процессе фотосинтеза для создания первичной продукции. Он осуществляется в результате минерализации ОВ мертвого растительного материала до конечных продуктов распада и гумификации (Melillo et al., 1995; Binkley et al., 1997; Лесные экосистемы..., 2002; Knohl et al., 2003; Кудеяров и др., 2007). Количество поступающего опада, его состав и интенсивность разложения определяют характер формирования лесной подстилки, морфологическое строение и свойства почвы (Манаков, Никонов, 1981; Базилевич, 1993; Карпачевский, 2005, и др.).

Ежегодно с опадом ОВ в почву спелых ельников черничного влажного поступает $2.1 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, долгомошно-сфагнового — $2.0 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Большую часть углерода растительного опада в сообществах формируют древесные растения (75–83%). Углерод опада надземных органов растений занимает 73–78% от общего объема его поступления. Углерод, поступающий в почву с растительным

опадом, на вырубке ельника черничного влажного равен $1.4 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в год, на вырубке ельника долгомошно-сфагнового — $1.6 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, что составляет 58–78% от годичной его продукции (рис. 3). На вырубках ельников на опад надземных органов растений приходится 55–60% от общей массы углерода. Основную часть (89%) углерода растительных остатков опада формируют мхи и травянистые растения.

Таким образом, на вырубках ельников интенсивность возврата углерода с растительным опадом в 1.2–1.5 раза меньше по сравнению с ненарушенными сообществами и составляет $1.4\text{--}1.6 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ в год. На вырубках в связи с улучшением условий освещенности как большую часть общей массы, так и опада (89.4–89.5%) формируют растения напочвенного покрова.

Ранее показано, что скорость разложения растительных остатков опада надземных органов в ельниках средней тайги в первый год составляет от 15 до 30% (Бобкова, 1989; Бобкова и др., 2014). В лиственных экосистемах за год разлагается 26–35% листового опада древесных растений и около 50% растений, преобладающих в напочвенном покрове. При этом следует отметить, что работ, посвященных изучению деструкционных процессов древесного опада в условиях вырубок хвойных ценозов, немного (Лазарева, Вуоримаа, 1986; Дымов, Лаптева, 2006; Дымов и др., 2012). Нами (Лиханова, 2014) выявлено, что на вырубках ельников потери массы при разложении основных компонентов опада изменяются

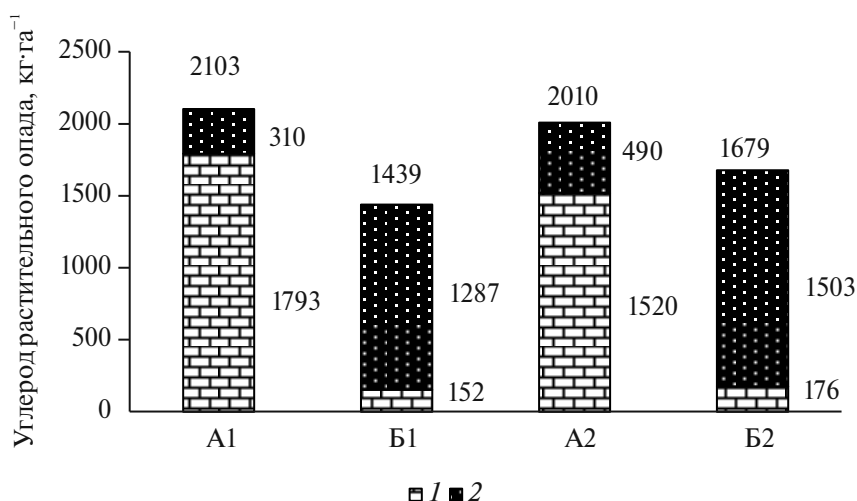


Рис. 3. Возврат углерода с опадом ОВ в ельниках черничном влажном (A1), долгомошно-сфагновом (A2) и на вырубках ельников черничного влажного (B1), долгомошно-сфагнового (B2): 1 — древесные растения, 2 — растения напочвенного покрова.

в широких пределах — от 2.2 до 69.5%. Как в ельниках, так и на вырубках, относительно высокая скорость деструкции в первый год наблюдается у листьев березы. Компоненты древесного опада, относящиеся к неактивной фракции (ветви, кора, шишки), разлагаются медленно. По интенсивности разложения в убывающем порядке следуют: листья березы (40.7–47.6%), брусники (32.2–40.0%), мхи (24.7–42.1%), хвоя сосны (24.5–27.9%) и ели (19.5–18.4%), ветви (8.6–17.9%), кора (2.2–20.1%).

Почвенно-климатические условия и состав растительного опада тесно взаимодействуют с микробным населением почв. В.Е. Чайкой (1972) отмечено, что в сильноподзолистых почвах высокая влажность является стимулирующим фактором, а низкая температура — фактором, лимитирующим микробиологический процесс. В развитии микробиологических процессов разложения опада также важную роль выполняют низкие значения окислительно-восстановительного потенциала, высокое содержание бактерицидных веществ в растительном опаде, бедность почв доступным ОВ (Клевенская и др., 1970) и постоянный дефицит элементов минерального питания (Аристовская, 1965). Известно, что углерод органических соединений микроорганизмов в общем его запаса в лесных почвах составляет 1–10%, иногда 15% (Bolin, 1977; Anderson, Domsch, 1986, 1989; Ananyeva et al., 2008).

Результаты изучения состава почвенной микрофауны в исследуемых и близких к ним по структуре хвойных сообществах рассматриваемого региона показали, что подавляющее большинство почвенных беспозвоночных сосредоточено в лесной подстилке (Фролова, 1961; Стенина, 1970; Смоленцева, 1979). Согласно Ф.М. Хабибуллиной (2009), в старовозрастных ельниках рассматриваемого региона в микробной биомассе почв основная масса грибов сосредоточена в слое 0–15 см. На их долю приходится более 99% общей биомассы микроорганизмов. Грибы представлены как мезофильными, так и психрофильными формами до глубины 30 см (Стенина, 1970; Чайка, 1972).

Однако сведения о свойствах и функциональных характеристиках микробных сообществ почв в ельниках в связи с рубками практически отсутствуют. Известно, что микробное сообщество почв быстро реагирует на изменения среды в силу своей высокой чувствительности, реактивности и наличия специализированных экологических групп. Согласно Н.Г. Улановой (2007),

в результате удаления полога древостоя в процессе рубки возрастает микробиологическая активность почв и подстилки за счет увеличения доли аэробной бактериальной флоры, при этом угнетаются микоризные и другие грибы лесной подстилки. А.В. Богородской и А.С. Шишкиным (2014) отмечено, что нарушение микробиологических процессов мобилизации углерода и азота, потеря почвенного ОВ в виде эмиссии CO_2 наблюдается только в почве свежих одно- и двухлетних сплошнолесосечных вырубках. С увеличением возраста вырубки и по мере развития древесных растений и смыкания их полога происходит развитие гетеротрофного комплекса микроорганизмов и стабилизация процессов иммобилизации/минерализации ОВ почвы.

Интенсивность минерализации подстилки определяется особенностями деструкции растительных остатков, массой, составом опада и гидротермическими условиями (Berg, Staaf, 1981, 1987; Лукина, Никонов, 1996). Так, на вырубке ельника черничного влажного углерод, высвободившийся при разложении растительных остатков опада, составляет $0.54 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ в год или 37.2% от ежегодного накопления его фитоценозом. На вырубке долгомошно-сфагнового ельника в течение первого года освобождение углерода было $0.63 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, что составляет 37.6% от годового разложения растительных остатков опада. На вырубке ельников отмечено снижение, по сравнению со спелыми сообществами, запасов углерода в органогенном горизонте почвы. В спелом ельнике черничном влажном до рубки запас углерода ОВ подстилки был $26.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике долгомошно-сфагновом — $32.6 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. На вырубке рассматриваемых ельников он стал в 1.3–1.4 раза меньше. Причиной слабой интенсивности разложения растительных остатков на фоне недостаточного тепла в ельниках на болотно-подзолистых почвах является повышенная влажность почв. Следует отметить, что на вырубке ельников на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах в накоплении массы растений напочвенного покрова значительную роль выполняют сфагновые мхи. Следовательно, состав подстилки формируется под их влиянием. Растительные остатки, в составе которых доминируют сфагновые мхи, разлагаются медленнее, чем компоненты, сложенные из остатков сосудистых растений, что объясняется химическим составом сфагновых мхов, в тканях которых содержатся полифенольные комплексы, ослабляющие минерализацию клеток

(Scheffer et al., 2001). На вырубке ельника черничного влажного в течение года убыль в массе лесной подстилки составила 13.4%, при этом высвободилось $2.46 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ углерода. На вырубке ельника долгомошно-сфагнового в течение первого года масса лесной подстилки уменьшилась на 11.9%, в результате высвободилось за год $3.32 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ углерода.

Эмиссия CO_2 . Почвенная эмиссия CO_2 является важным механизмом обмена CO_2 между лесными экосистемами и атмосферой. Эмиссия CO_2 из почвы определяется дыханием почвенных микроорганизмов и корней растений, при этом деятельность гетеротрофных микроорганизмов, минерализующих почвенное ОВ, определяет примерно 70% эмиссии CO_2 почвы (Федоров и др., 2021). Почвенное дыхание включает в себя такие процессы, как автотрофное корневое дыхание и разложение растительных остатков.

Гетеротрофное дыхание в ельниках, характеризующее эмиссию CO_2 , нами не изучено. Ранее исследованиями показано, что выделение CO_2 в спелых среднетаежных ельниках черничного типа с поверхности подзолистых почв составляет $2.26\text{--}2.69 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Машика, 2006; Бобкова, Кузнецов, 2022). Эмиссия CO_2 с поверхности почвы среднетаежного старовозрастного ельника чернично-сфагнового на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах за вегетационный период (с мая по октябрь) в разные годы составляла $2.48\text{--}2.84 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Бобкова, Кузнецов, 2022).

Эмиссия CO_2 с поверхности полугидроморфной почвы вырубок ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового выше в 2–3 раза, чем в спелых ельниках на таких же почвах, и составляет 4.16 и $7.05 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$ соответственно (Кузнецов, 2022). Вероятно, на увеличение потока диоксида углерода на вырубках ельников оказывают влияние температурные условия почвы, деструкционные процессы в корнях срубленных деревьев, порубочных остатков и подстилки, а также изменения в микробных сообществах, дыхание живых корней растений подроста и ТКЯ.

Оценка бюджета углерода в исследуемых экосистемах проведена на основании потоков углерода, т.е. по разности между поступлением и потерями углерода по уравнению В.Н. Кудеярова и соавт. (2007):

$$\text{Чистая экосистемная продукция (Net Ecosystem Production, NEP)} = NPP - R_{\text{гетер}} \text{ (дыхание гетеротрофов).}$$

Нарушенные антропогенные лесные площади с разными стадиями сукцессионного развития растений более изменчивы по величине чистой экосистемной продукции (Svirezhev, 2000; Stoy et al., 2014; Lin et al., 2016; Kuricheva et al., 2017).

Так, NPP в ельнике черничном влажном составляет $3.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельнике долгомошно-сфагновом — $2.5 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Используя приведенные в литературе и наши данные можно сказать, что баланс углерода спелых среднетаежных ельников черничного ряда на подзолистых почвах в разные годы составляет $0.30\text{--}0.47 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, в ельниках на торфяно-подзолистых почвах — $0.2\text{--}0.3 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (Мартынюк и др., 1998; Коренные еловые..., 2006; Бобкова, Кузнецов, 2022). Согласно анализу данных, можно предположить, что исследуемые нами ельники являются положительным стоком CO_2 , т.е. $NPP \geq R_{\text{гетер}}$.

На вырубках ельника черничного влажного чистая экосистемная продукция составила $1.8\text{--}4.2 = -2.4 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$, ельника долгомошно-сфагнового — $2.2\text{--}7.1 = -4.9 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$. Следовательно, экосистемы 4–6-летних вырубок являются источником углерода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Промышленные рубки в спелых еловых экосистемах оказывают сильное воздействие на запасы и потоки углерода в них. Так, в процессе зимней сплошнолесосечной рубки в среднетаежных ельниках при хлыстовой трелевке деревьев вывозится 40–44% углерода от его запасов, аккумулированных в древостое. Выявлено, что масса растений травяно-кустарничкового и мохового покрова, значит, и углерода, на 4–6-летней вырубке в 2–2.5 раза больше, чем в спелых ельниках. После рубки с КДО дополнительно в почву поступает $22\text{--}28 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Однако следует отметить, что к настоящему времени роль КДО, особенно корней вырубленных деревьев, в углеродном цикле растительного сообщества и в целом в почвообразовании на вырубках и в производных экосистемах практически не исследована. Продукция углерода фитомассы на вырубке ельников в 1.3–1.8 раза меньше, чем в спелых ельниках. Отмечено, что в депонировании углерода в фитомассе спелых ельников основную роль (83–92%) выполняют древесные растения, а на вырубках — растения напочвенного покрова (75–79%). Установлено, что с порубочными остатками и корнями вырубленных древесных растений в почву в этих экосистемах

поступает большое количество углерода, примерно в 3 раза превышающее величину годичного его поступления с опадом. Постепенно осваиваемый в процессе разложения и минерализации порубочных остатков и отмерших корней вырубленных деревьев углерод будет накапливаться в почве, выполняя значительную роль в почвообразовании.

Пул углерода спелых ельников на торфянисто-подзолисто-глебоватых почвах $160\text{--}194\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$, из них $39.8\text{--}45.8\%$ концентрируется в почве, включая подстилку. В сообществах 4–6-летних вырубков ельников запасы углерода составляют $106\text{--}113\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$, большая часть которых ($62.5\text{--}72.5\%$) сосредоточена также в почве. В фитоценозах вырубков ельников содержание углерода в $1.5\text{--}1.7$ раза меньше, чем в фитоценозах спелых ельников. На формирование годичной продукции фитомассы спелых ельников выносятся $2.4\text{--}3.5\text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}$, на вырубках — $1.8\text{--}2.2\text{ т}\cdot\text{С}\cdot\text{га}^{-1}$. На вырубках ельников с растительным опадом возвращается $58\text{--}78\%$ углерода, используемого на прирост ОВ. Потери массы при разложении компонентов опада и подстилки в данных ценозах изменяются в широких пределах от 2.2 до 69.5% в год в зависимости от видо-специфичности. При разложении растительных остатков опада вынос углерода ОВ составляет $0.54\text{--}0.63\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$ в год, что равно $37.2\text{--}37.6\%$ от годового разложения растительных остатков опада. На вырубках ельников высвободившийся углерод лесной подстилки составляет $2.46\text{--}3.32\text{ т}\cdot\text{га}^{-1}$. Анализ показал, что спелые ельники являются местом стока, а вырубки — источником углерода.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Коми АССР, 1973. М.: Гидрометеоиздат. 134 с.

Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов, 2018 / Под ред. Лукиной Н.В. М.: Т-во науч. изд. КМК. 232 с.

Алексеев В.А., Бердси Р.А., 1994. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева. 173 с.

Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г., 2011. Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. № 11. С. 1327–1333.

Аристовская Т.В., 1965. Микробиология подзолистых почв. М.; Л.: Наука. 187 с.

Арчегова И.Б., 1985. Почвы некоторых типов хвойных фитоценозов среднетаежной подзоны // Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР. С. 70–82.

Атлас Коми АССР, 1964. М.: ГУГК. 112 с.

Атлас почв Республики Коми, 2010 / Под ред. Добровольского Г.В., Таскаева А.И., Забоевой И.В. Сыктывкар: Коми республиканская типография. 356 с.

Базилевич Н.И., 1993. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 293 с.

Базилевич Н.И., Титлянова А.А., 2008. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 381 с.

Бобкова К.С., 1989. Эколого-физиологические основы продукционного процесса хвойных фитоценозов на Севере. Серия препринтов “Научные доклады”. Сыктывкар: Коми НЦ УрО АН СССР. С. 4–11.

Бобкова К.С., 1994. Продуктивность и структура органической массы в спелых ельниках средней тайги Республики Коми // Биогеоэкологические исследования таежных лесов. Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 6–21.

Бобкова К.С., Кузнецов М.А., 2022. Бюджет углерода в экосистемах среднетаежных коренных ельников // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 6. С. 434–449.

Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Осипов А.Ф., 2015. Запасы крупных древесных остатков в ельниках средней тайги Европейского Северо-Востока // Лесн. журн. № 2. С. 9–20.

Бобкова К.С., Лиханова Н.В., 2012. Вынос углерода и элементов минерального питания при сплошнолесосечных рубках древостоев ельников средней тайги // Лесоведение. № 6. С. 44–54.

Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В., 2014. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах / Отв. ред. Лукина Н.В. СПб.: Наука. 270 с.

Бобкова К.С., Смольцева Н.Л., Тужилкина В.В., Артемов В.А., 1982. Круговорот азота и зольных элементов в сосново-еловом насаждении средней тайги // Лесоведение. № 5. С. 3–11.

Бобкова К.С., Тужилкина В.В., 2001. Содержание углерода и калорийность органического вещества

- в лесных экосистемах Севера // Экология. № 1. С. 69–71.
- Богородская А.В., Шишкин А.С., 2014. Микробиологическая оценка состояния почв вырубок темных лесов на юге енисейского края // Лесоведение. № 4. С. 67–75.
- Замолотчиков Д.Г., 2009. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. № 4. С. 3–15.
- Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А., 2012. Растительный опад в коренном ельнике и лиственнично-хвойных насаждениях // Изв. вузов. Лесн. журн. № 3. С. 7–18.
- Дымов А.А., Лаптева Е.М., 2006. Изменение подзолистых почв на двучленных отложениях при рубках // Лесоведение. № 3. С. 42–49.
- Гусев И.И., 2002. Моделирование экосистем: учеб. пособие. Архангельск: Архангел. гос. тех. ун-т. 112 с.
- Государственный доклад “О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2022 году”, 2022. Сыктывкар: Минприроды Республики Коми. 167 с.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н., 1999. Углерод в лесах северной Евразии // Круговорот углерода на территории России. М.: Мин-во науки и технологии РФ. С. 63–95.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М., 1975. Биологический круговорот веществ в ельнике черничном // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 51–78.
- Карпачевский Л.О., 2005. Экологическое почвоведение. М.: ГЕОС. 336 с.
- Клевенская И.Л., Наплекова Н.Н., Гантимурова Н.И., 1970. Микрофлора почв Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 221 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции, 2006 / Отв. ред. Бобкова К.С., Галенко Э.П. СПб.: Наука. 337 с.
- Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю. и др., 2007. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Отв. ред. Заварзин Г.А. М.: Наука. 315 с.
- Кузнецов А.А., 2007. Изменчивость пула углерода крупных древесных остатков в ходе сукцессий лесных биогеоценозов // Изв. СПбЛТА. № 181. С. 59–65.
- Кузнецов М.А., 2022. Эмиссия диоксида углерода с поверхности болотно-подзолистой почвы вырубки ельника черничного влажного (средняя тайга, Республика Коми) // Мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием “Научные основы устойчивого управления лесами”. М.: ЦЭПЛ РАН. С. 234–235.
- Лазарева И.П., Вуоримаа Т.А., 1986. Влияние сплошных рубок леса на свойства песчаных подзолов северной Карелии // Лесоводственные и экологические последствия рубок в лесах Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР. С. 61–79.
- Леса Республики Коми, 1999 / Под ред. Козубова Г.М., Таскаева А.И. М.: Изд-во-продюсерский центр “Дизайн. Информация. Картография”. 332 с.
- Лесные экосистемы Енисейского меридиана, 2002 / Под ред. Плешикова Ф.И., Ваганова Е.А., Ведровой Э.Ф. и др. Новосибирск: СО РАН. 356 с.
- Лиханова Н.В., 2014. Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на рубках ельников средней тайги // Изв. вузов. Лесн. журн. № 3. С. 52–66.
- Лиханова Н.В., Бобкова К.С., 2019. Пулы и потоки углерода в экосистемах вырубки ельников средней тайги Республики Коми // Теор. и прикл. экология. № 2. С. 91–100.
- Лукина Н.В., Никонов В.В., 1996. Биохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН. Ч. 1. 216 с. Ч. 2. 194 с.
- Макаров Б.Н., 1985. Газовый режим почвы. М.: Агропромиздат. 105 с.
- Манакоев К.Н., Никонов В.В., 1981. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука. 196 с.
- Мартынюк З.П., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., 1998. Оценка баланса углерода лесного фитоценоза // Физиология растений. Т. 45. С. 914–918.
- Машика А.В., 2006. Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. № 12. С. 1457–1464.
- Методы изучения лесных сообществ, 2002. СПб.: НИИ химии СПбГУ. 240 с.
- Орлов А.Я., 1967. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. № 1. С. 64–69.
- Осипов А.Ф., Кузнецов М.А., 2010. Содержание органического углерода в болотно-подзолистых почвах хвойных лесов средней тайги // Лесоведение. № 6. С. 65–70.
- Паршевников А.Л., 1962. Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги // Типы леса и почвы северной части Вологодской области. Тр. ин-та леса и древесины СО АН СССР. Л.: Ин-т леса АН СССР. Т. 52. С. 196–209.
- Подвезенная М.А., Рыжова И.М., 2010. Зависимость вариабельности запасов углерода в почве от пространственной структуры растительного покрова лесных биогеоценозов // Вест. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. № 4. С. 3–9.
- Правила рубок главного пользования в равнинных лесах Европейской части Российской Федерации. Рослесхоз. Приказ от 31.08.93. № 226.

- Пугачев А.А., 2006. Годичный баланс фитомассы в экосистемах кедрового стланика на северо-востоке России // Актуальные проблемы лесного комплекса. Вып. 15. Брянск: БГИТА. С. 110–113.
- Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И., 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 143 с.
- Рожков В.А., Вагнер В.В., Козут Б.М., Конюшков Д.Е., Шеремет Б.В., 1997. Запасы органических и минеральных форм углерода в почвах России // Углерод в биосфере. Докл. на XV ежегодных чтениях памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука. С. 5–58.
- Руководство по технологии и организации лесосечных работ при сплошных и не сплошных рубках, 2002. Сыктывкар: ООО НПФ “Ниокр”. 48 с.
- Русанова Г.В., 1975. Биологическая продуктивность и содержание химических элементов в фитомассе ельника зеленомошника // Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера. Л.: Наука. С. 30–75.
- Семенов В.М., Иванникова Л.А., Кузнецова Т.В., 2006. Структурно-функциональное состояние органического вещества почвы // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука. С. 230–247.
- Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М. и др., 2001. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: МГУ. 120 с.
- Смоленцева Н.Л., 1979. Роль почвенных животных и микроорганизмов в разложении опада сосново-елового насаждения средней тайги // Экология роста и развития сосны и ели на северо-востоке европейской части СССР. Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР. С. 104–116.
- Стенина Т.А., 1970. Микрофлора подзолистых почв север-востока европейской части СССР. Л.: Наука. С. 92–107.
- Теория и практика химического анализа почв, 2006 / Под ред. Воробьевой Л.А. М.: ГЕОС. 400 с.
- Трофименко П.И., Трофименко Н.В., Борисов Ф.И., Зацерковный В.И., 2019. Методология исследования и профильное распределение концентрации диоксида углерода в воздухе дерново-подзолистой глееватой супесчаной почвы // Почвоведение и агрохимия. № 1 (62). С. 73–81.
- Уланова Н.Г., 2007. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках южной тайги // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. шк.-конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 198–211.
- Усольцев В.А., 2007. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН. 636 с.
- Уткин А.И., 1975. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. Сер. “Итоги науки и техники”. М.: ВИНТИ. С. 9–189.
- Уткин А.И., Замолотчиков Д.Г., Честных О.В., Коровин Г.Н., Зукерт Н.В., 2001. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. № 5. С. 8–23.
- Федоров Ю.А., Сухоруков В.В., Трубник Р.Г., 2021. Аналитический обзор: Эмиссия и поглощение парниковых газов почвами. Экологические проблемы // Антропогенная трансформация природной среды. Т. 7. № 1. С. 6–34.
- Фролова Л.Н., 1961. Интенсивность выделения углекислоты с поверхности почвы сосновых и еловых лесов // Тр. Коми фил. АН СССР. № 11. С. 123–129.
- Хабибуллина Ф.М., 2009. Почвенная микробиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем Северо-Востока европейской части России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 40 с.
- Чайка В.Е., 1972. Особенности микрофлоры подзолистых и тундровых почв северо-востока Европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 19 с.
- Честных О.В., Замолотчиков Д.Г., Уткин А.И., 2004. Общие запасы биологического углерода и азота в почвах лесного фонда России // Лесоведение. № 4. С. 30–42.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., 2014. Углеродный бюджет лесов России // Сиб. лесн. журн. № 1. С. 69–92.
- Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Wirth S., 2008. Microbial respiration activities of soil from different climatic regions of European Russia // Eur. J. Soil Biol. V. 44. № 2. P. 147–157.
- Anderson T.H., Domsch K.H., 1986. Carbon links between microbial biomass and soil organic matter // Perspectives in Microbial Ecology / Eds Megusar F., Gantar M. Ljubljana: Slovene Society for Microbiology. P. 467–471.
- Anderson T.H., Domsch K.H., 1989. Ratios of microbial biomass to total organic carbon in arable soils // Soil Biol. Biochem. V. 21. № 4. P. 471–479.
- Berg B., Staaf H., 1981. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter // Ecol. Bull. V. 33. P. 163–178.
- Berg B., Staaf H., 1987. Release of nutrients from decomposing white birch leaves and Scots pine needle litter // Pedobiologia. V.30. P. 55–63.
- Binkley D., Stape I., Ryan M., Bamard H., Fownes J., 1997. Age-related decline in forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis // Ecosystems. V. 5. P. 58–67.
- Bolin B., 1977. Changes of land biota and their importance for the carbon cycle // Science. V. 196. P. 613–615.
- Dahlman K.C., Kuceera C.L., 1965. Root productivity and turnover in native prairie // Ecology. V. 46. P. 40–48.

- Dalal R.C., Allen D.E.*, 2008. Greenhouse gas fluxes from natural ecosystems. Turner review // *Austral. J. Bot.* V. 56. P. 369–407.
- Knohl A., Schulze E.-D., Kolle O., Buchmann N.*, 2003. Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany // *Agricult. Forest Meteorol.* V. 118. P. 151–167.
- Kuricheva O., Mamkin V., Sandler'sky R., Puzachenko J., Varlagin A., Kurbatova J.*, 2017. Radiative entropy production along the paludification gradient in the southern taiga // *Entropy.* V. 19. № 1. Art. 43. <https://doi.org/10.3390/e19010043>
- Lin H., Fan Z., Shi L., Arain A., McCaughey H., et al.*, 2016. The cooling trend of canopy temperature during the maturation, succession, and recovery of ecosystems // *Ecosystems.* V. 20. № 2. P. 406–415.
- Melillo J.M., Prentice I.C., Farquhar G.D., Schulze E.-D., Sala O.E.*, 1995. Terrestrial biotic responses to environmental change and feedbacks to climate // *Climate Change Science of Climate Change* / Eds Houghton J.T., Callander B.A., Varney S.K. N.-Y.: Cambr. Univ. Press. P. 444–481.
- Novakovskiy A.B., Elsakov V.V.*, 2014. Hydrometeorological database (HMDB) for practical research in ecology // *Data Sci. J.* V. 13. P. 57–63.
- Scheffer R.A., Logtestijn R.S.P., van, Verhoeven J.T.A.*, 2001. Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in two mesotrophic fens differing in dominant plant species // *Oikos.* V. 92. P. 44–54.
- Shvidenko A., Nilsson S.*, 2003. A synthesis of the impact of Russian forests on the global carbon budget for 1961–1998 // *Tellus.* V. 55. P. 391–415.
- Stolbovoi V.*, 2002. Carbon in Russian soils // *Climatic Change.* V. 55. № 1–2. P. 131–156.
- Stoy P., Lin H., Novick K.A., Siqueira M., Juang J.Y.*, 2014. The role of vegetation on the ecosystem radiative entropy budget and trends along ecological succession // *Entropy.* V. 16. № 7. P. 3710–3731.
- SVirezhev Y.M.*, 2000. Thermodynamics and ecology // *Ecol. Model.* V. 132. № 1–2. P. 11–22.

Transformation of the carbon budget in middle-taiga spruce forests on swamp-podzolic soils during winter clear fellings

N. V. Likhanova^{a, *}, K. S. Bobkova^{b, **}

^a*Saint-Petersburg State Forest Technical University, Syktyvkar Forest Institute
Lenin st., 39, Syktyvkar, Komi Republic, 167001 Russia*

^b*Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science Center, RAS
Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russia*

*E-mail: lihanad@mail.ru

**E-mail: bobkova@ib.komisc.ru

The paper presents the characteristics of the main components of the carbon cycle in the ecosystems of mature spruce forests: blueberry moist, polytrichum-sphagnum, and in fellings of these spruce forests on peaty podzolic gley soils. Income and expenditure items of the carbon budget of phytocenoses are assessed according to the indicators of production and destruction processes of organic matter. It has been established that the total carbon pool in the ecosystems of mature spruce forests is 160–194 t·ha⁻¹, of which in plants of phytocenoses 44.4–57.8%, in large wood residues (deadwood) 2.1–9.7%, in the soil including litter and mineral layer 35.8–45.9%. In the ecosystems of fellings carbon reserves of organic matter are equal to 106–113 t·ha⁻¹, of which in soil 62.5–72.5%, in phytocenoses plants 18.0–25.2%, in large wood residues 9.5–12.3%. The annual carbon sequestration by phytocenoses of mature spruce forests is 2.4–3.5 t·ha⁻¹, in felled areas – 1.8–2.2 t·ha⁻¹. In the accumulation of carbon in spruce forests the leading role belongs to the tree stand, and in the fellings – to ground cover plants. The amount of carbon entering with the litter is 2.0–2.1 t·ha⁻¹ in spruce forests, and 1.4–1.6 t·ha⁻¹ in fellings. The carbon released during the decomposition of the litterfall plant residues in the fellings is 0.54–0.63 t·ha⁻¹, which is 37.2–37.6% of the annual decomposition of the litterfall plant residues. It is shown that mature spruce forests are a place of sink and fellings is a source of carbon.

УДК 574.583(268.45)

ПЕЛАГИЧЕСКИЕ АЛЬГОЦЕНОЗЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ОБЛАСТИ ЛЕДОВОЙ КРОМКИ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2025 г. П. Р. Макаревич, Е. И. Дружкова, В. В. Ларионов*

Мурманский морской биологический институт РАН

Владимирская ул., 17, Мурманск, 183010 Россия

**E-mail: larionov@mmbi.info*

Поступила в редакцию 05.07.2024 г.

После доработки 09.08.2024 г.

Принята в печать 25.10.2024 г.

В апреле 2019 г. на северо-востоке Баренцева моря проведены комплексные исследования фито-планктона одновременно с определением гидрологических характеристик. Целью работы было выявление особенностей структуры прикромочного цветения микроводорослей пелагиали в весенний период. Таксономический список организмов, обнаруженных на изученной акватории, включал 61 представителя, идентифицированного до вида. Показатель видового сходства (коэффициент Жаккара) альгоценозов в различных водных массах достигал уровня чуть более 20%, а именно: для сообществ атлантических и баренцевоморских вод — 24.69%, баренцевоморских и арктических — 23.08%, арктических и атлантических — 20.24%. В то же время между станциями в прикромочной зоне и близлежащими к ним на разрезе он составлял более 40%. Можно утверждать, что в период наблюдений отсутствовало влияние компонентов ледовой флоры на пелагические сообщества.

DOI: 10.31857/S0044459625010045, EDN: SOMMMC

Основой биопродуктивности морских экосистем является синтез органического вещества сообществами первичных продуцентов (Bunt, 1975). Главным его производителем являются одноклеточные водоросли (Hopes, Mock, 2015). Фитопланктон, наряду с альгофлорой морского льда, служит источником пищи и энергии для организмов более высоких трофических уровней, составляя основу всех морских пищевых сетей (Lizotte, 2001; Fernández-Méndez et al., 2015; Duncan, Petrou, 2022).

Наибольшая часть годовой первичной продукции пелагиали Баренцева моря формируется во время весеннего цветения микроводорослей, которое в северной части водоема традиционно связывают с прикромочной ледовой зоной (Biological Atlas..., 2000). Формирование этой области высокой продуктивности зависит от таких физических факторов, как таяние льда, количество поступающего света, стратификация водной толщи, обеспеченность биогенными элементами и т.д. (Qu et al., 2006; Oziel et al., 2017; Silva, 2021; Паутова и др., 2021).

Происходящие в настоящее время климатические изменения в Арктике оказывают значительное влияние на морские экосистемы (Barber et al., 2008; Smedsrud et al., 2013; Comiso, Hall, 2014). Комплексно воздействуя на функционирование экосистем, они затрагивают различные трофические уровни и изменяют биоразнообразие, структуру и продуктивность сообществ (IPCC, 2019; Bestion et al., 2021). В последнее время регистрируется увеличение объема и повышение температуры атлантических вод, поступающих в Баренцево море, и связанное с этим беспрецедентное сокращение площади акватории, занятой морским льдом, а также увеличение периода открытой воды (Comiso, 2012; Årthun et al., 2012; Boitsov et al., 2012; Oziel et al., 2017). Сезонное образование и таяние морского льда играют ключевую роль в глобальном круговороте вещества и энергии в океане. Более высокая изменчивость и более быстрое уменьшение толщины морского льда в окраинных морях имеют большое значение для понимания полярной климатической системы (Serreze et al., 2007; Meredith et al., 2019;

Mallett et al., 2021). Эти процессы влияют на сроки начала и окончания прикромочного цветения микроводорослей, в итоге приводят к изменениям в структуре биогеохимического круговорота в пелагиали (Ardyna et al., 2020) и, как следствие, требуют пересмотра оценки уровня первичного продуцирования в арктических морях (Horvat et al., 2017; Kinney et al., 2020).

Численность фитопланктона в Северном Ледовитом океане в последние десятилетия увеличивалась по мере потепления региона и исчезновения морского льда. Предполагаемыми причинами этого были расширение площади открытой воды и более длительный вегетационный период. Потеря морского льда в Северном Ледовитом океане способствовала повышению объема первичной продукции пелагических альгоценозов. Тем не менее остается открытым вопрос, будет ли продолжать расти данный показатель в случае дальнейшего усиления ледотаяния (Lewis et al., 2020).

Особый интерес вызывают фитопланктонные исследования в зоне ледовой кромки, которая представляет собой гидродинамически активную зону, занятую ледовыми полями. В то же время эта область является уникальным биотопом, где неразрывно связаны два компонента первичных продуцентов — пелагическая и ледовая флоры (Сажин и др., 2012; Oziel et al., 2019; Makarevich et al., 2022), являющиеся основой создания первичного органического вещества Баренцева моря (Johnsen et al., 2018; Wang et al., 2018). Физический процесс таяния морского льда имеет важное значение и оказывает влияние на динамику цветения фитопланктона (Fitch, Moore, 2007). Началу активного периода вегетации микроводорослей в пелагиали предшествует развитие ледовой альгофлоры (Ильяш и др., 2012). В результате таяния льда клетки и споры, попадая в близлежащую пелагиаль, богатую биогенами, дают начало “весеннему цветению” (Schandelmeier, Alexander, 1981; Syvertsen, 1991). За сезонно отступающей краевой зоной льда следует массовое цветение фитопланктона, развивающегося вблизи и ниже кромки льда (Perrette et al., 2011). В этот период в пределах краевой ледовой зоны (marginal ice zone, MIZ) часто наблюдаются высокие концентрации хлорофилла и биомассы организмов (Паутова и др., 2021), при этом цветение простирается на тысячи километров по площади (Smith, Nelson, 1986; Moore, Abbott, 2000). Размер и расположение MIZ, определяемые как районы недавнего

таяния/отступления льда, меняются в зависимости от времени года и от года к году.

Структура планктонных альгоценозов северной части Баренцева моря среди ледовых полей и вблизи прикромочной зоны формируется за счет развития холодноводного комплекса диатомовых океанического и неритического происхождения. Для летнего периода в прикромочных водах характерно присутствие видов летнего тепловодного атлантического комплекса (Паутова и др., 2019), что свидетельствует об усилении влияния атлантических вод в арктическом бассейне (Паутова и др., 2021). В отдельные годы на акваториях с разреженным ледяным покровом основными первичными продуцентами могут являться пико- и нанофитопланктон (Кудрявцева и др., 2023).

Цветение фитопланктона в MIZ служит важным источником пищи для более высоких трофических уровней и оказывает значительное воздействие на биогеохимический цикл в регионе (Smith, Nelson, 1986; Arrigo et al., 1998).

В настоящем исследовании мы изучаем пространственно-временное распределение гидрологических показателей, структуру и фотосинтетическую активность сообществ микроводорослей пелагиали краевой ледовой зоны Баренцева моря. В работе использованы оригинальные данные, полученные в весенний период в труднодоступных и ранее не изученных районах баренцевоморской акватории в зоне ледовой кромки. Эти исследования дают возможность понять, как физический процесс таяния и сезонная динамика морского льда влияют на формирование структуры фитопланктонного сообщества в краевой ледовой зоне арктических морей.

Целью данной работы являлось выявление особенностей структуры прикромочного цветения в пелагиали Баренцева моря в весенний период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили планктонные сборы, выполненные на северо-востоке Баренцева моря в ходе экспедиционного рейса на НИС “Дальние Зеленцы” в весенний период (апрель) 2019 г. Были проведены исследования в районе кромки льда на трех гидробиологических разрезах (рис. 1).

Температуру и соленость водных масс определяли с помощью CTD-зонда SEACAT SBE19 plus V2 (Sea-Bird Scientific, США). Полученные

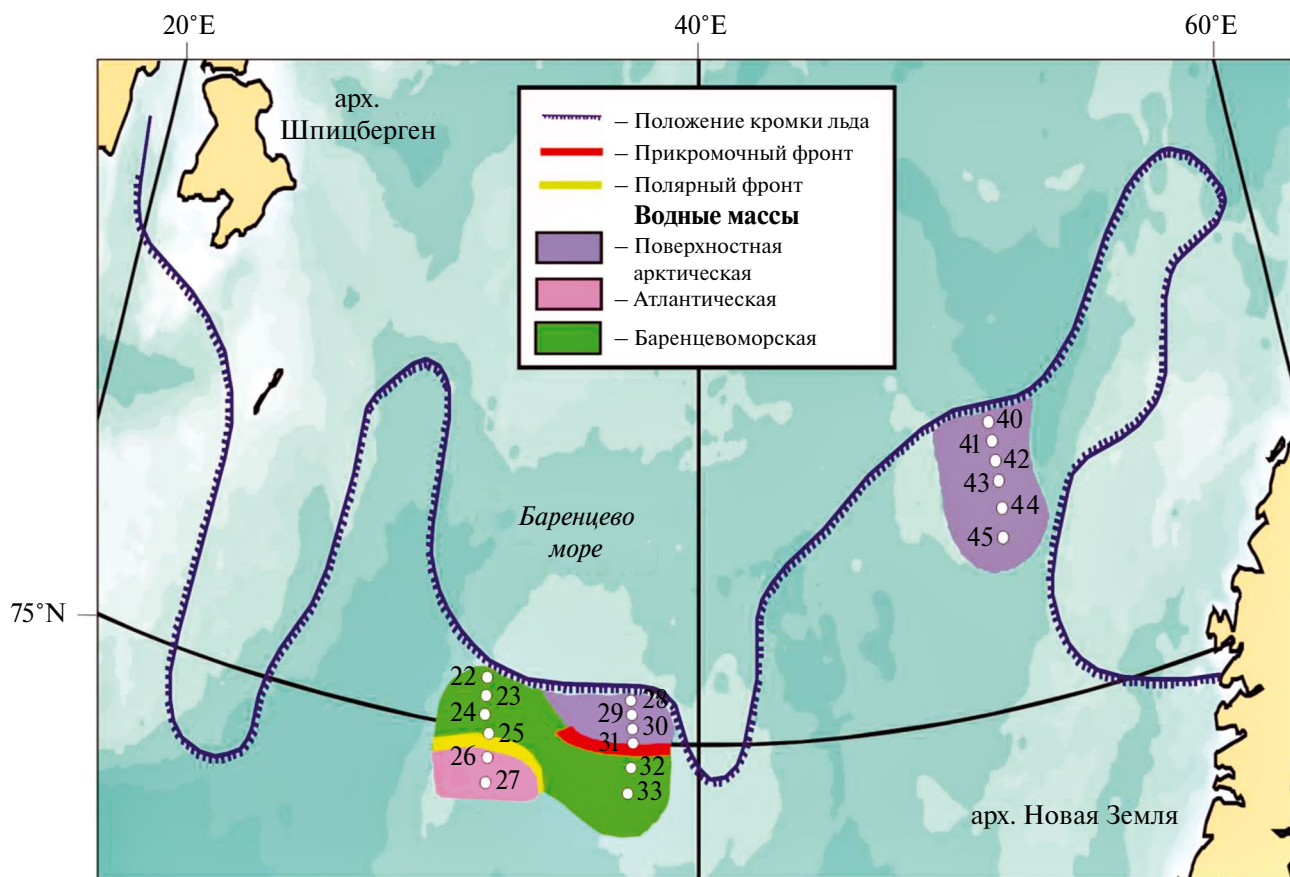


Рис. 1. Карта-схема района исследований и расположение станций отбора проб (22–33, 40–45).

данные были обработаны с использованием программного обеспечения производителя SBE19 SEACAT Profiler. Для выделения водных масс и определения их границ были использованы метод градиентов и классический T, S-анализ (Мамаев, 1987). В качестве критерия наличия фронтальной зоны на поверхности моря принималось значение горизонтальных градиентов температуры и солености, в 5 раз превышающее климатические градиенты для Баренцева моря: $0.01^{\circ}\text{C}/\text{км}$ и $0.001\text{‰}/\text{км}$ (Ожигин и др., 2016).

Пробы воды на фитопланктон отбирались батометром Нискина комплекса ROSETTE HydroBios MWS-12 на глубинах 0, 10, 25, 50 м — со стандартных горизонтов отбора гидробиологических проб (Edler, 1979).

Обработка полученного материала осуществлялась по стандартным гидробиологическим методикам: пробы объемом 2 л концентрировали с помощью метода обратной фильтрации до конечного объема 2–3 мл и фиксировали 40%-ным раствором формальдегида — конечная

концентрация составляла 2–4% (Dodson, Thomas, 1964; Суханова, 1983). Для таксономической идентификации организмов и подсчета клеток применяли счетную камеру Palmer-Maloney (Karlsen et al., 2010). Крупные и редкие формы подсчитывали в камере Горяева объемом 0.9 мл. Микроскопирование производили под световым микроскопом AxioImager D1 (“CarlZeiss”, Германия) при увеличении $\times 400$.

Названия видов и систематических групп, фитогеографические характеристики микроводорослей приведены согласно номенклатуре, принятой в электронных источниках (AlgaeBase: <https://www.algaebase.org>; WoRMS: <https://www.marinespecies.org/index.php>).

Биомассу микроводорослей рассчитывали по таблицам средних объемов клеток, вычисленных методом определения биологического объема вида (как мкм^3 клеток в литре воды) по заданной геометрической форме (Makarevich et al., 1993; Sun, Liu, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические параметры. По гидрологическим показателям на акватории исследованного участка можно выделить три типа водных масс. В западной части (Разрезы I и II) наибольшую площадь занимали баренцевоморские воды, в восточной же области (Разрез III) они обнаруживались только в придонной пелагиали, а от поверхности до глубин 75–120 м распространялись поверхностные арктические водные массы. На двух южных станциях Разреза I прослеживалось влияние поверхностных атлантических течений в виде выраженного термоклина, поднимающегося от 115 м на Станции 27 до 65 м на Станции 26 и отделяющего теплые атлантические воды от подстилающих баренцевоморских. На северных станциях этого разреза (22–24) водная толща была однородной с характеристиками, соответствующими водной массе Баренцева моря. По максимальным горизонтальным градиентам температуры полярный фронт на поверхности моря располагался между Станциями 24 и 26. Южную часть Разреза II (Станции 31–33) также занимали баренцевоморские воды

с однородной гидрологической структурой. При этом на его северных станциях (28–30), расположенных в непосредственной близости от кромки льда, эти водные массы подстилали поверхностный слой холодных распресненных арктических вод, и на поверхности моря между Станциями 30 и 31 отмечался четко выраженный прикраевой фронт.

В табл. 1 указаны координаты станций, их глубина, дата и время отбора проб, а также величины температуры и солености воды в поверхностном слое. Количественные характеристики пелагических сообществ в водных массах различного генезиса представлены в табл. 2.

Качественные и количественные показатели развития фитопланктона. В фитопланктоне исследованной области Баренцева моря обнаружены организмы, относящиеся к четырем таксономическим группам: диатомовые – 36 видов, динофитовые – 23, криптофитовые и диктиохофитовые – по 1 представителю. Всего зарегистрирован 61 вид. Полный список пелагических микроводорослей, определенных до видового уровня, представлен в табл. 3. Кроме этого, в пробах отмечены неидентифицированные диатомеи

Таблица 1. Координаты станций, общая глубина, дата и время отбора проб, температура (T_0) и соленость (S_0) воды в нулевом горизонте

Станция		Координаты		Общая глубина, м	Дата	Время	T_0 , °C	S_0 , ‰
		широта	долгота					
Разрез I	22	75°10,524′	33°31,520′	180	09.04.2019	16:50	−0.05	34.93
	23	75°07,741′	33°29,499′	169	09.04.2019	23:05	0.36	34.96
	24	75°05,516′	33°28,871′	160	10.04.2019	02:05	0.29	34.95
	25	75°00,998′	33°29,848′	140	10.04.2019	04:50	0.17	34.96
	26	74°50,452′	33°30,127′	184	10.04.2019	07:15	1.22	34.98
	27	74°40,25′	33°29,237′	227	10.04.2019	09:30	2.15	34.98
Разрез II	28	75°06,146′	37°59,091′	187	11.04.2019	09:10	−1.26	34.70
	29	75°03,41′	38°00,220′	182	11.04.2019	14:40	−0.97	34.79
	30	75°01,521′	37°59,717′	182	11.04.2019	17:40	−0.84	34.81
	31	74°55,875′	38°01,617′	180	11.04.2019	21:30	−0.71	34.90
	32	74°46,291′	37°59,913′	155	12.04.2019	01:27	−0.65	34.93
	33	74°36,341′	37°59,838′	148	12.04.2019	04:05	−0.65	34.93
Разрез III	40	76°32,225′	49°39,950′	290	14.04.2019	20:10	−1.70	34.76
	41	76°29,245′	49°41,102′	290	15.04.2019	01:10	−1.75	34.75
	42	76°26,647′	49°40,620′	292	15.04.2019	03:05	−1.67	34.76
	43	76°21,913′	49°40,291′	246	15.04.2019	05:00	−1.72	34.74
	44	76°11,977′	49°40,183′	245	15.04.2019	07:15	−1.73	34.73
	45	76°02,077′	49°40,757′	235	15.04.2019	09:20	−1.68	34.74

Таблица 2. Количественные показатели развития фитопланктонных сообществ на исследованных горизонтах в различных типах водных масс: над чертой – численность (тыс. кл./л), под чертой – биомасса (мкг/л)

Тип в/м	Арктические				Баренцевоморские				Атлантические			
Горизонт, м	0	10	25	50(*70)	0	10	25	50	0	10	25	50
Min	<u>1.2</u>	<u>0.0</u>	<u>0.8</u>	<u>0.1</u>	<u>0.9</u>	<u>1.1</u>	<u>0.9</u>	<u>1.4</u>	<u>0.2</u>	<u>0.4</u>	<u>1.0</u>	<u>0.8</u>
	5.9	0.0	1.6	0.1	3.1	2.4	3.4	8.5	0.8	0.4	2.2	4.7
Max	<u>46.5</u>	<u>82.0</u>	<u>56.3</u>	<u>32.8</u>	<u>2.6</u>	<u>3.3</u>	<u>16.3</u>	<u>8.0</u>	<u>0.8</u>	<u>1.5</u>	<u>2.3</u>	<u>3.1</u>
	63.6	109.8	118.7	18.9	10.5	19.5	44.5	49.6	2.2	52.1	12.8	5.1
Среднее	<u>19.7</u>	<u>16.3</u>	<u>11.7</u>	<u>5.9</u>	<u>1.7</u>	<u>1.9</u>	<u>5.2</u>	<u>3.3</u>	<u>0.5</u>	<u>0.9</u>	<u>1.7</u>	<u>2.0</u>
	26.5	31.9	23.0	5.9	6.4	8.3	17.4	23.6	1.5	26.3	7.5	4.9

Таблица 3. Таксономический состав микрофитопланктона в прикромочной зоне исследованного участка акватории Баренцева моря. Фитогеографическая характеристика (ФГХ): А – аркто-бореальные виды, В – бореальные, С – космополиты. Экологическая характеристика (ЭХ): N – неритические формы, О – океанические, Р – панталассные, М – представители микрофитобентоса

Виды	ФГХ	ЭХ
Bacillariophyceae		
<i>Amphiprora hyperborea</i> Grun., 1880	A	N
<i>Bacterosira fragilis</i> (Gran) Gran, 1900	A	N
<i>Ceratoneis gracilis</i> Bréb. ex Ktz., 1849	C	N
<i>Chaetoceros decipiens</i> Cl., 1873	C	P
<i>Chaetoceros diadema</i> (Ehr.) Gran, 1897	A	N
<i>Chaetoceros simplex</i> Ostf., 1901	A	N
<i>Chaetoceros socialis</i> Lauder, 1864	C	N
<i>Chaetoceros wighamii</i> Brightw., 1856	A	N
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> (Ehr.) Ehr., 1854	C	O
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reiman & Lewin, 1964	C	N
<i>Eucampia groenlandica</i> Cl., 1896	A	N
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehr., 1839	C	N
<i>Fossilulaphycus arcticus</i> Blanco, 2020	A	N
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton, 1869	C	N
<i>Fragilariopsis cylindrus</i> (Grun.) Krieger, 1954	C	N
<i>Fragilariopsis oceanica</i> (Cl.) Hasle, 1965	A	N
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehr.) Griffith & Henfrey, 1856	C	M
<i>Lennoxia faveolata</i> H.A. Thomsen & K.R. Buck, 1993	C	N
<i>Melosira arctica</i> (Ehr.) Dickie, 1861	A	N
<i>Navicula directa</i> (W. Smith) Ralfs, 1861	A	N
<i>Navicula distans</i> (W. Smith) Ralfs, 1861	A	M
<i>Navicula granii</i> (Jørg.) Gran, 1908	A	N
<i>Navicula septentrionalis</i> (Grun.) Gran, 1908	A	N
<i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i> (Grun.) Cl., 1883	A	N
<i>Navicula vanhoeffenii</i> Gran, 1897	A	N
<i>Nitzschia frigida</i> Cl. & Grun., 1880	A	N
<i>Nitzschia longissima</i> (Bréb.) Ralfs, 1861	C	N
<i>Nitzschia seriata</i> Cl., 1883	A	P
<i>Pauliella taeniata</i> (Grun.) F.E. Round & P.W. Basson, 1997	A	N
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith, 1852	C	M
<i>Pleurosigma stuxbergii</i> Cl. & Grun., 1880	A	M
<i>Thalassiosira antarctica</i> var. <i>borealis</i> G. Fryxell, Doucette & Hubbard, 1981	C	P

Таблица 3. Окончание

Виды	ФгХ	ЭХ
Bacillariophyceae		
<i>Thalassiosira gravida</i> Cl., 1896	С	Р
<i>Thalassiosira hyalina</i> (Grun.) Gran, 1897	А	Р
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> Cl., 1873	А	Н
<i>Thalassiosira rotula</i> Meunier, 1910	В	Н
Dinophyceae		
<i>Amphidinium extensum</i> Wulff, 1916	А	О
<i>Ceratium arcticum</i> (Ehr.) Cl., 1901	А	Р
<i>Ceratium fusus</i> (Ehr.) Dujardin, 1841	С	О
<i>Dicroerisma psilonereia</i> F.J.R. Taylor & S.A. Cattell, 1969	В	Н
<i>Dinophysis acuminata</i> Clap. & Lachm., 1859	С	Н
<i>Dinophysis rotundata</i> Clap. & Lachm., 1859	С	О
<i>Gymnodinium simplex</i> (Lohmann) Kof. & Swezy, 1921	А	Р
<i>Gymnodinium wulffii</i> Schill., 1933	А	Р
<i>Gyrodinium lachryma</i> (Meunier) Kof. & Swezy, 1921	А	О
<i>Heterocapsa rotundata</i> (Lohmann) Hansen, 1995	А	Н
<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Stein, 1883	А	Н
<i>Oxytoxum scolopax</i> Stein, 1883	В	О
<i>Oxytoxum variabile</i> Schill., 1937	В	О
<i>Pronoctiluca pelagica</i> Fabre-Domerque, 1889	С	Р
<i>Pronoctiluca spinifera</i> (Lohmann) Schill., 1933	С	Р
<i>Prorocentrum balticum</i> (Lohmann) Loeblich III, 1970	С	Н
<i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen) Balech, 1974	А	Н
<i>Protoperidinium breve</i> (Paulsen) Balech, 1974	С	О
<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen) Balech, 1974	С	Н
<i>Protoperidinium depressum</i> (Bailey) Balech, 1974	С	О
<i>Protoperidinium monacanthum</i> (Broch) Balech, 1974	А	О
<i>Protoperidinium ovatum</i> Pouch., 1883	С	О
<i>Scripsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich III, 1976	А	Н
Cryptophyceae		
<i>Plagioselmis prolonga</i> Butch., 1967	В	Н
Dictyochophyceae		
<i>Octactis speculum</i> (Ehr.) Chang, Grieve & Sutherland, 2017	С	О

и динофлагелляты, в среднем достигающие 10–15% от общих уровней обилия альгоценозов.

Абсолютными доминантами по численности на всех станциях и горизонтах являются диатомовые водоросли, составляя более 90% (табл. 4). В общей биомассе доля динофлагеллят несколько выше — 10–25%, но исключительно за счет крупных представителей: *Ceratium arcticum* и *Protoperidinium depressum*. По первому показателю лидируют *Pauliella taeniata* (Разрезы II и III), *Fragilariopsis oceanica* (Разрез III) и мелкие виды р. *Chaetoceros* (Разрезы I и II). Набор доминантов,

вместе образующих более половины биомассы сообщества, на разных участках акватории отличается более значительно: на Разрезе I — *Protoperidinium depressum*, *Amphiprora hyperborea*, *Gyrosigma fasciola*, *Coscinodiscus oculus-iridis*; на Разрезе II — *Thalassiosira gravida*, *Coscinodiscus* sp., *Amphiprora hyperborea*, *Gyrosigma fasciola*; на Разрезе III — *Fossula arctica*, *Fragilariopsis oceanica*, *Pauliella taeniata* (рис. 2).

По экологической характеристике больше половины видов (35) относятся к неритическим формам, 11 — к океаническим, 10 — к панталасным,

Таблица 4. Количественные показатели развития фитопланктонных сообществ и основных таксономических групп микроводорослей: BAC – диатомовые, DIN – динофитовые, Total – общие (над чертой – численность (тыс. кл./л), под чертой – биомасса (мкг/л))

Станция		0 м			10 м			25 м			50 (*70) м		
		BAC	DIN	Total	BAC	DIN	Total	BAC	DIN	Total	BAC	DIN	Total
Разрез I	22	<u>1.01</u> 4.63	<u>0.25</u> 0.96	<u>1.26</u> 5.59	<u>1.44</u> 5.87	<u>0.14</u> 0.36	<u>1.59</u> 6.23	<u>0.60</u> 3.03	<u>0.26</u> 0.33	<u>0.85</u> 3.36	<u>1.09</u> 3.54	<u>0.34</u> 46.08	<u>1.43</u> 49.62
	23	<u>2.25</u> 4.79	<u>0.36</u> 5.65	<u>2.62</u> 10.45	<u>3.08</u> 10.10	<u>0.22</u> 3.69	<u>3.30</u> 13.78	<u>2.58</u> 9.49	<u>0.00</u> 0.00	<u>2.58</u> 9.49	<u>2.98</u> 8.83	<u>0.14</u> 15.84	<u>3.13</u> 24.67
	24	<u>0.81</u> 5.91	<u>0.05</u> 0.38	<u>0.86</u> 6.29	<u>2.59</u> 19.29	<u>0.22</u> 0.20	<u>2.80</u> 19.49	<u>16.21</u> 43.50	<u>0.12</u> 0.95	<u>16.33</u> 44.45	<u>3.57</u> 8.99	<u>0.04</u> 0.17	<u>3.65</u> 9.18
	25	<u>2.31</u> 16.25	<u>0.36</u> 2.62	<u>2.67</u> 18.87	<u>3.47</u> 18.44	<u>0.18</u> 0.07	<u>3.74</u> 18.51	<u>2.09</u> 7.00	<u>0.07</u> 0.03	<u>2.30</u> 7.04	<u>13.42</u> 29.87	<u>0.67</u> 1.07	<u>14.09</u> 30.93
	26	<u>0.64</u> 2.19	<u>0.14</u> 0.05	<u>0.79</u> 2.24	<u>1.15</u> 50.20	<u>0.36</u> 1.91	<u>1.51</u> 52.11	<u>1.32</u> 3.12	<u>0.88</u> 9.63	<u>2.32</u> 12.76	<u>2.75</u> 5.01	<u>0.12</u> 0.05	<u>3.12</u> 5.08
	27	<u>0.23</u> 0.80	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.23</u> 0.80	<u>0.08</u> 0.23	<u>0.31</u> 0.21	<u>0.38</u> 0.44	<u>0.43</u> 1.15	<u>0.58</u> 1.01	<u>1.01</u> 2.16	<u>0.74</u> 4.36	<u>0.07</u> 0.29	<u>0.80</u> 4.65
Разрез II	28	<u>26.84</u> 51.36	<u>2.16</u> 11.17	<u>29.31</u> 63.61	<u>9.52</u> 32.26	<u>0.88</u> 2.61	<u>10.40</u> 34.87	<u>3.66</u> 14.84	<u>0.43</u> 4.98	<u>4.37</u> 19.84	<u>4.19</u> 7.11	<u>0.10</u> 0.14	<u>4.29</u> 7.25
	29	<u>35.01</u> 41.92	<u>0.31</u> 0.75	<u>35.33</u> 42.67	<u>11.06</u> 51.87	<u>1.36</u> 6.66	<u>12.43</u> 58.53	<u>6.98</u> 17.13	<u>1.07</u> 1.05	<u>8.05</u> 18.18	<u>2.69</u> 3.90	<u>0.10</u> 0.05	<u>2.78</u> 3.95
	30	<u>4.13</u> 20.37	<u>0.15</u> 0.07	<u>4.28</u> 20.44	<u>4.60</u> 34.00	<u>0.84</u> 2.05	<u>5.45</u> 36.04	<u>11.95</u> 20.02	<u>0.72</u> 4.56	<u>12.66</u> 24.58	<u>1.36</u> 6.42	<u>0.12</u> 0.38	<u>1.48</u> 6.80
	31	<u>1.12</u> 3.25	<u>0.00</u> 0.00	<u>1.12</u> 3.25	<u>0.83</u> 3.81	<u>0.30</u> 0.21	<u>1.14</u> 4.02	<u>1.97</u> 12.37	<u>0.38</u> 0.24	<u>2.35</u> 12.61	<u>7.72</u> 32.35	<u>0.32</u> 0.29	<u>8.04</u> 32.64
	32	<u>2.07</u> 3.09	<u>0.00</u> 0.00	<u>2.07</u> 3.09	<u>1.15</u> 2.34	<u>0.11</u> 0.05	<u>1.32</u> 2.39	<u>4.31</u> 10.73	<u>0.06</u> 0.02	<u>4.48</u> 10.76	<u>1.52</u> 8.32	<u>0.07</u> 0.14	<u>1.59</u> 8.46
	33	<u>2.23</u> 8.82	<u>0.07</u> 0.73	<u>2.30</u> 9.55	<u>0.97</u> 3.98	<u>0.17</u> 0.16	<u>1.15</u> 4.13	<u>4.65</u> 23.66	<u>0.11</u> 0.10	<u>4.76</u> 23.76	<u>1.98</u> 16.93	<u>0.00</u> 0.00	<u>1.98</u> 16.93
Разрез III	40	<u>21.61</u> 39.60	<u>0.00</u> 0.00	<u>21.61</u> 39.60	<u>2.59</u> 4.33	<u>0.43</u> 1.24	<u>3.02</u> 5.57	<u>2.22</u> 2.20	<u>0.13</u> 0.19	<u>2.36</u> 2.39	<u>0.41</u> 0.75	<u>0.49</u> 0.39	<u>0.91</u> 1.14
	41	<u>2.31</u> 5.55	<u>0.22</u> 2.16	<u>2.53</u> 7.71	<u>0.54</u> 0.38	<u>0.74</u> 10.73	<u>1.28</u> 11.12	<u>0.58</u> 1.40	<u>0.23</u> 0.21	<u>0.81</u> 1.61	<u>0.35</u> 0.28	<u>0.14</u> 0.02	<u>0.48</u> 0.31
	42	<u>1.01</u> 1.48	<u>0.22</u> 5.35	<u>1.22</u> 6.84	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.00</u> 0.00	<u>4.38</u> 6.98	<u>0.29</u> 0.43	<u>4.67</u> 7.41	<u>0.73</u> 0.46	<u>0.21</u> 0.19	<u>0.94</u> 0.65
	43	<u>9.89</u> 5.74	<u>0.14</u> 0.13	<u>10.04</u> 5.87	<u>5.50</u> 10.64	<u>0.66</u> 1.00	<u>6.15</u> 11.64	<u>5.29</u> 3.95	<u>0.20</u> 0.29	<u>5.49</u> 4.24	<u>0.14</u> 0.04	<u>0.00</u> 0.00	<u>0.14</u> 0.04
	44	<u>24.81</u> 24.75	<u>1.21</u> 0.97	<u>26.07</u> 25.79	<u>24.45</u> 18.89	<u>0.49</u> 0.99	<u>24.94</u> 19.87	<u>10.56</u> 6.68	<u>0.19</u> 3.65	<u>10.75</u> 10.33	<u>8.92</u> 18.66	<u>0.20</u> 0.26	<u>9.12</u> 18.91
	45	<u>46.36</u> 25.56	<u>0.15</u> 0.14	<u>46.51</u> 25.70	<u>82.39</u> 109.25	<u>0.57</u> 0.55	<u>82.96</u> 109.80	<u>55.60</u> 118.05	<u>0.67</u> 0.60	<u>56.27</u> 118.65	<u>32.18</u> 12.77	<u>0.61</u> 0.89	<u>32.80</u> 13.66

4 – к представителям микрофитобентоса, в мелководных районах часто встречающимся в пелагиали. По фитогеографической принадлежности 31 вид имеет аркто-бореальное происхождение, 5 – бореальное и 25 являются космополитами. Таким образом, в целом в альгоценозах преобладают неритические формы, примерно в равной степени аркто-бореального и космополитного генезиса. Отличий между участками по данным

критериям не отмечается, также указанные соотношения сохраняются внутри разрезов на разных станциях и горизонтах отбора.

Характерно, что почти все вышеперечисленные микроводоросли доминирующей группы относятся к одному сезонному комплексу: это обычные виды ранневесенней фазы сукцессионного цикла фитопланктона Баренцева моря (Рохукийнен, 1961, 1962; Druzhkov, Makarevich, 1992;

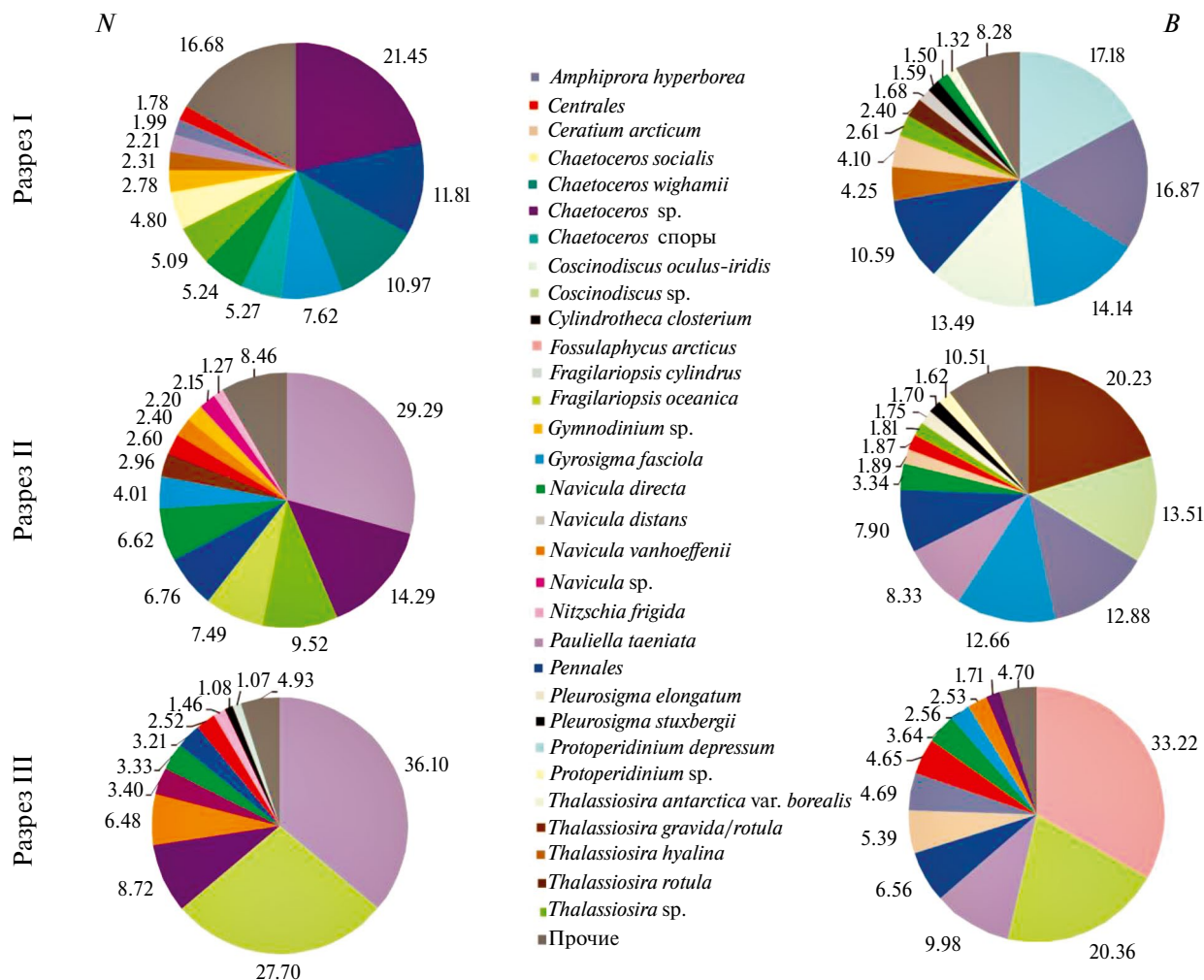


Рис. 2. Доля отдельных видов (в процентах, в среднем по всем станциям и горизонтам отбора) от общих значений численности (N) и биомассы (B) пелагических альгоценозов исследованного района.

Макаревич, 2007; Макаревич, Дружкова, 2010). Исключением оказывается только динофлагеллята *Protoperidinium depressum* – этот организм, как и большинство других встреченных форм данного класса (*P. monacanthum*, *P. ovatum*, роды *Ceratium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Oxytoxum*), приурочен к атлантическим водным массам и способен круглогодично поддерживать плотность популяций во всем баренцевоморском бассейне на достаточно высоком уровне. При этом каждый из представителей динофитовых был отмечен лишь на нескольких станциях изученной области акватории, и, как указывалось выше, их популяции нигде не характеризовались повышенными концентрациями клеток.

Сравнение альгофлоры различных разрезов по таксономическому составу демонстрирует

следующую картину. Из общего списка микроводорослей 12 идентифицированных видов регистрировались в пелагиали всех трех участков. У сообществ Разрезов I и II общими были 7 видов, Разрезов II и III – 5 видов, Разрезов I и III – 2. Количество форм, “эндемичных” для первого участка, составляло 15 видов, для второго – 11, для третьего – 8.

Приведенные показатели свидетельствуют о том, что наблюдаемое пространственное распределение организмов отличалось высокой степенью мозаичности, но в то же время в нем прослеживалась четкая закономерность. Сообщество Разреза III, наиболее удаленного от остальных в северо-восточном направлении, в целом обнаруживало самый низкий уровень видового разнообразия и минимальное сходство

с таковым Разреза I в западной части исследованного района. А участки Разрезом I и II, расположенные недалеко друг от друга, были более близки и по качественному составу фитопланктона. Нужно отметить, однако, что между станциями внутри каждого участка также наблюдались значительные различия, как в наборе доминантов, так и видов с единичной встречаемостью.

Вертикальная структура альгоценозов тоже характеризовалась хорошо выраженной неоднородностью: абсолютное большинство форм на каждой станции было зарегистрировано только на одном-двух горизонтах. Причем эта особенность проявлялась в том числе и у видов, доминирующих по численности и биомассе — высоких значений они достигали лишь в отдельных точках наблюдений, а в остальных вообще отсутствовали. Таким образом, ни один представитель фитопланктона на исследованной акватории не формировал массового цветения, которое охватывало бы обширную область пелагиали.

Что касается общих уровней обилия микроводорослей, в целом в изученном районе их размах был очень широк: численность организмов варьировала от 140 до 83000 клеток в литре воды, а биомасса — в пределах от 0.04 до 118.65 мкг/л (табл. 3, рис. 3).

Однако при сравнении различных участков обнаруживается, что такой разброс величин имел место лишь между станциями Разреза III. На остальной акватории диапазоны изменчивости были намного скромнее: на Разрезе I — 0.23–16.33 тыс. кл./л и 0.44–52.11 мкг/л; на Разрезе II — 1.12–35.33 тыс. кл./л и 2.39–63.61 мкг/л соответственно.

Как видно из представленных диаграмм (рис. 3), общие уровни обоих показателей характеризовались значительными отличиями, как между различными участками исследованной акватории, так и между станциями внутри разрезов. Наиболее ярко была выражена разница в горизонтальном распределении организмов. На Разрезе I их повышенные концентрации обнаруживались в средней части, на Разрезе II — у ледовой кромки, на Разрезе III — в области, наиболее удаленной ото льда. Причем на акватории последнего участка резко выделялась точка, самая дальняя от кромки: здесь численность фитопланктона в 2 раза больше максимальных величин, зарегистрированных в остальной части исследованного района, а биомасса — в 1.5 раза.

Что касается вертикальной структуры сообществ, в ней какой-либо единой закономерности

не прослеживалось. Обращает на себя внимание лишь одна особенность: на всех станциях, на которых были отмечены значения количественных характеристик, намного превышавшие средний невысокий уровень, таковые обнаруживались только на каком-либо одном (редко двух) горизонте наблюдений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как было отмечено выше, на всей акватории исследованного района по гидрологическим параметрам можно выделить три типа водных масс: арктические, баренцевоморские и атлантические. Сравнение видового состава пелагических альгоценозов, локализованных в водах разного генезиса, позволяет выделить элементы их сходства и различия. Сходство проявляется в первую очередь в том, что доминантами во всех типах вод были организмы ранневесеннего сезонного комплекса. При этом два представителя пеннатных диатомовых — *Gyrosigma fasciola* и *Navicula directa* — в разных водных массах хоть и не являлись лидерами по численности и биомассе, но достигали примерно одинаковых относительно высоких значений обоих показателей. Также на всех станциях регистрировались один или несколько видов р. *Thalassiosira*. Отличия же между сообществами в разных типах вод были незначительными. Только в арктических водных массах встречались диатомеи *Fragilariopsis oceanica* и *Fossula arctica*, достигая высоких уровней обилия, специфика атлантических вод проявлялась лишь в большем видовом разнообразии динофлагеллят.

Представленные величины обоих показателей в целом характеризовались высокой вариабельностью, однако сравнение средних значений выявляет определенную закономерность. В атлантических водных массах численность фитопланктона была минимальна, а в баренцевоморских ее уровень оказывался выше в 2–3.5 раза. В арктических водах на горизонтах 0 и 10 м концентрация организмов была примерно в 10 раз выше, чем в баренцевоморских, а в нижележащих слоях — в 1.5–2 раза. В распределении биомассы микроводорослей обнаруживалось аналогичное соотношение, но при этом ее средние величины в сообществе арктических водных масс превышали таковые баренцевоморских в 4 раза на глубинах 0 и 10 м, на горизонте 25 м — менее чем в 1.5 раза, а на 50 м были в 4 раза ниже. Такое различие объяснялось присутствием

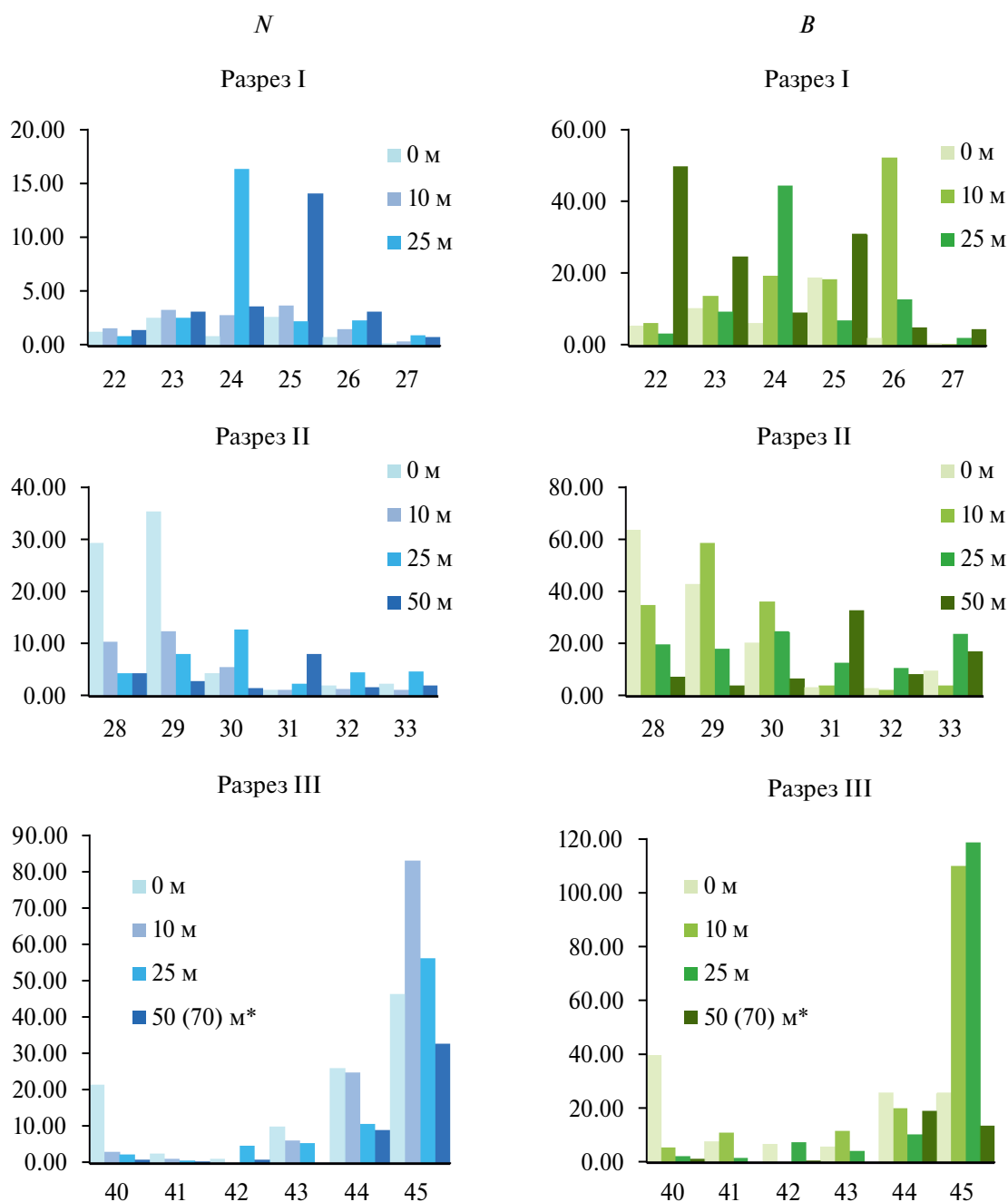


Рис. 3. Численность (N , тыс. кл./л) и биомасса (B , мкг/л) фитопланктона на изученном участке акватории Баренцева моря.

на Станциях 22 и 23 крупноклеточного представителя динофитовых — вида *Protoperidinium depressum*.

Примечательно, что у максимальных значений численности организмов распределение было сходным с таковым средних по участкам. Для биомассы данная закономерность несколько нарушалась. В баренцевоморских водах повышенные величины этого показателя на нижних

горизонтах отбора формировали *Protoperidinium depressum* и колониальная пеннатная диатомовая водоросль ледово-неритической группы *Amphiprora hyperborea* (Станция 24, глубина 25 м), а в атлантических (Станция 26, глубина 10 м) — крупная центрическая диатомея *Coscinodiscus oculus-iridis*.

Сравнение качественного состава пелагических альгоценозов в различных водных массах

дает следующие результаты. В целом показатель видового сходства (коэффициент Жаккара) микроводорослей достигал уровня чуть более 20%, а именно: для сообществ атлантических и баренцевоморских вод — 24.69%, баренцевоморских и арктических — 23.08%, арктических и атлантических — 20.24%. Столь низкие значения, безусловно, свидетельствуют о достоверном различии видовых комплексов фитопланктона в водных массах разного происхождения.

В то же время особый интерес представляет аналогичный анализ проб, отобранных непосредственно вблизи ледовой кромки, где теоретически должно быть особенно ощутимо постоянное внешнее влияние криофлоры молодого сезонного льда. Оказалось, что для всей исследованной акватории коэффициент Жаккара между станциями в прикромочной зоне (22, 28 и 40) и близлежащими к ним на разрезе (по мере отдаления от полей льда) станциями (23, 29 и 41) демонстрировал относительно высокие величины. В среднем в верхнем 50-метровом (фотическом) слое пелагиали он составлял более 40%, хотя на отдельных горизонтах был, как правило, гораздо ниже. Максимальный разброс во флористическом сходстве сообществ регистрировался на Станциях 40–41, для них же была характерна и самая низкая степень таксономического разнообразия. Что же касается уровней обилия микроводорослей в сравниваемых зонах, то на Разрезах I и II (Станции 22 и 23, 28 и 29 соответственно) они практически не отличались (рис. 2). Только на Разрезе III в нулевом горизонте Станции 40 было отмечено резкое повышение и численности, и биомассы организмов (рис. 2). Причинами являлись массовое развитие вида *Fragilariopsis oceanica* — его показатели были невелики на близлежащих Станциях 41 и 42, но достигали сравнимых значений в остальной части разреза, — а также высокая концентрация крупных неидентифицированных центрических диатомовых. Оба события, безусловно, носили локальный характер и на фоне общего низкого видового богатства на этом участке не могут считаться явными отличительными признаками прикромочной зоны.

Таким образом, в целом в изученной области Баренцева моря наблюдались неоднородность таксономического состава фитопланктона и мозаичное распределение (как горизонтальное, так и вертикальное) его количественных и качественных характеристик. При этом, однако, выявленные отличия были более значительными

в районах локализации водных масс разного типа, чем на станциях, расположенных как на различном расстоянии от ледовой кромки, так и на разных разрезах, т.е. удаленных друг от друга участках акватории. Может показаться, что этот результат противоречит большому объему данных, полученных в ходе многолетних исследований и свидетельствующих, что генезис водных масс не является фактором, определяющим структуру и ход развития арктических пелагических альгоценозов (Михайловский, 1992; Ларионов, 1997; Makarevich et al., 2012). Но дело в том, что почти все предыдущие наблюдения проводились в весенне-летний период, на стадии активной вегетации фитопланктона. Действительно, во время бурного весеннего цветения, охватывающего обширную часть водоема, во всех ее областях состав организмов практически однороден, и в нем абсолютно доминируют диатомеи *Thalassiosira* и *Chaetoceros* (Hansen et al., 1990; Макаревич, 2007; Makarevich et al., 2012). В настоящей работе описано сообщество микроводорослей, находящееся в более ранней фазе годового сукцессионного цикла. В это время указанные формы встречались лишь sporadически, а преобладали в пелагиали в основном колониальные пеннатные диатомовые: *Amphiprora hyperborea*, *Fossula arctica*, *Pauliella taeniata* — представители ледово-неритического комплекса высоких широт, которые в массе развиваются в ранневесенний сезон и как раз и формируют так называемое прикромочное цветение, но не являются представителями криофлоры (Sakshaug, 2004; Perrette et al., 2011; Oziel et al., 2019). Однако даже эти виды не создавали высоких уровней обилия, а общие величины численности и биомассы организмов достигали на максимуме 40 тыс. кл./л и 70 мкг/л соответственно. Лишь в одной точке — на Станции 45 — были зарегистрированы значения в несколько раз больше (образованные вышеперечисленными видами), но и они не позволяют говорить о массовой вегетации фитопланктона.

Следует также отметить, что из всего списка видов (61) 15 в равной мере обнаруживались во всех типах водных масс, причем большинство из них составляли типичные компоненты весеннего комплекса: *Amphiprora hyperborea*, *Chaetoceros socialis*, *Gyrosigma fasciola*, *Navicula directa*, *N. distans*, *Nitzschia longissima*, *Pleurosigma stuxbergii*, *Thalassiosira antarctica*, *T. nordenskiöldii*, а остальную часть — динофлагелляты с круглогочной встречаемостью.

Гидрологическая структура водной толщи на всей исследованной акватории свидетельствует, что в период наблюдений таяния льда еще не происходило, либо имела место его самая начальная стадия. Можно с уверенностью утверждать, что на рассматриваемой стадии развития сообщества криофлора не принимает в этом процессе значимого участия — проявления такового отсутствуют в таксономическом составе и продукционных характеристиках подледного фитопланктона. В итоге ледовая и пелагическая группы организмов в данный сезон не составляют единого целостного альгоценоза.

В последнее время появились многочисленные публикации, посвященные климатическим изменениям в морях Арктического бассейна, приводящим к заметному сокращению площади ледяных полей и увеличению периода открытой воды (Årthun et al., 2012; Boitsov et al., 2012; Comiso, 2012; Oziel et al., 2017). Эта тенденция вызывает вполне обоснованную озабоченность потенциальными негативными последствиями (Parkinson, 2014; Meredith et al., 2019), в том числе и для сообществ пелагических микроводорослей — основы всех пищевых цепей в морских экосистемах (Horvat et al., 2017; Ardyna et al., 2020; Kinney et al., 2020). В подтверждение этому приводятся отдельные примеры воздействия на их размерную и видовую структуру таких факторов, как опреснение и потепление поверхностного слоя океана (Li et al., 2009; Neeley et al., 2018; Sugie et al., 2020), и делается заключение о возможных глобальных нарушениях трофических и биогеохимических циклов (Duncan, Petrou, 2022). Однако подобные прогнозы носят чисто гипотетический характер. Данные, представленные в настоящей работе, демонстрируют независимость альгоценозов пелагиали от представителей криофлоры и достаточно высокую стабильность их таксономического состава в прикромочной области Баренцева моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты позволяют сделать несколько важных выводов.

1. Акватория баренцевоморского бассейна вблизи полей сезонного льда в ранневесенний период характеризовалась началом активизации развития первичных продуцентов. При этом на фоне общей неоднородности качественного состава и мозаичности пространственного распределения набор доминантов был

в значительной степени сходен во всей прикромочной зоне. В то же время в разных ее участках изменение численности и биомассы микроводорослей в направлении от ледовой кромки носило различный характер, не обнаруживая общей закономерности.

2. Не было выявлено никаких заметных признаков влияния компонентов ледовой флоры, попадающих в пелагиаль вследствие ледотаяния: список видов в сообществах узкой красовой зоны достоверно не отличался от такового в близлежащей области.

3. Количественные показатели развития и уровень таксономического разнообразия в большей мере отличались у сообществ в районах локализации водных масс разного происхождения. По-видимому, в период, предшествующий массовому цветению фитопланктона, альгоценозы прикромочной зоны более подвержены воздействию гидрологических факторов.

4. Происходящее в последние десятилетия в Арктических морях сокращение площади ледяного покрова и сдвиг сроков льдообразования и ледотаяния, безусловно, не могут не оказывать влияния на пространственно-временную структуру сообществ пелагических микроводорослей прикромочной зоны и прилегающей к ней части акватории. Тем не менее есть все основания предполагать, что эти процессы в минимальной степени отразятся на их качественном составе и распределении видовых комплексов. Но при этом, вследствие удлинения периода открытой воды и, соответственно, продолжительности вегетации, вполне можно ожидать повышения величин количественных характеристик фитопланктона, что, в свою очередь, приведет к увеличению продуктивности морских экосистем в целом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят сотрудников лаборатории Планктона ММБИ РАН за помощь при сборе и обработке материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Кудрявцева В.А., Мельников И.А., 2012. Сезонная динамика видового состава и биомассы водорослей в прибрежных льдах Кандалакшского залива Белого моря // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 461–472.
- Кудрявцева Е.А., Кравчишина М.Д., Паутова Л.А., Русанов И.И., Силкин В.А. и др., 2023. Размерная структура первичных продуцентов в маргинальной ледовой зоне морей Европейской Арктики в летний период // Докл. РАН: Науки о Земле. Т. 508. № 1. С. 108–114.
- Ларионов В.В., 1997. Общие закономерности пространственно-временной изменчивости фитопланктона Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 65–127.
- Макаревич П.Р., 2007. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука. 224 с.
- Макаревич П.Р., Дружкова Е.И., 2010. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей. Ростов-на-Дону: Изд. ЮНЦ РАН. 280 с.
- Мамаев О.И., 1987. Термохалинный анализ вод Мирового океана. Л.: Гидрометеиздат. 296 с.
- Михайловский Г.Е., 1992. Жизнь и ее организация в пелагиали Мирового океана. М.: Наука. 270 с.
- Ожигин В.К., Ившин В.А., Трофимов А.Г., Карсаков А.Л., Анциферов М.Ю., 2016. Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость. Мурманск: Изд. ПИНРО. 260 с.
- Паутова Л.А., Силкин В.А., Кравчишина М.Д., Якубенко В.Г., Кудрявцева Е.А. и др., 2021. Пелагическая экосистема котловины Нансена в условиях изменчивости притока атлантической воды: механизм формирования диатомового цветения в прикромочной зоне // Докл. РАН: Науки о Земле. Т. 499. № 1. С. 71–76.
- Паутова Л.А., Силкин В.А., Кравчишина М.Д., Якубенко В.Г., Чутьцова А.Л., 2019. Летний фитопланктон северной части Баренцева моря (75–80° N) // Экология гидросферы. № 2 (4). С. 8–19.
- Роухияйнен М.И., 1961. Весеннее цветение фитопланктона в 1955–1957 гг. // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Восточного Мурмана. Мурманск: Книжное изд-во. С. 98–108.
- Роухияйнен М.И., 1962. Сезонность в развитии фитопланктона в прибрежных водах Восточного Мурмана // Тр. ММБИ. Т. 4. № 8. С. 11–18.
- Сажин А.Ф., Ратькова Т.Н., Мошаров С.А., Романова Н.Д., Мошарова И.В., Портнова Д.А., 2012. Биологические компоненты сезонного льда // Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. Исследования фауны морей. Т. 69 (77). СПб.: Изд. ЗИН РАН. С. 97–115.
- Суханова И.Н., 1983. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука. С. 97–105.
- Ardyna M., Mundy C.J., Mayot N., Matthes L.C., Oziel L., et al., 2020. Under-ice Phytoplankton blooms: Shedding light on the “invisible” part of Arctic primary production // Front. Mar. Sci. V. 7. P. 1–25.
- Arrigo K.R., Worthen D., Schnell A., Lizotte M.P., 1998. Primary production in Southern Ocean waters // J. Geophys. Res. V. 103. № 15. P. 587–600.
- Årthun M., Eldevik T., Smedsrud L.H., Skagseth Ø., Ingvaldsen R.B., 2012. Quantifying the influence of Atlantic heat on Barents Sea ice variability and retreat // J. Climatol. V. 25. P. 4736–4743. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00466.1>
- Barber D.G., Lukovich J.V., Keogak J., Baryluk S., Fortier L., Henry G.H.R., 2008. The changing climate of the Arctic // Arctic. V. 61. № 5. P. 7–26. <https://doi.org/10.14430/arctic98>
- Bestion E., Haegeman B., Codesal S.A., Garreau A., Huet M., et al., 2021. Phytoplankton biodiversity is more important for ecosystem functioning in highly variable thermal environments // Proc. Natl Acad. Sci. USA. V. 118. Art. e2019591118.
- Biological Atlas of the Arctic Seas, 2000. Plankton of the Barents and Kara Seas. <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/BARPLANK/start.html>
- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G., 2012. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009 // ICES J. Mar. Sci. V. 69. P. 833–840. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss075>
- Bunt J.S., 1975. Primary productivity of marine ecosystems // Primary Productivity of the Biosphere. Ecological Studies. V. 14. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 169–183. https://doi.org/10.1007/978-3-642-80913-2_8
- Comiso J.C., 2012. Large decadal decline of the Arctic multiyear ice cover // J. Climatol. V. 25. P. 1176–1193. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00113.1>
- Comiso J.C., Hall D.K., 2014. Climate trends in the Arctic as observed from space // Climate Change. V. 5. P. 389–409. <https://doi.org/10.1002/wcc.277>
- Dodson A.N., Thomas W.H., 1964. Concentrating plankton in a gentle fashion // Limnol. Oceanogr. V. 9. P. 455–456.
- Druzhkov N.V., Makarevich P.R., 1992. Structural characteristic of the microphytoplankton seasonal development in the coastal ecosystem // Phytoplankton of the Barents Sea. Apatity: KSC RAN Publ. P. 83–96.

- Duncan R.J., Petrou K., 2022. Biomolecular composition of sea ice microalgae and its influence on marine biogeochemical cycling and carbon transfer through Polar marine food webs // *Geosciences*. V. 12. Art. 38. <https://doi.org/10.3390/geosciences12010038>
- Edler L., 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea: Phytoplankton and chlorophyll // *Baltic Mar. Biol. Publ. V. 3*. P. 1–38.
- Fernández-Méndez M., Katlein C., Rabe B., Nicolaus M., Peeken I., et al., 2015. Photosynthetic production in the central Arctic Ocean during the record sea-ice minimum in 2012 // *Biogeosciences*. V. 12. P. 3525–3549.
- Fitch D.T., Moore J.K., 2007. Wind speed influence on phytoplankton bloom dynamics in the Southern Ocean Marginal Ice Zone // *J. Geophys. Res.* V. 112. Art. C08006. <https://doi.org/10.1029/2006JC004061>
- Hansen B., Berggreen U.C., Tande K.S., Eilertsen H.C., 1990. Post-bloom grazing by *Calanus glacialis*, *C. finmarchicus* and *C. hyperboreus* in the region of Polar Front, Barents Sea // *Mar. Biol.* V. 104. P. 5–14.
- Hopes A., Mock T., 2015. Evolution of microalgae and their adaptations in different marine ecosystems // eLS. Chichester: John Wiley & Sons. P. 1–9. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023744>
- Horvat C., Jones D.R., Iams S., Schroeder D., Flocco D., Feltham D., 2017. The frequency and extent of sub-ice phytoplankton blooms in the Arctic Ocean // *Sci. Adv.* V. 3. Art. e1601191. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601191>
- IPCC, 2019. IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. <https://www.ipcc.ch/srocc/>
- Johnsen G., Norli M., Moline M., Robbins I., Quillfeldt C., von, et al., 2018. The advective origin of an under-ice spring bloom in the Arctic Ocean using multiple observational platforms // *Pol. Biol.* V. 41. P. 1197–1216.
- Karlsen B., Cusack C., Beensen E., 2010. Microscopic and Molecular Methods for Quantitative Phytoplankton Analysis. Paris: UNESCO Press. 110 p.
- Kinney J.C., Maslowski W., Osinski R., Jin M., Frants M., et al., 2020. Hidden production: On the importance of pelagic phytoplankton blooms beneath Arctic Sea ice // *J. Geophys. Res. Oceans*. V. 125. Art. e2020JC016211. <https://doi.org/10.1029/2020JC016211>
- Lewis K.M., Dijken G.L., van, Arrigo K.R., 2020. Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production // *Science*. V. 369. P. 198–202.
- Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C., Carmack E.C., 2009. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens // *Science*. V. 326. P. 539. <https://doi.org/10.1126/science.117979>
- Lizotte M.P., 2001. The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production // *Am. Zool.* V. 41. P. 57–73.
- Makarevich P.R., Druzhkova E.I., Larionov V.V., 2012. Primary producers of the Barents Sea // *Diversity of Ecosystems*. Rijeka: InTech Publ. P. 367–392. <http://www.intechopen.com/books/diversity-of-ecosystems/primary-producers-of-the-barents-sea>
- Makarevich P.R., Larionov V.V., Druzhkov N.V., 1993. Mean weights of dominant phytoplankton of the Barents Sea // *Algology*. V. 13. P. 103–106.
- Makarevich P.R., Vodopianova V.V., Bulavina A.S., 2022. Dynamics of the spatial chlorophyll-*a* distribution at the Polar Front in the Marginal Ice Zone of the Barents sea during spring // *Wate*. V. 14. Art. 101. <https://doi.org/10.3390/w14010101>
- Mallett R.D.C., Stroeve J.C., Tsamados M., Landy J.C., Willatt R., et al., 2021. Faster decline and higher variability in the sea ice thickness of the marginal Arctic seas when accounting for dynamic snow cover // *Cryosphere*. V. 15. P. 2429–2450.
- Meredith M., Sommerkorn M., Cassotta S., Derksen C., Ekaykin A., et al., 2019. Polar regions // IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 203–320.
- Moore J.K., Abbott M.R., 2000. Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean // *J. Geophys. Res.* V. 105. № 28. P. 709–722.
- Neeley A.R., Harris L.A., Frey K.E., 2018. Unraveling phytoplankton community dynamics in the Northern Chukchi sea under sea-ice-covered and sea-ice-free conditions // *Geophys. Res. Lett.* V. 45. P. 7663–7671.
- Oziel L., Massicotte P., Randelhoff A., Ferland J., Vladoiu A., et al., 2019. Environmental factors influencing the seasonal dynamics of spring algal blooms in and beneath sea ice in western Baffin Bay // *Elementa: Sci. Anthropocene*. V. 7. Art. 34. <https://doi.org/10.1525/elementa.372>
- Oziel L., Neukermans G., Ardyna M., Lancelot C., Tison J.-L., et al., 2017. Role for Atlantic inflows and sea ice loss on shifting phytoplankton blooms in the Barents Sea // *J. Geophys. Res. Oceans*. V. 122. № 6. P. 5121–5139. <https://doi.org/10.1002/2016JC012582L>
- Parkinson C.L., 2014. Global sea ice coverage from satellite data: Annual cycle and 35-yr trends // *J. Climatol.* V. 27. P. 9377–9382.
- Perrette M., Yool A., Quartly G.D., Popova E.E., 2011. Near-ubiquity of ice-edge blooms in the Arctic // *Biogeosciences*. V. 8. P. 515–524. <https://doi.org/10.5194/bg-8-515-2011>
- Qu B., Gabric A.J., Matrai P.A., 2006. The satellite-derived distribution of chlorophyll-*a* and its relation to ice cover, radiation and sea surface temperature in the Barents Sea // *Polar Biol.* V. 29. P. 196–210. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0040-2>
- Sakshaug E., 2004. Primary and secondary production in the Arctic Seas // *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 57–81.

- Schandelmeier L., Alexander V.*, 1981. An analysis of the influence of ice on spring phytoplankton population structure in the southeast Bering Sea // *Limnol. Oceanogr.* V. 26. P. 935–943.
- Serreze M.C., Holland M.M., Stroeve J.*, 2007. Perspectives on the Arctic's shrinking sea-ice cover // *Science*. V. 315. P. 1533–1536.
<https://doi.org/10.1126/science.1139426>
- Silva E., Counillon F., Brajard J., Korosov A., Pettersson L.H., et al.*, 2021. Twenty-one years of phytoplankton bloom phenology in the Barents, Norwegian, and North Seas // *Front. Mar. Sci.* V. 8. Art. 746327.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.746327>
- Smedsrud L.H., Esau I., Ingvaldsen R.B., Eldevik T., Hauge P.M., et al.*, 2013. The role of the Barents Sea in the Arctic climate system // *Rev. Geophys.* V. 51. № 3. P. 415–449.
<https://doi.org/10.1002/rog.20017>
- Smith W.O., Jr., Nelson D.M.*, 1986. Importance of ice edge phytoplankton production in the Southern Ocean // *BioScience*. V. 36. P. 251–257.
- Sugie K., Fujiwara A., Nishino S., Kameyama S., Harada N.*, 2020. Impacts of temperature, CO₂, and salinity on phytoplankton community composition in the Western Arctic Ocean // *Front. Mar. Sci.* V. 6. Art. 821.
- Sun J., Liu D.*, 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton // *J. Plankt. Res.* V. 11. № 25. P. 1331–1346.
- Syvertsen E.E.*, 1991. Ice algae in the Barents Sea: Types of assemblages, origin, fate and role in the ice-edge phytoplankton bloom // *Polar Res.* V. 10. P. 277–287.
- Wang Y., Xiang P., Kang J., Ye Y.Y., Lin G.M., et al.*, 2018. Microphytoplankton community structure in the western Arctic Ocean: Surface layer variability of geographic and temporal considerations in summer // *Hydrobiologia*. V. 811. P. 295–312.
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3500-0>

Pelagic algalenoses of the Barents Sea in the area of the ice edge in the spring

P. R. Makarevich, E. I. Druzhkova, V. V. Larionov*

*Murmansk Marine Biological Institute, RAS
Vladimirskaia str., 17, Murmansk, 183010 Russia
E-mail: larionov@mmbi.info

In April 2019, comprehensive studies of phytoplankton were carried out in the northeast of the Barents Sea simultaneously with the determination of hydrological characteristics. The purpose of the work was to identify the structural features of the marginal bloom of pelagic microalgae in the spring. The taxonomic list of organisms found in the studied water area included 61 representatives identified to the species level. The indicator of species similarity (Jaccard coefficient) of algalenoses in various water masses reached a level of just over 20%, namely: for communities of the Atlantic and the Barents Sea waters 24.69%; the Barents Sea and Arctic 23.08%; Arctic and Atlantic – 20.24%. At the same time, between stations in the edge zone and those nearby on the section it was more than 40%. It can be argued that during the observation period there was no influence of ice flora components on pelagic communities.

УДК 597.585.2-169 (268.9)

ФОРМИРОВАНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ПАЗАРИТОВ МОРСКИХ ОКУНЕЙ РОДА *SEBASTES* (PERCIFORMES: SEBASTIDAE) В СЕВЕРНОМ ЛЕДОВИТОМ ОКЕАНЕ

© 2025 г. Ю. И. Бакай

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного
хозяйства и океанографии (“ВНИРО”) (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, 183038 Россия
E-mail: bakay@pinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 09.07.2024 г.

После доработки 16.11.2024 г.

Принята к печати 30.01.2025 г.

Представлена характеристика экологических, зоогеографических, биотопических, онтогенетических и филогенетических особенностей формирования сообществ паразитов морских окуней рода *Sebastes*, обитающих в Северном Ледовитом океане. Используются результаты полного паразитологического вскрытия 956 особей морских окуней трех видов и идентификации обнаруженных паразитов с последующим таксономическим, гостальным, возрастным, эколого-географическим и количественным анализом механизмов формирования фауны паразитов этих хозяев. Установлено доминирование паразитов мезобентального, полизонального и мезопелагического экологических комплексов с преобладанием арктическо-бореальных видов. Изменение видового разнообразия сообществ паразитов в онтогенезе морских окуней определяется их видовыми, биотопическими и возрастными особенностями питания. Межвидовые различия структуры сообществ паразитов выражены в увеличении доли паразитов мезопелагического и мезобентального экологических комплексов при уменьшении значения эпиконтинентального комплекса в ряду видов *Sebastes*: окунь малый → золотистый → клювач. Это свидетельствует о зависимости экологической дифференциации морских окуней от процессов и последовательности их видообразования при неполной биотопической пространственной изоляции. Последняя выражена в смещении зоны обитания *Sebastes* в указанном ряду их видов от побережья на большие глубины акватории шельфа и батии, а у окуня-клювача и в мезопелагиаль Норвежского моря. По итогам анализа географических особенностей сообществ паразитов и основных популяционных параметров морских окуней высказано мнение об их видовой структуре на исследованной части ареалов. Так, жизненная стратегия окуня-клювача норвежско-баренцевоморской популяции направлена, так же как и его североатлантической популяции, на освоение глубоководных биотопов и образование внутрипопуляционных пелагической (в мезопелагиали) и придонной (на акватории батии) группировок в Норвежском море. Это свидетельствует о продолжении процесса видообразования этого филогенетически наиболее молодого представителя *Sebastes*. Высокие значения меры сходства составов сообществ паразитов золотистого окуня свидетельствуют о тесной взаимосвязи его особей в составе единой популяции. Напротив, значительная географическая специфичность составов сообществ паразитов малого окуня предполагает очевидное существование нескольких его популяций у побережья Мурмана и Норвегии.

DOI: 10.31857/S0044459625010054, EDN: SOKTAW

Морские окуни рода *Sebastes* Cuvier, 1829 населяют преимущественно северную часть Тихого и Атлантического океанов. Четыре вида — окунь-клювач *S. mentella* Travin, 1951 (он же — клюворылый окунь, клювач), золотистый окунь *S. norvegicus* (Ascanius, 1772), малый окунь *S. viviparus*

Krøyer, 1845 и американский окунь *S. fasciatus* Storer, 1856 — обитают в морях Северной Атлантики (СА) и смежного района Северного Ледовитого океана (СЛО) и называются североатлантическими. Из них в морях СЛО (Баренцево, Норвежское, Гренландское и Белое) распределяются первые три

вида. Экологические особенности, морфометрические признаки, молекулярно-генетические данные, состав паразитофауны, отличающие виды окуней *Sebastes* друг от друга, указывают на их филогенетическую молодость и монофилетическое тихоокеанское происхождение (Барсуков, 1981а; Литвиненко, 1985; Бакай, 2013; Рольский и др., 2023).

Морские окуни — придонно-пелагические, яйцеживородящие с внутренним оплодотворением, медленно растущие, поздно созревающие (преимущественно 8–16 лет) и достигающие возраста 35 лет рыбы. Они обитают на глубине 10–900 м акватории шельфа, батиали и мезопелагиали субполярной и умеренной зон с повышенной биопродуктивностью, создающейся в районах взаимодействия потоков вод ветвей и производных Северо-Атлантического течения (САТ) с водами арктического и прибрежного происхождения (Алексеев, Истошин, 1956; Ozhigin et al., 2011). Представителям *Sebastes* свойственны симпатрическое распределение в придонном слое с перекрывающимися диапазонами глубины, продолжение процесса видообразования и межвидовая гибридизация (Roques et al., 2001; Artamonova et al., 2013; Saha et al., 2017; Rolskii et al., 2020; Бакай, 2021; Бакай и др., 2023). Так, в СЛО у морских окуней в ряду видов малый → золотистый → клювач их обитание смещается от побережья на большую глубину акватории шельфа и батиали, а у последнего — и в мезопелагиаль Норвежского моря (Drevetnyak et al., 2011; Бакай, 2011, 2021).

Аллопатрическое распределение характерно для молоди и половозрелых особей клюворылого и золотистого окуней. Соотношение полов в их популяциях близко 1 : 1, но может меняться в зависимости от места и времени, что связано с этапами жизненного цикла этих мигрирующих видов. Так, их самки образуют относительно обособленные скопления в период развития и вымета предличинок.

В отличие от большинства других рыб, у морских окуней этап нереста в общепринятом понимании отсутствует. Годовой репродуктивный цикл самок делится на пять этапов: созревание, спаривание, оплодотворение, эмбриогенез и вымет предличинок (Сорокин, 1958; Барсуков, 1981а). Спаривание *Sebastes* проходит в августе–декабре в период откорма, а оплодотворение и созревание предличинок — в январе–апреле при миграции самок к местам вымета. Таким образом, цикл развития гонад самцов идет по типу

летненерестящихся рыб, а у самок — по типу зимненерестящихся.

Акватории шельфа Баренцева моря у побережья Норвегии, архипелага Шпицберген и Северо-Восточной Гренландии служат выростной областью для морских окуней, в первых двух из которых проходит и спаривание (Сорокин, 1958; Захаров и др., 1977; Карамушко, Христиансен, 2021). Вымет предличинок самками клюворылого и золотистого окуней приурочен к батиали у побережья Норвегии, а у первого — и к мезопелагиали Норвежского моря (Saborido-Rey, Nedreaas, 1998; Мельников, Древетняк, 2010; Drevetnyak et al., 2011; Planque et al., 2013). Полагают, что спаривание и вымет предличинок у малого окуня проходят по всему ареалу в неритической зоне у Норвегии и Западного Мурмана (Литвиненко, 1985; Drevetnyak, Kluev, 2005; Бакай, 2016).

Окуни р. *Sebastes* характеризуются недостаточно изученными эколого-популяционными особенностями и являются интересными объектами для изучения процессов формообразования (Барсуков, 1981а, б; Рольский и др., 2023). Применение эколого-паразитологического подхода при изучении популяционной биологии *Sebastes* предполагает исследование состава и механизмов формирования сообществ их паразитов, встречаемости отдельных видов в качестве биомаркеров различий/сходства экологии, миграций, внутривидовых, межвидовых и филогенетических особенностей этих хозяев (Коновалов, 1971; Яблоков, 1987; MacKenzie, Abaunza, 2005; Бакай, 2013; MacKenzie, Hemmingsen, 2015). Специфичные паразиты могут служить и показателями “родства” своего хозяина (Бакай и др., 2023).

До 1990-х годов имелись лишь фрагментарные данные о паразитах, встреченных у морских окуней в Баренцевом (Базикалова, 1932; Полянский, 1955; Маркевич, 1956; Williams, 1963; Зубченко, Карасев, 1986) и Белом морях (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Значительная их часть принадлежала тогда к сборному виду *Sebastes marinus*, объединявшему симпатрически распределяющихся слабо дифференцированных клюворылого и золотистого окуней.

Цель работы — изучить состав и условия формирования, выполнить внутри- и межвидовой эколого-фаунистический, зоогеографический, онтогенетический и биотопический анализы сообществ паразитов окуней р. *Sebastes*, обитающих в СЛО.

Полученные результаты послужат основой для оценки роли механизмов, влияющих на формирование состава таких сообществ, определяемых экологическими, зоогеографическими, возрастными и филогенетическими аспектами популяционной биологии этих рыб. Эколого-паразитологический подход успешно зарекомендовал себя при таких исследованиях, поскольку паразиты как индикаторы среды тонко реагируют на ее изменения, а специфичные их виды могут служить показателями “родства” своих хозяев (Williams et al., 1992; MacKenzie, Hemmingsen, 2015; Бакай, 2020а, б; Бакай, Рольский, 2022; Бакай и др., 2023).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужили опубликованные результаты исследований автора по встречаемости паразитов отдельных видов и таксономических групп (Karasev, Bakay, 1994; Бакай, Груднев, 2009; Бакай, 2014), а также эколого-паразитологических особенностей отдельных видов морских окуней, обитающих в некоторых районах СЛО (Бакай, 1997, 2011, 2016, 2017). Они основаны на результатах полного и частичного паразитологических вскрытий (Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985) соответственно 956 и 830 особей морских окуней трех видов, а также регистрации эктопаразитов (Бакай, Карасев, 1995) у 25645 экз. рыб (табл. 1) в возрасте 5–25 лет, выполненных автором в 1982–2019 гг. в 11 районах (рис. 1).

Пробы рыб отобраны в 14 экспедициях преимущественно из траловых уловов, полученных как в придонном слое шельфа и батииали Баренцева, Гренландского и Норвежского морей (районы 1–7), так и в пелагиали последнего (районы 8–11) на глубине 70–840 м. Окунь-клювач исследован в районах 2–6 и 8–11, золотистый окунь — в районах 2–7, малый окунь — в районах 1–2 и 4. Особи малого окуня в заливе Ура (район 1) получены посредством учебного лова на глубине 10 м.

Сбор и обработка биологического материала выполнены по принятым методам (Инструкции..., 2001). Видовое определение морских окуней проведено согласно “Методическим указаниям...” (1984), а их возраста — по чешуе (Павлов и др., 1992). Районирование акватории исследований основано на современных данных (Границы океанов..., 2000). К районам пелагиали Норвежского моря относим его акваторию за пределами материкового склона и шельфа.

Принадлежность паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам определена по литературным данным (Андрияшев, 1979; Гаевская, 1984; Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, MacKenzie, 2001) и итогам собственных исследований. Сравнительный анализ доли (%) паразитов различных экологических комплексов и специфичных р. *Sebastes* видов проведен для юго-западной части Баренцева моря (районы 2–5), где окуни всех видов симпатрически распределяются постоянно. “Ядро” сообществ паразитов формируют доминантные виды, встреченные у этих рыб во всех или большинстве районов. Показателями степени

Таблица 1. Объем собранного и обработанного материала по морским окуням рода *Sebastes* в морях Северного Ледовитого океана

Вид исследования	Исследовано по видам морских окуней, экз. рыб		
	клювач	золотистый	малый
Полное паразитологическое вскрытие	643	237	76
Частичное паразитологическое вскрытие	662	83	85
Регистрация эктопаразитов*	24965	344	336
Измерение длины тела (TL)	81388	344	336
Определение пола	81388	344	336
Определение возраста	5978	261	Не определяли
Определение темпа полового созревания	59485	Не определяли	—«—
Определение темпа роста	757	—«—	—«—
Анализ питания	7214	314	161

Примечание. * Включает определение степени и особенностей инвазии копеподой *Sphyrion lumpi*, встречаемости и локализации кожных пигментных образований (Бакай, Карасев, 1995).

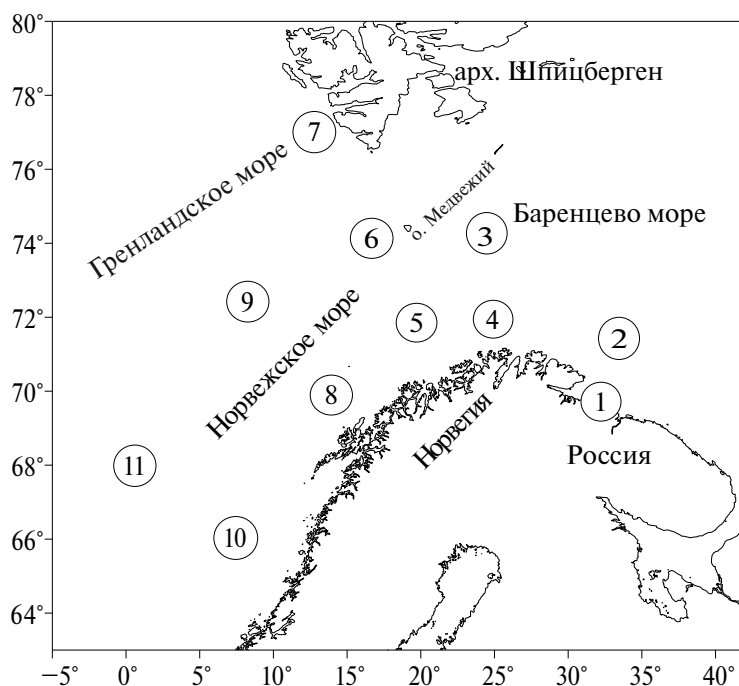


Рис. 1. Районы взятия проб морских окуней: 1 — Ура-губа, 2 — Мурманская банка, 3 — западная часть Баренцева моря, 4 — северное побережье Норвегии, 5 — район Копытова, 6 — западный склон Медвежинской банки (Карта промысловых районов..., 1957), 7 — Западный Шпицберген, 8–11 — пелагиаль Норвежского моря.

зараженности служили: экстенсивность инвазии (ЭИ) — доля рыб, зараженных паразитом данного вида (% от исследованных), и индекс обилия (ИО) — число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). Значимость различий (p) в ЭИ паразитами определена на основе критерия χ^2 при уровне значимости $p < 0.05$ (Бреев, 1976). Паразиты 11 видов, отнесенные автором к очень редким, случайным или ошибочно указанным для *Sebastes*, не учитывались при изучении особенностей формирования, экологии и зоогеографии сообществ паразитов этих хозяев. Классы паразитов указаны согласно World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org/>).

При анализе видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов морских окуней различных размерных групп определены значения индексов Шеннона и Симпсона (Мэгарран, 1992). Компонентное сообщество составляет сумма совокупностей инфрасообществ паразитов всех возрастных групп популяции хозяина (Дугаров, Пронин, 2013). Мера сходства (L_0) составов сообществ паразитов оценена по коэффициенту Сёренсена—Чекановского

по “взвешенному парно-групповому методу” (Бейли, 1970; Андреев, Решетников, 1978).

Понятие “популяция” принято как элементарная самовоспроизводящаяся и эволюционирующая группировка вида, занимающая определенную экологическую нишу и имеющая преимущественно внутригрупповой обмен генами (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Под внутривидовыми “группировками” окуня-клювача понимаем группы его особей, характеризующихся различной степенью обособленности, приводящей к снижению обмена генетической информацией между ними. Особи окуня-клювача в возрасте наступления полового созревания и старше (> 6 лет, $TL > 26$ см), распределявшиеся в мезопелагиали морей Норвежского и СА, отнесены к его “пелагической группировке”, а полученные из уловов донным тралом на акватории батиали — к “придонной группировке” (Мельников, Бакай, 2009). Фенотипическими признаками пелагической группировки североатлантической популяции окуня-клювача служат стабильные во времени и пространстве дискретность и половые различия (значимо выше у самок) степени инвазии копеподой *Sphyrion lumpi*

и встречаемость (%) кожных пигментных образований (Бакай, 2014, 2021).

Индикаторами степени обособленности группировок окуня-клювача определены выявленные различия меры сходства (L_0) состава сообществ его паразитов (обратная зависимость) и темпа полового созревания его особей (прямая зависимость) (Бакай, 2020a). Об относительном филогенетическом возрасте североатлантических видов *Sebastes* судили по итогам сравнительного анализа “возраста” отношений в системах “паразит—хозяин”, имеющего прямую зависимость доли (%) специфичных видов паразитов от общего их числа в сравниваемых сообществах (Бакай, 2013). К специфичным р. *Sebastes* паразитам отнесены виды, встреченные только (или преимущественно) у этих рыб (Шульман, 1958).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Океанографические особенности района определяются взаимодействием потоков ветвей САТ (Восточная и Средняя ветви Норвежского течения, и их производные — Нордкапское, Мурманское и Западно-Шпицбергенское течения) с холодными водными массами арктического происхождения (Медвежинское, Зюйдкапское и Центральное течения) и опресненного Норвежского прибрежного течения. Восходящие потоки, обусловленные натеканием атлантических вод на поднятия морского дна, характерны для Баренцева моря, побережья Норвегии и архипелага Шпицберген. В западной части Норвежского моря взаимодействуют потоки Западной ветви Норвежского течения с ветвями холодных Восточно-Гренландского и Восточно-Исландского (ВИТ) течений (Алексеев, Истошин, 1956; Ожигин, Ившин, 2016).

Фронтальные зоны и апвеллинги, образованные на участках взаимодействия указанных водных масс при высокой концентрации биогенов в фотическом слое, определяют высокую биологическую продуктивность Баренцева и Норвежского морей (Loeng et al., 1997; Wassmann et al., 2006; Ozhigin et al., 2011), создающую благоприятные условия для питания, воспроизводства, образования скоплений и других аспектов функционирования североатлантических окуней и иных (более 200 видов) представителей ихтиофауны этого региона Мирового океана (Карамушко, 2013; Долгов, 2016).

Течения значимо влияют на жизнь морских окуней, особенно на ранних пелагических

стадиях их онтогенеза. Так, в потоках ветвей Норвежского течения проходит разнос пелагической молоди клюворылого и золотистого окуней в Баренцево и Гренландское моря, определяя возвратные миграции их созревающих особей к местам воспроизводства (Сорокин, 1958, 1977; Planque et al., 2013; Карамушко, Христиансен, 2021). По мнению Н.И. Литвиненко (1985), личинки неритического малого окуня разносятся на незначительные расстояния в потоках Норвежского прибрежного течения.

Температура воды при вымете предличинок самками морских окуней (апрель—июнь) составляет 4–7°C. При летне-осеннем откорме они могут встречаться при 1–2°C, находясь вблизи зоны полярного фронта. Температура не определяет видовую батиметрическую специфичность этих рыб, но различия и отношение видов к ней связаны между собой довольно тесно. Так, мелководные малый и золотистый окуни обитают при более высокой температуре по сравнению с глубоководным клювачом. У имеющих обширные ареалы клюворылого и золотистого окуней предпочитаемая подрастающими и взрослыми особями температура воды часто снижается на несколько градусов от юга Норвежского моря к Баренцеву морю и архипелагу Шпицберген, как и от меньших глубин обитания к наибольшим в одном районе (Травин, 1952; Захаров и др., 1977; Сорокин, 1977; Литвиненко, 1985; Drevetnyak et al., 2011; Карамушко, Христиансен, 2021).

Малый окунь обычно присутствует в уловах донного трала на акватории вдоль побережья Норвегии и Кольского п-ова на глубине 50–200 м, но нередок и в неглубоких заливах. Он редко встречался на глубинах до 600 м в Медвежинско-Шпицбергенском районе, куда его пелагическая молодь способна заноситься в усилившемся потоке Восточной ветви Норвежского течения. Золотистый окунь распределяется в придонном слое Баренцева и Норвежского морей, предпочитая глубины 150–400 м, иногда смещаясь на глубину до 700 м вдоль континентального склона. Половозрелые особи окуня-клювача при обитании в придонном слое Баренцева и Норвежского морей преобладают на глубине 400–600 м, в пелагиали Норвежского моря — в слое 250–600 м, однако нередки на глубине до 900 м. Молодь каждого из видов морских окуней распределяется обычно на меньшей глубине, чем их половозрелые особи.

Функциональная подразделенность ареалов клюворылого и золотистого окуней в морях СЛО

определена в ходе отечественных и международных исследований (Сорокин, 1958; Захаров и др., 1977; Drevetnyak et al., 2011; Planque et al., 2013; Бакай, 2017; Карамушко, Христиансен, 2021, и др.). Вырост, нагул и спаривание этих видов приурочены к областям смешения вод атлантического и арктического происхождения в Баренцевом море, у побережья Шпицбергена, Норвегии и Восточной Гренландии. Участки вымета предличинок их самками приурочены к фронтальным зонам и апвеллингам, образованным при взаимодействии Восточной ветви Норвежского течения с прибрежными водными массами и поднятиями норвежского континентального склона.

Наличие спаривания окуня-клевача в августе–октябре и вымета предличинок в апреле–мае как в батиали, так и в пелагиали Норвежского моря на глубине 300–700 м свидетельствует о существовании воспроизводящихся придонной и пелагической группировок в его норвежско-баренцевоморской популяции, отличающихся темпами полового созревания их особей, как и в североатлантической популяции этого вида (Мельников, Бакай, 2009; Бакай, Попов, 2017; Бакай и др., 2023). Так, пелагическую группировку клевача в районах 8–9 формируют раносозревающие особи с массовым (50%) созреванием при длине в среднем 29.7 см в возрасте 9–10 лет, мигрирующие в пелагиаль Норвежского моря с акватории шельфа Баренцева моря и архипелага Шпицберген. У особей его придонной группировки (районы 5–6), не покидающих акваторию батиали и шельфа, средняя длина и возраст созревания больше соответственно на 3.1 см и 2 года, что меньше, чем у окуня-клевача таких группировок в североатлантической популяции, составивших в среднем 7.9 см и 5.3 года соответственно (Мельников, Бакай, 2009; Бакай и др., 2023). Наличие указанных группировок этого вида согласуется с “гипотезой темпа жизни” (pace-of-life syndrome hypothesis), объясняющей различия в скорости полового созревания и миграционной активности особей одной популяции (вида) наличием медленного и быстрого темпов жизни (Hall et al., 2015).

В пелагиали юго-западной части Норвежского моря (район 11) у фронтальной зоны, образуемой теплыми водами САТ и субарктического ВИТ, встречены в 2006–2013 гг. особи окуня-клевача, обладающие фенотипическими признаками, свойственными его североатлантической популяции (Бакай, 2011, 2015, 2021; Бакай и др., 2023).

Некоторые авторы (Литвиненко, 1985; Drevetnyak, Kluev, 2005; Бакай, 2017) полагают, что вымет предличинок самками малого окуня, совершающего лишь локальные миграции, происходит по всему ареалу в неритической зоне Норвежского и Баренцева морей. Норвежские исследователи (Johansen et al., 2002) по итогам изучения аллозимных локусов и спектров гемоглобина указывают на генетическую гетерогенность особей малого окуня различных районов у их побережья.

Результаты исследований сообществ паразитов североатлантических *Sebastes* и сравнительного его анализа указывают на значимое преобладание доли (25.6%) специфичных видов у окуней р. *Sebastes* в морях Северной Пацифики по сравнению с 8.2% в СЛО и СА (Бакай, 2013, 2021). Вторым отличает и меньшая доля специфичных видов в высокоспециализированных классах паразитов (Мухозоа, Monogenea, Copepoda) при отсутствии специфичных гельминтов. Кроме того, виды Мухозоа у *Sebastes* в морях СЛО и СА (Бакай, Груднев, 2009) относятся к самым молодым и распространенным родам *Myxidium*, *Leptotheca* и *Pseudoalataspora* (табл. 2). Эти особенности свидетельствуют об относительной молодости отношений в системах “паразит–хозяин” у морских окуней в СЛО и СА, подтверждая, наряду с итогами молекулярно-генетических исследований (Рольский и др., 2023), гипотезу В.В. Барсукова (1981a) об их филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении. Наличие межвидовой гибридизации морских окуней (Roques et al., 2001; Makhrov et al., 2011; Artamonova et al., 2013; Saha et al., 2017), наиболее часто встречающейся, по мнению Гарднера (Gardner, 1997), у молодых или не завершивших процесс видообразования животных, также соответствует этой гипотезе.

Для окуней р. *Sebastes* в морях СЛО есть указания на паразитов 41 вида, относящихся к 11 классам (Бакай, 1997, 2011, 2016, 2017). Из них автором отнесены к очень редким, случайным или ошибочно указанным для этих рыб 11 видов из 8 классов: *Eimeria gadi* (Conoidasida), *Cryptobia dahli* (Kinetoplastea), *Hexamita intestinalis* (Trematomadea), *Myxidium bergense*, *Leptotheca macrospora* и *Zschokkella* sp. (Myxozoa), *Abothrium gadi* и *Pyramicocephalus phocarum* pl. (Cestoda), *Palaeacanthocephala* gen. sp., *Calliobdella nodulifera* (Clitellata), *Haemobaphes cyclopterina* (Copepoda).

Обычные для морских окуней в СЛО паразиты 13 видов присутствовали в большинстве

Таблица 2. Наличие видов, формирующих общий облик состава и структуры компонентных сообществ паразитов морских окуней рода *Sebastes*, по укрупненным районам исследований в Северном Ледовитом океане

Паразит, класс	Комплекс видов		Малый окунь		Золотистый окунь			Окунь-клювач			
	экологический	зоогеографический	ШБМ	СПН	ШБМ	СПН	МШР	ШБМ	СПН	МШР	ПНМ
Myxozoa											
<i>Leptotheca adeli</i> ^{1, 3}	МБ	АБ	*	*	*	*	*		*	*	*
<i>L. kovaljovae</i>	ЭК	АБ	*	*						*	*
<i>L. macroformis</i> ¹	ЭК	атБ	*			*	*		*	*	*
<i>Myxidium incurvatum</i> ³	МБ	амБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>M. obliquelineolatum</i> ^{1, 3}	МБ	АБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> ^{1, 2, 3}	МБ	АБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Monogenea											
<i>Microcotyle caudata</i>	ЭК	АБ		*		*	*				
Cestoda											
<i>Bothriocephalus scorpii</i> ^{2, 3}	МП	АамБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Grillotia erinaceus</i> pl.	ПЗ	амБ		+			+		*		*
<i>Monorygma perfectum</i> pl.	МП	амБ	+			+	+	*	*		
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. ^{2, 3}	ПЗ	К		*	*	*	*	*	*	*	*
Trematoda											
<i>Anomalotrema koiae</i> ³	МБ	АБ		*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Brachyphallus crenatus</i>	ЭК	АамБ			*						
<i>Derogenes varicus</i> ³	ПЗ	К	*+	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Hemiurus levinseini</i>	ПЗ	АамБ	*	*	*		*	*		*	
<i>Lecithaster gibbosus</i>	ПЗ	АамБ			*		*	+			
<i>Lecithophyllum botryophoron</i>	МП	АамБ		*	*	*	+	*	*	*	*
<i>Podocotyle atomon</i>	ЭК	АамБ	*+	*	*		*				
<i>P. reflexa</i> ^{2, 3}	МБ	АамБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Chromadorea											
<i>Anisakis simplex</i> l. ^{2, 3}	ПЗ	К	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Contracaecum osculatum</i> l.	ЭК	амБ				+				+	
<i>Hysterothylacium aduncum</i> ^{2, 3}	ПЗ	АамБ	+	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>H. rigidum</i> l.	ЭК	АБ	*								
<i>Pseudoterranova decipiens</i> l.	ПЗ	АамБ	+		+		*	+		*	*
<i>Spinitectus ovi-flagellis</i>	ЭК	атБ	*+	*					*	*	
Palaeacanthocephala											
<i>Corynosoma strumosum</i> l.	ЭК	АамБ	*		*	*	*		*	*	
<i>Echinorhynchus gadi</i>	ПЗ	амБ		+			*		*	*	
Copepoda											
<i>Chondracanthus nodosus</i> ^{1, 3}	МБ	АБ	+		*	*	*	*	*	*	
<i>Peniculus clavatus</i> ¹	МП	АБ	+	+	+	+	+			*+	
<i>Sphyrion lumpi</i> ^{1, 3}	МП	амБ	*+				*	*	*	*	*

Примечание. * Встречены автором. + литературные данные. ¹ специфичны р. *Sebastes* (7 видов). ² виды “ядра” сообществ паразитов (6 видов). ³ обычные для р. *Sebastes*. ШБМ – шельф Баренцева моря (районы 1–3). СПН – северное побережье Норвегии (районы 4–5). МШР – Медвежинско-Шпицбергенский район (районы 6–7). ПНМ – пелагиаль Норвежского моря (районы 8–11). Комплексы видов: ЭК – эпиконтинентальный, МБ – мезобентальный, МП – мезопелагический, ПЗ – полизональный, АБ – арктическо-бореальный, АамБ – аркто-амфибореальный, атБ – атлантическо-бореальный, амБ – амфибореальный, К – космополиты.

районов со встречаемостью (экстенсивность зараженности) не менее 15% у всех или большинства видов этих хозяев. Шесть из них формируют “ядро” сообществ паразитов морских окуней (табл. 2). Относительно редкие паразиты (17 видов со встречаемостью 3–15%), обнаруженные у одного–трех видов *Sebastes*, вместе с обычными формируют общий облик сообществ паразитов этих хозяев в морях СЛО, представленный 30 видами из 7 классов: 6 видов – Muxozoa, 1 – Monogenea, 4 – Cestoda, 8 – Trematoda, 6 – Chromadorea, 2 – Palaeacanthocephala, 3 – Copepoda (см. табл. 2). Большинство из них – широко распространенные гетероксенные виды. Семь видов паразитов специфичны р. *Sebastes*, представители которого обитают в морях СЛО и СА. Лишь копепода *Sphyrion lumpi* – специфичный окуню-клювачу вид (Бакай, 2014, 2022).

Формирование сообществ паразитов морских окуней обусловлено доминированием в питании их молоди массовых представителей зоопланктона (Euphausiacea, Calanoida, Hyperiidea, в меньшей степени Mysidacea, Chaetognatha, Stenophora), молоди креветок и головоногих моллюсков (Захаров и др., 1977; Бакай, 2011, 2016, 2017; Долгов, 2016). Эвфаузииды и копеподы служат промежуточными хозяевами в жизненных циклах преимущественно доминантных нематод сем. Anisakidae (*Anisakis simplex*, *Hysterothylacium aduncum*) и цестоды *Scolex pleuronectis*. Потребляя в пищу гипериид, креветок, мизид и моллюсков, морские окуни приобретают трематод большинства видов, личинок нематоды *Pseudoterranova decipiens* и Palaeacanthocephala (табл. 2) (Smith, 1983; Køie, 1984, 1989, 1993, 2000; Jackson et al., 1997).

В питании золотистого и клюворылого окуней среднего и старшего возрастов, наряду с беспозвоночными, растет роль рыб-планктофагов (мойва *Mallotus villosus*, молодь многих видов), редко встречаются бентосные организмы – черви и моллюски, что характеризует этих рыб как эврифагов. От рыб-планктофагов – дополнительных хозяев некоторых гельминтов – морские окуни также могут приобретать личинок нематод *A. simplex*, *H. aduncum* и *P. decipiens*, цестод *Bothriocephalus scorpii* и *S. pleuronectis* pl., трематод *Derogenes varicus* и *Hemiurus levinsoni* (Гаевская, 1984; Marcogliese, 1992; Køie, 2000), способствующему значительному возрастному росту обилия инвазии в первую очередь личинками нематод первых двух видов. Большое потребление рыбных объектов золотистым и клюворылым

окунями в Баренцевом море в 1988–2010 гг. позволило А.В. Долгову (2016) отнести их к хищно-планктоноядным видам.

Сообщества паразитов окуней р. *Sebastes* в морях СЛО сформированы преимущественно (63%) арктическо-бореальными видами, из которых 53% – аркто-амфибореальные. Реже (в 27% случаев) они представлены бореальными видами (75% из них – амфибореальные) и видами-космополитами (10%). Доминирование арктическо-бореальных видов имеет устойчивый характер. Так, например, в юго-западной части Баренцева моря (районы 2 и 4–5), где симпатрически распределяются окуни трех видов, среди 19 видов паразитов арктическо-бореального комплекса восемь (42.1%) являются обычными для *Sebastes*, из которых четыре (50%) представляют “ядро” сообществ их паразитов (см. табл. 2). При этом из семи специфичных р. *Sebastes* видов паразитов пять (71.4%) – арктическо-бореальные. Устойчивое преобладание таких видов соответствует зоогеографическому районированию большой морской экосистемы Баренцева моря (Петров, 2009), согласно которому ареалы совершающих значительные миграции клюворылого и золотистого окуней расположены большей частью в субарктической провинции этой экосистемы, меньшей – в экстразональной провинции бореальной зоны.

Согласно вертикальной зональности паразитофауны рыб СА (Гаевская, 1984; Зубченко, 1993) и морской донной фауны (Андрияшев, 1979), сообщества паразитов морских окуней в СЛО формируют виды четырех экологических комплексов: полизональный и эпиконтинентальный (по 30% видов), мезобентальный (23%) и мезопелагический (17%) (см. табл. 2).

У молоди клюворылого и золотистого окуней, вынесенной на пелагической стадии от нерестилищ и распростелившейся на акватории шельфа отдельно от их половозрелых особей, происходит возрастное увеличение видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов. Такой процесс иллюстрируется увеличением значений индекса Шеннона от 0.7–1.4 до 1.9–2.0 (рис. 2) и обусловлен расширением их пищевого спектра, прекращающимся при достижении массового полового созревания. Так, в старшем возрасте (более 9 лет) обитание этих видов окуней смещается на большие глубины акватории шельфа и батииали. При этом видовое разнообразие совокупностей инфрасообществ паразитов снижается из-за утраты редких видов и роста обилия

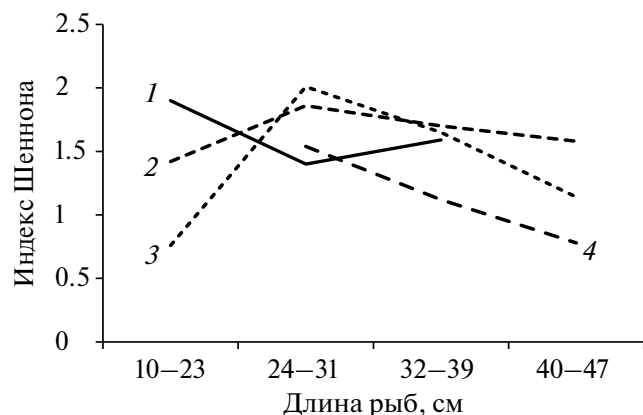


Рис. 2. Динамика индекса Шеннона у малого (1), золотистого (2), клюворылого (3) окуней на акватории шельфа юго-западной части Баренцева моря и у окуня-клювача в пелагиали северной части Норвежского моря (4) в зависимости от длины рыб.

инвазии многими гельминтами “ядра” сообществ паразитов, что подтверждается увеличением значений индекса Симпсона от 0.2 до 0.8. Такая динамика вызвана возрастным сужением пищевого спектра морских окуней при росте потребления рыб-планктофагов (Долгов, 2016), приводящих к значительному увеличению зараженности личинками доминантных нематод сем. Anisakidae (Гаевская, 1984; Бакай, 2011, 2017).

У неритического малого окуня при отсутствии разделения мест обитания молоди и половозрелых особей наблюдается незначительное возрастное снижение видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов (см. рис. 2). Это обусловлено относительной стабильностью его пищевого спектра, в котором в любом возрасте доминируют массовые представители гипериид, эвфаузиид и копепод.

Потеря связи с придонными биоценозами у окуня-клювача в результате онтогенетической миграции раносозревающих особей из Баренцева моря в пелагиаль Норвежского моря также приводит к уменьшению видового разнообразия сообщества его паразитов. Этот процесс, иллюстрируемый уменьшением значений индекса Шеннона с 1.6 до 0.8 (рис. 2), определяется убавлением встречаемости представителей классов Мухозоа и Trematoda, утрате приобретенных в Баренцевом море гельминтов эпиконтинентального (*Spinitectus ovi-flagellis*, *Corynosoma strumosum* l.), полизонального (*H. levinseni*, *E. gadi*) и копеподы *Chondracanthus nodosus* мезобентального экологических комплексов. Такие изменения вызваны

исключением из спектра питания клювача придонных ракообразных и повышением в нем роли эвфаузиид, пелагических креветок и планктонных рыб. При этом увеличивается состав и обилие мезопелагических видов (копепода *S. lumpi*, цестода *B. scorpii*) и доминантных полизональных нематод сем. Anisakidae, образующих “ядро” сообщества паразитов этого хозяина (Бакай, 2011).

Межвидовые отличия сообществ паразитов морских окуней, несмотря на значительное сходство их составов (см. табл. 2), определяются экологической дифференциацией видов *Sebastes*, обусловленной степенью их связи с придонными и пелагическими биоценозами. Такие связи обеспечиваются процессами и последовательностью видообразования этих рыб, выраженными в смещении их обитания от побережья на большую глубину акватории шельфа и батиали в ряду видов окунь малый → золотистый → клювач, а у последнего и в мезопелагиаль Норвежского моря (Бакай, 2011, 2016, 2017). В этом ряду наблюдается увеличение доли паразитов мезопелагического и мезобентального экологических комплексов при уменьшении значения эпиконтинентальных видов (рис. 3).

При таком батиметрическом распределении частота встречаемости обычных и общих для видов морских окуней мезобентальных видов Мухозоа (*Leptotheca adeli*, *Myxidium incurvatum*, *M. obliquelineolatum*, *Pseudoalataspora sebastei*), как правило, уменьшается в указанном ряду видов хозяев (Бакай, Груднев, 2009; Бакай, 2011,



МБ — мезобентальный, МП — мезопелагический, ЭК — эпиконтинентальный, ПЗ — полизональный

Рис. 3. Доля видов паразитов различных экологических комплексов у морских окуней трех видов в юго-западной части Баренцева моря.

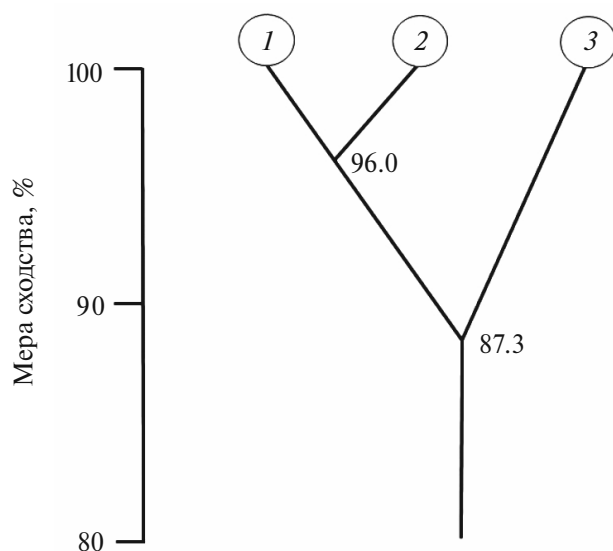


Рис. 4. Мера сходства составов сообществ паразитов клюворылого (1), золотистого (2) и малого (3) окуней в юго-западной части Баренцева моря.

2016, 2017). Эпиконтинентальные Monogenea, трематоды *Brachyphallus crenatus*, *Podocotyle atomon*, полизональная *Lecithaster gibbosus* встречаются лишь у шельфовых золотистого и малого окуней. Цестода *Grillotia erinaceus* pl. в большей степени заражает клюворылого, чем золотистого окуня, отсутствуя у малого. Инвазия трематодами *H. levinseni*, *Lecithophyllum botryophoron* и *Podocotyle reflexa* снижается с уменьшением глубины обитания этих рыб. Специфичная глубоководному клювачу мезопелагическая копепода *S. lumpi* очень редка у других хозяев (Бакай, 2021).

Несмотря на межвидовые, географические и онтогенетические различия сообществ паразитов, общим для морских окуней является повсеместное присутствие видов, составляющих “ядро” их сообществ, формируемое на первых годах жизни этих хозяев (Бакай, 2011, 2016, 2017). Мера межвидового сходства составов сообществ паразитов окуней на общей части их ареалов (юго-западная часть Баренцева моря), составившая от 80 до 96%, указывает на большее сходство экологии занимающего промежуточное положение по глубине обитания золотистого окуня с клюворылым (рис. 4).

Экологические особенности видов *Sebastes*, выразившиеся в специфике сообществ паразитов, согласуются с итогами молекулярно-генетических исследований. Так, в результате изучения последовательностей контрольного региона мтДНК морских окуней показано, что на медианной сети гаплотипов, характеризующей

последовательность видообразования и дифференциации этих рыб, золотистый окунь также занимает промежуточное положение в ряду видов малый → золотистый → клювач, где последний филогенетически наиболее молодой (Рольский и др., 2023).

Паразиты как индикаторы, примененные для изучения популяционной биологии окуней *Sebastes* в морях СА (Бакай, 2016, 2020а, б; Бакай, Рольский, 2022; Бакай и др., 2023), показали свою эффективность и в СЛО. Так, результаты сравнительного анализа составов сообществ паразитов окуня-клювача по девяти районам (см. рис. 1), варьирующих от 10 до 19 видов, указывают на высокую степень сходства ($L_0 = 91–97\%$) в группе районов 2–6 и 8–10 при значительных их отличиях от района 11 ($L_0 = 76\%$). Мера сходства ($L_0 = 91.4\%$) составов сообществ паразитов клювача пелагической и придонной группировок северной части Норвежского моря была значимо выше, чем у таких группировок ($70.3–74.3\%$) в его североатлантической популяции (Бакай, 2020а).

Значимые различия в степени зараженности окуня-клювача паразитами общих видов в их сообществах пар смежных (2–6 и 8–10) районов отсутствовали ($p > 0.05$) или не превышали трех, но насчитывали пять таких видов при сравнении составов в районах 9–10 с обедненным составом (12 видов) паразитов района 11. Это указывает на относительную оригинальность сообщества паразитов этого хозяина в юго-западной части Норвежского моря, проявившего значимое сходство ($L_0 = 80\%$) с таковым в пелагиали моря Ирмингера (Бакай, 2021).

Специфика структуры сообществ паразитов окуня-клювача в Норвежском море выражена в большей доле (33%) бореальных и меньшей доле (41%) арктическо-бореальных видов в юго-западной части моря, по сравнению соответственно 22 и 60% таких видов в сообществе паразитов клювача на севере моря, где не встречаются виды атлантическо-бореального комплекса. Высокая мера сходства состава сообществ паразитов этого хозяина в северных районах указывает на общность происхождения его особей в Баренцевом и северной части Норвежского морей. Особенности динамики фауны паразитов, половой зрелости и размерного состава окуня-клювача в направлении от Баренцева моря к акватории батиали и пелагиали Норвежского моря (Бакай, 2011) подтверждают мнение о пополнении скоплений этого вида на акватории батиали

Таблица 3. Встречаемость копеподы *Sphyrion lumpi* (с учетом следов ее инвазии) у окуня-клювача в северной и юго-западной частях Норвежского моря в 1982–2019 гг.

Часть Норвежского моря	Годы	n, экз.	Копепода <i>Sphyrion lumpi</i> *			
			самцы	самки	оба пола	значимость различий (p)**
Северная (батиаль, районы 5–6)	1982–2007	10650	<u>30.8</u> 0.7	<u>30.0</u> 0.5	<u>30.4</u> 0.6	> 0.05
	2008–2019	4940	<u>29.7</u> 0.6	<u>28.9</u> 0.4	<u>29.3</u> 0.5	> 0.05
Северная (пелагиаль, районы 8–9)	1987–2007	6110	<u>50.1</u> 1.1	<u>50.6</u> 1.1	<u>50.4</u> 1.1	> 0.05
	2008–2013	2506	<u>53.6</u> 1.1	<u>67.4</u> 1.6	<u>60.5</u> 1.3	< 0.05
Юго-западная (пелагиаль, район 11)	2006–2013	759	<u>64.8</u> 1.3	<u>71.2</u> 1.8	<u>67.2</u> 1.6	< 0.05

Примечание. Над чертой – ЭИ, %; под чертой – ИО, экз. n – исследовано рыб. * С учетом следов инвазии паразитом. ** Значимость различий показателей инвазии между самцами и самками.

(районы 5–6) за счет возвратной миграции созревающих особей из Баренцева моря и Шпицбергенского района (Сорокин, 1958, 1977; Захаров и др., 1977; Drevetnyak et al., 2011). Итоги анализа встречаемости паразитов четырех видов (*B. scorpii*, *A. simplex* L., *H. aduncum*, *C. nodosus*) у окуня-клювача, выполненного зарубежными коллегами (Klapper et al., 2016), также не выявили структурированности его скоплений вдоль северного и западного побережья Норвегии.

В юго-западной части моря (район 11) степень инвазии самок клювача копеподой *S. lumpi* в 2006–2013 гг. оказалась значимо выше, чем у самцов (табл. 3), что служит фенотипическим признаком клювача североатлантической популяции (Бакай, 2013; Бакай и др., 2023). Особей этого вида в районе 11 отличала и другая

фенотипическая особенность его североатлантической популяции – значимо (в 1.8 раза) более частая у самок встречаемость кожных пигментных образований (Бакай, 2015).

На акватории батииали и пелагиали северной части Норвежского моря самцам и самкам окуня-клювача до 2008 г. была свойственна примерно равная во всех его размерных группах экстенсивность инвазии копеподой *S. lumpi* при большом обилии инвазии ею самцов. Однако в 2008–2013 гг. в пелагиали севера Норвежского моря автором установлены рост и половая дифференциация зараженности клювача этим паразитом при более высоких показателях обилия и экстенсивности инвазии самок (табл. 3, рис. 5a). Также с 2008 г. отмечены рост встречаемости кожных пигментных пятен и ее половая

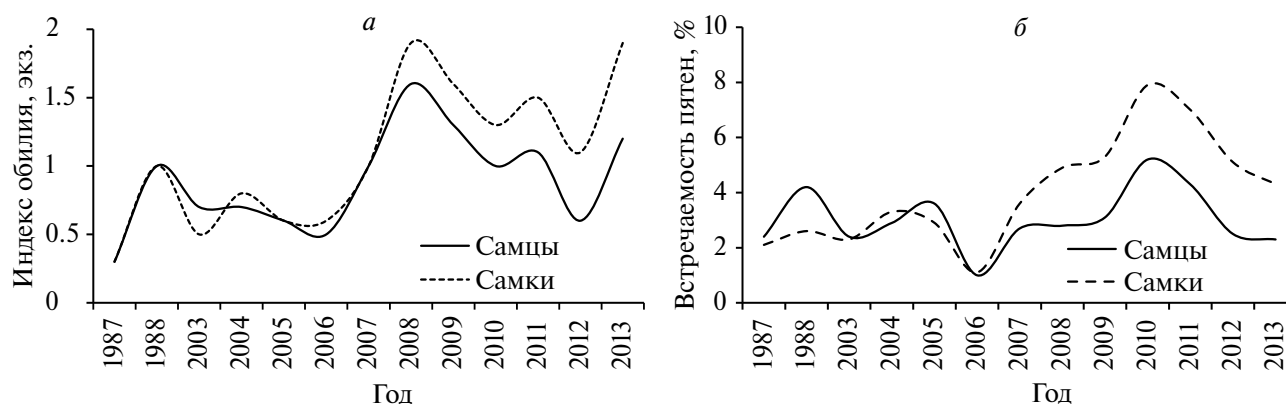


Рис. 5. Межгодовая динамика индекса обилия инвазии копеподы *Sphyrion lumpi* (a) и встречаемости кожных пигментных пятен (б) у самцов и самок окуня-клювача в пелагиали северной части Норвежского моря в 1987–2013 гг.

дифференциация с большим значением у самок окуня этого района (рис. 5б).

Для выявления пространственной гетерогенности окуня-клювача в Норвежском море использованы также особенности его зараженности личинками нематоды *Anisakis simplex*. Значимые различия в общем уровне и возрастной динамике зараженности нематодой *A. simplex* л. клювача в юго-западной и северной частях моря указывают на отличающиеся условия питания. Так, основу его рациона в районе 11 составляли эвфаузииды, служащие главным поставщиком этого паразита (Smith, 1983), и молодь путассу *Micromesistius poutassou* с высокой зараженностью личинками этой нематоды из-за преимущественного питания эвфаузиидами. На севере Норвежского моря доминантами питания клюворылого окуня (в порядке убывания) были гиперииды, копеподы, креветки, эвфаузииды и молодь рыб (Мельников, Древетняк, 2010; Долгов, 2016), определяя меньшую зараженность паразитом. Напротив, сходная возрастная динамика инвазии *A. simplex* особей пелагического и придонного клювача большинства размерных групп в северной части моря (Бакай, 2011) указывает на их тесную взаимосвязь.

Золотистого окуня характеризуют относительно высокие значения мер парно-группового сходства ($L_0 = 81-90\%$) состава сообществ паразитов между районами. Его географическую гетерогенность определяет главным образом наличие редких для этого хозяина паразитов эпиконтинентального комплекса (см. табл. 2). Среди 13–17 общих видов паразитов для пар сопредельных районов лишь у 1–5 (7.7–29.4%) видов выявлены значимые различия показателей зараженности золотистого окуня. Они выражены в снижении встречаемости обычных для этого хозяина паразитов (большинство видов Мухозоа, гельминты *S. pleuronectis* pl., *A. koiae*, *D. varicus*, *P. reflexa*, *H. aduncum* и *P. decipiens* l.) в направлении от шельфа (районы 2–4 и 7) к батiali (районы 5–6). В этом направлении отмечен рост зараженности копеподами *C. nodosus*, гельминтами *B. scorpii* и *L. gibbosus* при увеличении длины и доли половозрелых особей окуня (Бакай, 2017).

Такие характеристики компонентного сообщества паразитов золотистого окуня, определяемые этапами жизненного цикла (вымет предличинок — у северо-западного побережья Норвегии, выростная область — в Баренцевом море) (Сорокин, 1958; Захаров и др., 1977), свидетельствуют о тесной взаимосвязи его особей

в сопредельных районах трех морей СЛО в составе единой совокупности — норвежско-баренцевоморской популяции. Интеграция этапов онтогенеза золотистого окуня определяет значительное географическое сходство состава сообщества его паразитов.

Малого окуня отличает высокая, по сравнению с другими видами *Sebastes*, географическая специфичность составов сообществ паразитов, мера сходства (L_0) которых не превышала 70% для соседних (1–2 и 4) районов (Бакай, 2016). Она обусловлена существенной оседлостью особей малого окуня и выметом предличинок его самками по всему ареалу в неритической зоне (Литвиненко, 1985; Древетняк, Kluev, 2005), предполагающими существование значительного количества популяций этого вида вдоль побережья Норвегии и Западного Мурмана. Возможное взаимодействие между ними, несмотря на отсутствие изоляционных барьеров, ограничивается обменом его пелагической молоди на первом году жизни, дрейфующей в потоках прибрежных течений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эколого-трофический фактор является ведущим при формировании общего облика и “ядра” сообществ паразитов окуней р. *Sebastes* в морях СЛО, определяя преобладание в них распространенных гетероксенных видов. Такие особенности обусловлены доминированием в питании этих рыб массовых видов эвфаузиид, каланид, гипериид и других планктонных беспозвоночных, служащих промежуточными хозяевами в жизненных циклах многих гельминтов. Сравнительная молодость отношений в системах “паразит–хозяин” у морских окуней соответствует гипотезе о филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении видов р. *Sebastes* в СЛО и СА.

Паразитарные сообщества этих хозяев составляют виды полизонального, эпиконтинентального, мезобентального и реже — мезопелагического экологических комплексов. Сообщества паразитов морских окуней в СЛО сформированы преимущественно арктическо-бореальными, реже — бореальными видами и видами-космополитами. Устойчивое преобладание в них арктическо-бореальных видов соответствует зоогеографическому районированию большой морской экосистемы Баренцева моря.

Возрастное формирование видового разнообразия инфрасообществ паразитов морских

окуней определяется трофическими условиями района и биотопа, а также видовыми экологическими предпочтениями хозяина на этапах его онтогенеза. Переход к частичному хищничеству золотистого и клюворылого окуней, сужающий пищевой спектр и совпадающий с периодом их массового полового созревания, обуславливает уменьшение видового разнообразия паразитов этих рыб на акватории батиали Норвежского и шельфа Баренцева морей. Этот же процесс характерен окуню-клювачу, утратившему связь с придонными биоценозами в результате онтогенетической миграции в мезопелагиаль Норвежского моря, отличающуюся меньшим разнообразием компонентов питания.

Несмотря на межвидовые, географические, биотопические и возрастные отличия фауны паразитов, характерным для морских окуней является доминирование широко распространенных гельминтов шести видов, составляющих “ядро” сообществ паразитов этих хозяев, формирующиеся на первых годах их жизни.

Межвидовые и внутривидовые отличия сообществ паразитов служат индикаторами экологической дифференциации морских окуней, обусловленной их видовой стратегией, процессами и последовательностью видообразования. Последние выражены в уходе окуней на большую глубину акватории шельфа и батиали в ряду их видов малый → золотистый → клюворылый, а у клювача и в мезопелагиаль Норвежского моря.

Высокая мера сходства составов сообществ паразитов, возрастная и пространственная их динамика у окуня-клювача в направлении от шельфа Баренцева моря к батиали и мезопелагиали Норвежского моря указывают на единство норвежско-баренцевоморской популяции. Снижение видового разнообразия паразитов клювача при нахождении в мезопелагиали Норвежского моря свидетельствует о его обитании здесь значительную часть года.

Более высокая мера сходства составов сообществ паразитов окуня-клювача пелагической и придонной группировок в северной части Норвежского моря свидетельствует о меньшей, чем в морях СА, их обособленности, определяемой массовым возвратом его особей на акваторию батиали после спаривания в августе–октябре в мезопелагиали. Наряду с этим, меньшие, чем в СА, различия длины и возраста наступления половой зрелости клювача на акватории батиали и пелагиали дают основание полагать, что его пелагическая группировка

в Норвежском море находится на более ранней стадии формирования. Это может быть следствием относительной филогенетической молодости норвежско-баренцевоморской популяции клювача по отношению к его североатлантической популяции.

Географические особенности состава сообществ паразитов окуня-клювача указывают на единство происхождения до 2008 г. особей его пелагической и придонной группировок в северной части Норвежского моря. Специфика пространственно-временной характеристики фенотипических признаков клювача свидетельствует о возникновении в начале 2000-х годов миграции части особей североатлантической популяции в юго-западную, а с 2008 г. и в северную части Норвежского моря с образованием смешанных скоплений из представителей двух популяций этого вида. Наличие такой миграции указывает на “донорство” североатлантической популяции клювача в отношении его норвежско-баренцевоморской популяции, послужившей ранее вероятным источником происхождения второй из них.

Образование у клюворылого окуня в Норвежском море, как и в североатлантической популяции, пелагической и придонной группировок, формируемых соответственно рано- и поздно-созревающими особями, указывает на продолжение процесса его видообразования. Развитие таких группировок как вектора эволюции окуня-клювача отражает жизненную стратегию, присущую этому филогенетически наиболее молодому среди *Sebastes* виду. Она направлена на освоение окунем-клювачом мезопелагиали и придонных слоев батиали в большом диапазоне глубины, приводящее к ослаблению конкурентных отношений.

Большое сходство составов сообществ паразитов, наряду со знаниями об этапах жизненного цикла золотистого окуня, свидетельствует о тесной взаимосвязи его особей, обитающих в сопредельных районах Баренцева, Норвежского и Гренландского морей в составе единой совокупности — норвежско-баренцевоморской популяции. Согласно итогам анализа мер межвидового сходства состава паразитов, золотистый окунь, занимающий среди морских окуней промежуточное положение по глубине обитания, имеет большее сходство экологии с клюворылым окунем, что согласуется с результатами молекулярно-генетических исследований.

Интеграция далеко мигрирующих особей клюворылого и золотистого окуней в их единные популяции в морях СЛО обеспечивается действием системы постоянных течений, выносящих пелагическую молодь этих рыб из мест репродукции на акваторию шельфа Баренцева и Гренландского морей, и возвратными миграциями их созревших особей к местам вымета предличинок.

Наиболее высокая среди морских окуней географическая специфичность состава сообществ паразитов малого окуня обусловлена его значительной оседлостью. Такая ситуация, сопровождающаяся наличием вымета предличинок самками этого вида по всему ареалу и генетической неоднородностью его особей у побережья Норвегии, предполагает существование значительного числа прибрежных популяций малого окуня.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор высказывает огромную признательность коллегам из Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО», с которыми делил тяготы длительных арктических морских экспедиций. Особо благодарен М.Ю. Калашниковой, В.И. Попову и А.А. Бессонову за содействие в сборе и обработке материалов, а также анонимному рецензенту за актуальные критические замечания и рекомендации, способствовавшие совершенствованию начального варианта рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Материалы подготовлены в рамках бюджетного финансирования исследовательских работ по тематическому плану ФГБНУ «ПИНРО».

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А.П., Истошин Б.В., 1956. Схема постоянных течений Норвежского и Баренцева морей // Тр. ПИНРО. Вып. 9. С. 62–68.

Андреев В.Л., Решетников Ю.С., 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны Северо-Восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. № 2. С. 165–174.

Андряшев А.П., 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. С. 117–138.

Базикалова А.Я., 1932. Материалы по паразитологии мурманских рыб // Сборник научно-промысловых работ на Мурмане. М.: Снабтехиздат. С. 136–153.

Бакай Ю.И., 1997. Паразиты морских окуней рода *Sebastes* Северной Атлантики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 43 с.

Бакай Ю.И., 2011. Эколого-паразитологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Норвежского моря и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 97–104.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211010036>

Бакай Ю.И., 2013. К вопросу о происхождении североатлантических *Sebastes* (Scorpaenidae) на основе анализа их паразитофауны // Биология моря. Т. 39. № 3. С. 227–229.
<https://doi.org/10.1134/S1063074013030036>

Бакай Ю.И., 2014. Экологические особенности паразитирования *Sphyrion lumpi* у окуня-клювача *Sebastes mentella* // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVIII. Систематика и экология паразитов. М.: Наука. С. 24–26.

Бакай Ю.И., 2015. Кожные пигментные образования как фен североатлантической популяции окуня-клювача *Sebastes mentella* Travin, 1951 (Scorpaenidae) // Биология моря. Т. 41. № 2. С. 145–148.

Бакай Ю.И., 2016. Эколого-паразитологическая характеристика малого морского окуня *Sebastes viviparus* (Scorpaenidae) // Паразитология. Т. 50. № 5. С. 345–356.

Бакай Ю.И., 2017. Эколого-паразитологическая характеристика золотистого окуня *Sebastes norvegicus* (Ascanius, 1772) (Scorpaenidae), обитающего в морях Северного Ледовитого океана // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 175–180.

Бакай Ю.И., 2020а. Паразиты и темп полового созревания как индикаторы популяционной структуры окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 192–201.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220020010>

Бакай Ю.И., 2020б. Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Северо-Западной Атлантики на основе анализа его паразитофауны // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 341–350.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220030054>

Бакай Ю.И., 2021. Сообщества паразитов как индикаторы экологии, внутривидовой и надвидовой структуры морских окуней рода *Sebastes* (Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 48 с.

- Бакай Ю.И., 2022. Структура сообществ паразитов и особенности популяционной биологии морских окуней Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 258 с.
- Бакай Ю.И., Груднев М.А., 2009. Фауна миксоспоридий (Мухозоа) морских окуней рода *Sebastes* Северной Атлантики // Паразитология. Т. 43. № 4. С. 317–329.
- Бакай Ю.И., Карасев А.Б., 1995. Диагностика и регистрация эктопаразитов морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 22 с.
- Бакай Ю.И., Мельников С.П., Глубоков А.И., 2023. Эколого-паразитологический метод в исследованиях популяционной биологии окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) в море Ирмингера // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 4. С. 327–344.
<https://doi.org/10.31857/S0044459623040036>
- Бакай Ю.И., Попов В.И., 2017. Эколого-популяционные особенности окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Норвежского моря на основе анализа его паразитофауны // Вестн. МГТУ. Т. 20. № 2. С. 412–421.
- Бакай Ю.И., Рольский А.Ю., 2022. Эколого-популяционная характеристика американского морского окуня *Sebastes fasciatus* Storer, 1856 (Scorpaeniformes: Sebastidae) на основе анализа состава сообществ его паразитов // Биология моря. Т. 48. № 1. С. 12–21.
<https://doi.org/10.31857/S0134347522010028>
- Барсуков В.В., 1981а. Морские окуни (*Sebastinae*) Мирового океана — их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 50 с.
- Барсуков В.В., 1981б. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (*Sebastinae*) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. № 1. С. 3–27.
- Бейли Н., 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир. 326 с.
- Бреев К.А., 1976. Применение математических методов в паразитологии // Изв. ГосНИОРХ. Т. 105. С. 109–126.
- Быховская-Павловская И.Е., 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 120 с.
- Гаевская А.В., 1984. Паразиты рыб Северо-Восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 35 с.
- Границы океанов и морей, 2000 / Глав. упр. навигации и океаногр. МО РФ. 2-е изд., доп. СПб.: ЦКП ВМФ. 206 с.
- Долгов А.В., 2016. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: ПИНРО. 336 с.
- Донец З.С., Шульман С.С., 1973. О методах исследований Мухоспоридия (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7. № 2. С. 191–192.
- Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М., 2013. Динамика сообществ паразитов в возрастном ряду байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 592–604.
<https://doi.org/10.7868/S0002332913050032>
- Захаров Г.П., Никольская Т.Л., Сорокин В.П. и др., 1977. Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 61–87.
- Зубченко А.В., 1993. Вертикальная зональность и особенности формирования фауны паразитов глубоководных рыб Северной Атлантики // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна: сб. науч. тр. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 39–60.
- Зубченко А.В., Карасев А.Б., 1986. Паразитофауна рыб Баренцева моря. Морские рыбы // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Кольский филиал АН СССР. С. 132–151.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО, 2001 / Сост.: Шевелев М.С., Бакай Ю.И., Готовцев С.М. и др. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 5–60.
- Карамушко О.В., 2013. Разнообразие и структура ихтиофауны северных морей России // Тр. Кольского науч. центра РАН. № 1 (14). С. 127–135.
- Карамушко О.В., Христиансен Й.Ш., 2021. Новые данные о распространении окуня-клевача *Sebastes mentella* (Sebastidae) в Гренландском море // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 52–58.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221010100>
- Карта промысловых районов Баренцева моря, 1957 // Тр. ПИНРО. Вып. 10: Колебания численности и условия промысла рыб в Баренцевом море. Приложение. С. 281.
- Коновалов С.М., 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.
- Литвиненко Н.И., 1985. Морские окуни (род *Sebastes*) Северной Атлантики — их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 22 с.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Маркевич А.П., 1956. Паразитические веслоногие рыб СССР. Киев: АН УССР. 260 с.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2009. Пополнение запаса окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 669–680.
- Мельников С.П., Древетняк К.В., 2010. Структура и особенности формирования скоплений окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae)

- в пелагиали Норвежского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 796–804.
- Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилегающих морей, 1984 / Сост.: Барсуков В.В., Литвиненко Н.И., Серебряков В.П. Калининград: АтлантНИРО. 28 с.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.
- Ожигин В.К., Ившин В.А., 2016. Генетически-структурная дифференциация вод Баренцева моря // Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость. Мурманск: ПИНРО. С. 168–173.
- Павлов А.И., Оганин И.А., Ваганова М.В., 1992. Возрастная структура и особенности роста окуня-клевача в море Ирмингера // Исследование биоресурсов Северной Атлантики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 82–95.
- Петров К.М., 2009. Большие морские экосистемы: принципы построения иерархической системы единиц районирования арктических морей на примере Баренцева моря // Биосфера. Т. 1. № 2. С. 133–152.
- Полянский Ю.И., 1955. Паразиты рыб Баренцева моря: материалы по паразитологии рыб Северных морей // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 19. С. 5–170.
- Рольский А.Ю., Артамонова В.С., Махров А.А., 2023. Эволюция морских окуней рода *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов: “видообразование путем почкования” в “букете видов” (budding speciation in the species flock) // Изв. РАН. № 6. С. 597–608.
- Сорокин В.П., 1958. О биологии размножения морских окуней *Sebastes marinus* L. и *Sebastes mentella* Travin в Баренцевом и Норвежском морях // Тр. совещ. ихтиолог. комиссии АН СССР. Вып. 8. С. 158–170.
- Сорокин В.П., 1977. Род морские окуни // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 58–90.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В., 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 277 с.
- Травин В.И., 1952. Семейство скорпеновых // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л.: ПИНРО. С. 183–198.
- Шульман С.С., 1958. Специфичность паразитов рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 109–121.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е., 1953. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 198 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк. 303 с.
- Artamonova V., Makhrov A., Karabanov D., Rolskiy A., Bakay Y., Popov V., 2013. Hybridization beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. Nat. Hist. V. 47. № 25–28. P. 1791–1801.
<https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bush A., Lafferty K., Lotz J., Shostak A., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revised // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583.
<https://doi.org/10.2307/3284227>
- Drevetnyak K.V., Kluev A.I., 2005. On fecundity of *Sebastes viviparus* from the Northeast Arctic // ICES CM 2005/Q:31. 5 p.
- Drevetnyak K., Nedreaas K., Planque B., 2011. Redfish // The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management – Half a Century of Russian–Norwegian Cooperation / Eds Jakobsen T., Ozhigin V. Trondheim: Tapir Academic Press. P. 292–307.
- Gardner J.P., 1997. Hybridization in the sea // Adv. Mar. Biol. V. 31. P. 1–78.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60221-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60221-7)
- Hall M., Asten T., Katsis A., Dingemanse N., Magrath M., et al., 2015. Animal personality and pace-of-life syndromes: Do fast-exploring fairy-wrens die young? // Front. Ecol. Evol. V. 3. Art. 28.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00028>
- Hemmingsen W., MacKenzie K., 2001. The parasite fauna of the Atlantic cod, *Gadus morhua* // Adv. Mar. Biol. V. 40. P. 1–80.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(01\)40002-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(01)40002-2)
- Jackson C., Marcogliese D., Burt M., 1997. Role of hyperbentic crustaceans in the transmission of marine helminth parasites // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 54. P. 815–820.
<https://doi.org/10.1139/F96-329>
- Johansen T., Danielsdottir A., Nævdal G., 2002. Genetic variation of *Sebastes viviparus* Krøyer in the North Atlantic // J. Appl. Ichthyol. V. 18. № 3. P. 177–180.
- Karasev A.B., Bakay Yu.I., 1994. Infection of the Barents Sea cod, *Gadus morhua*, and redfish, *Sebastes mentella*, with larval anisakid nematodes: Long-term data // Bull. Scand. Soc. Parasitol. V. 4. № 2. P. 11–12.
- Klapper R., Kochmann J., O'Hara R., et al., 2016. Parasites as biological tags for stock discrimination of beaked redfish (*Sebastes mentella*): Parasite infra-communities vs. limited resolution of cytochrome markers // PLoS One. V. 11. № 4. Art. e0153964.
- Køie M., 1984. Digenetic trematodes from *Gadus morhua* L. (Osteichthyes, Gadidae) from Danish and adjacent waters, with special reference to their life-histories // Ophelia. V. 23. № 2. P. 195–222.
- Køie M., 1989. On the morphology and life-history of *Lecithaster gibbosus* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1901 (Digenea, Hemiuroidea) // Parasitol. Res. V. 75. № 5. P. 361–367.
- Køie M., 1993. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoidea, Anisakidae) // Can. J. Zool. V. 71. P. 1289–1296.

- Køie M., 2000. Metazoan parasites of teleost fishes from Atlantic waters off the Faroe Islands // *Ophelia*. V. 52. № 1. P. 25–44.
<https://doi.org/10.1080/00785236.1999.10409417>
- Lile N., Halvorsen O., Hemmingsen W., 1994. Zoogeographical classification of the macroparasite faunas of four flatfish species from the northeastern Atlantic // *Polar Biol.* V. 14. P. 137–141.
<https://doi.org/10.1007/BF00234976>
- Loeng H., Ozhigin V., Adlandsvik B., 1997. Water fluxes through the Barents Sea // *ICES J. Mar. Sci.* V. 54. P. 310–317.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0165>
- MacKenzie K., Abaunza P., 2005. Parasites as biological tags // *Stock Identification Methods: Applications of Fisheries Science* / Eds Cadrin S. et al. N.-Y.: Elsevier Acad. Press. P. 211–226.
<https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50012-5>
- MacKenzie K., Hemmingsen W., 2015. Parasites as biological tags in marine fisheries research: European Atlantic waters // *Parasitology*. V. 142. № 1. P. 54–67.
<https://doi.org/10.1017/S0031182014000341>
- Makhrov A., Artamonova V., Popov V., Rolskii A., Bakay Y., 2011. Comment on: Cadrin et al., 2010. “Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. *ICES J. Mar. Sci.* V. 67: 1617–1630” // *ICES J. Mar. Sci.* V. 68. № 10. P. 2013–2015.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr132>
- Marcogliese D.J., 1992. *Neomysis americana* (Mysidacea) as an intermediate host for sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea), and spirurid nematodes (Ascaridoidea) // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 49. P. 513–515.
<https://doi.org/10.1139/f92-060>
- Ozhigin V.K., Ingvaldsen R.B., Loeng H., Boitsov V.D., Karsakov A.L., 2011. Introduction to the Barents Sea // *The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management – Half a Century of Russian–Norwegian Cooperation* / Eds Jakobsen T., Ozhigin V. Trondheim: Tapir Academic Press. P. 39–76.
- Planque B., Astakhov A., Kristinsson K., et al., 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // *Aquat. Living Resour.* V. 26. P. 293–306.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1051/alr/2013062>
- Rolskii A.Y., Artamonova V.S., Makhrov A.A., 2020. Hybridization of the redfish species *Sebastes norvegicus* and *Sebastes mentella* occurs in the Irminger Sea but not in the White Sea // *Polar Biol.* V. 43. P. 1667–1668.
<https://doi.org/10.1007/s00300-020-02719-x>
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L., 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: A rare marine example // *Mol. Ecol.* V. 10. P. 149–165.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01195.x>
- Saborido-Rey F., Nedreaas K., 1998. Population structure of *Sebastes mentella* in the North-East Arctic // *ICES CM* 1998/AA:2. 18 p.
- Saha A., Johansen T., Hedeholm R., et al., 2017. Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure // *Evol. Appl.* V. 10. № 1. P. 77–90.
<https://doi.org/10.1111/eva.12429>
- Smith J.W., 1983. Larval *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Crabbe, 1978) and larval *Hysterothylacium* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Malacostraca) in the North-East Atlantic and northern North Sea // *J. Helminthol.* V. 57. P. 167–177.
<https://doi.org/10.1017/S0022149X00009433>
- Wassmann P., Reigstad M., Haug T., et al., 2006. Food webs and carbon flux in the Barents Sea // *Prog. Oceanogr.* V. 71. P. 232–287.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.003>
- Williams H., MacKenzie K., McCarthy A., 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // *Rev. Fish Biol. Fisher.* V. 2. P. 144–176.
<https://doi.org/10.1007/BF00042882>
- Williams J., 1963. The infestation on the redfish, *Sebastes marinus* (L.) and *S. mentella* Travin (Scorpaenidae) by the copepods *Peniculus clavatus* (Müller), *Sphyrion lumpi* (Krøyer) and *Chondracanthopsis nodosus* (Müller) in the Eastern North Atlantic // *Parasitology*. V. 53. P. 501–525.
<https://doi.org/10.1017/S0031182000073959>

Formation and ecological features of the parasite communities of redfish of the genus *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) in the Arctic Ocean

Y. I. Bakay

*Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
Academician Knipovich, 6, Murmansk, 183038 Russia
E-mail: bakay@pinro.vniro.ru*

The study presents the ecological, zoogeographic, biotopic, ontogenetic, and phylogenetic features that contribute to the formation of diverse parasite communities in redfish of the genus *Sebastes*, which inhabit the Arctic Ocean. The study was conducted by performing a complete parasitological dissection on 956 individuals of redfish from three species. The detected parasites were identified and subjected to taxonomic, hostal, age-specific, eco-geographical, and quantitative analyses to understand the specific characteristics of the parasite fauna in these fishes. The study determined that parasite species belonging to the epicontinental, mesobenthic, and polyzonal ecological complexes were dominant, with a predominance of arctoboreal species. The species diversity of parasite communities in the ontogeny of redfish is influenced by their species, biotopical, and age-related trophic peculiarities. The variation in parasite communities' structure among various species suggests that the ecological differentiation of redfish in the *Sebastes* species is influenced by the processes and sequence of their speciation in the incompletely spatially isolated biotopes. This sequence resulted in the offshore shift of distribution to deeper shelf, bathypelagic, and mesopelagic areas in the succession of redfish species: *Sebastes viviparus* → *S. norvegicus* → *S. mentella*. The opinion is provided regarding the species structure of the researched part of their ranges, based on the findings of analyzing the geographical features of their parasite communities. Life strategy of beaked redfish *S. mentella* as the phylogenetically youngest species of the genus *Sebastes* aiming at the extension of the distribution range and colonization of new biotopes induced the formation of the pelagic and demersal intrapopulation groupings.