

УДК [574.45:581.55(211.7)]:632.294

ИЗМЕНЕНИЕ ЗАПАСОВ ЗЕЛЕННЫХ И ЛИШАЙНИКОВЫХ КОРМОВ В СООБЩЕСТВАХ ЮЖНЫХ ТУНДР ЯМАЛА С 1930-х гг. ПО 2017–2019 гг.

© 2023 г. А. М. Горбунова^{а, *}, Л. С. Горбунов^а, Д. В. Веселкин^а

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

*e-mail: anastasiya_psu1991@mail.ru

Поступила в редакцию 31.10.2022 г.

После доработки 25.11.2022 г.

Принята к публикации 29.11.2022 г.

Сравнивали запасы кормов северного оленя на двух полигонах в южной части полуострова Ямал за период с начала 1930-х по 2017–2019 гг. Для характеристики запаса кормов в 1930-е гг. использованы сведения из работы В.Н. Андреева [30]. Запасы кормов в 1930-х и 2017–2019 гг. сравнили в растительных сообществах в бассейнах рек Еркатайя и Байдаратайя в следующих подразделениях растительности: лишайниковые и кустарничковые тундры; моховые и травяные тундры; кустарничковые тундры; луговые сообщества; болота. Проверяли гипотезы: 1) общий запас кормов за период с 1930-х гг. на Ямале снизился; 2) в наибольшей степени снижение запасов затронуло лишайниковый компонент. Обе гипотезы подтвердились. Общее направление изменения запасов и структуры кормов в растительных сообществах Южного Ямала за 85–87 лет — делихенизация, снижение массы лишайников и доли лишайниковых кормов. Средний запас лишайниковых кормов с 1930-х по 2017–2019 гг. снизился в 5 раз в сообществах на полигоне Еркатайя и в 2 раза — на полигоне Байдаратайя. Масса зеленых кормов за 85–87 лет не изменилась. Таким образом, охарактеризовано изменение масс хозяйственно важных компонентов тундровой растительности на протяжении уникально длинного — почти 90 лет — периода.

Ключевые слова: Ямал, южные тундры, северные домашние олени, пастбища, перевыпас, делихенизация, отравливание, кормовые запасы, продуктивность сообществ

DOI: 10.31857/S0367059723020063, **EDN:** MXPVAP

Разные аспекты динамики арктических экосистем привлекают большое внимание [1–4]. Амплитуда климатических изменений в Арктике больше, чем в низких широтах [5–8]. Северные экосистемы чувствительны к климатическим и прямым антропогенным воздействиям [9] вследствие экстремальности условий [10–12] и низкого видового и функционального разнообразия [13, 14].

Средняя длительность периодов наблюдений за состоянием растительности Арктики при использовании методов дистанционного зондирования Земли [3, 5, 6, 15–26] составляет 20 ± 5 лет ($\pm 95\%$ -ный доверительный интервал), при использовании методов наземной оценки растительности [18, 27–29] — 15 ± 10 лет. Самые длительные ряды варьируют около четверти–трети столетия [3, 6, 16, 18, 21, 23, 29]. Уникальную возможность рассмотреть изменение состояния растительности за 80–90 лет дают сведения, опубликованные в 1934 г. в сводке В.Н. Андреева “Кормовая база ямальского оленеводства” [30]. Ранее сравнение с данными из этой работы позволили обсуждать изменения растительности за период около 60 лет [31].

Целью работы было сравнение величин запасов кормов северного оленя на двух полигонах на юге п-ова Ямал в период с начала 1930-х по 2017–2019 гг. Проверяли две гипотезы: в рамках первой гипотезы мы предположили, что общий запас кормов за период с 1930-х гг. на Ямале снизился; в рамках второй гипотезы — что в наибольшей степени снижение запасов затронуло лишайниковый компонент, а запасы растительных кормов или снизились в меньшей степени, или не снизились или, возможно, даже возросли.

Эти гипотезы сформулированы на основании анализа опубликованных сведений о динамике продуктивности экосистем Арктики и с учетом сведений о специфичности динамики экосистем на полуострове Ямал. Большинство исследователей констатируют, что в Арктике в целом в настоящее время продуктивность экосистем повышается, что описывается терминами “позеление”, “олугование”, “закустаривание” [2, 32, 33]. В работах этого направления признается, что общее повышение продуктивности арктических экосистем сопровождается или обусловлено опережающим развитием сосудистых растений и сообщ-

ществ с их преобладанием. Результаты, свидетельствующих о снижении фитомассы в арктических экосистемах, меньше [34]. По-видимому, такое снижение обычно проявляется на локальных и региональных уровнях, как, например, на Ямале. Ситуация, сложившаяся на п-ове Ямал, показывает, что выпас оленей может влиять на экосистемы сильнее, чем изменения климата [9, 35]. На Ямале в результате интенсивного выпаса на ограниченной территории большого числа оленей наблюдаются разрушение, деградация или снижение фитомассы некоторых типов растительности [1, 36–40]. Вследствие выпаса разрушается не только лишайниковый покров, но и снижаются запасы трав и кустарников [1, 36, 38, 40].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами обсуждаются данные, относящиеся к полосе южных (кустарниковых) тундр подзоны субарктических тундр Ямала. Рельеф района равнинный, холмисто-увалистый. Абсолютные высоты от 1–3 м над ур. м. по морским побережьям и до 85–90 м над ур. м. на возвышенностях центрального Ямала [41]. Распространение многолетнемерзлых пород сплошное. Водоразделы заняты в основном кустарниковыми тундрами в сочетании с травяно-моховыми, кустарничково-моховыми и кустарничково-лишайниково-моховыми тундрами [27]. В поймах рек распространены луговые сообщества и кустарниковые заросли.

Климат характеризуется суровой продолжительной зимой (средняя температура января – 23.5°C; длительность залегания снежного покрова 240–260 дней), коротким прохладным летом (средняя температура июля +15.2°C), поздними весенними и ранними осенними заморозками (длительность безморозного периода от 50 до 92–96 дней). По данным метеостанции Салехард с 2001 по 2018 г. увеличение среднегодовой температуры воздуха составило +1.1°C/10 лет [42], преимущественно из-за потепления весенних месяцев.

В 1930-е гг. численность домашних северных оленей на территории Ямало-Ненецкого автономного округа оценивалась в 350–360 тыс. особей, в том числе на Ямале – 100–130 тыс. особей [30]. В 2015–2016 гг. на территории округа было 670–765 тыс. особей [43, 44], а на Ямале в 2001–2018 гг. – 200–330 тыс. особей [42].

Полигоны. В 2017–2019 гг. полевые исследования проведены на двух полигонах в низовьях рек Еркатыаха и Байдаратыаха (далее полигоны обозначаются по названиям рек): полигон Еркатыаха расположен в южной части Южно-Ямального (Юребейского) района [30]; полигон Байдаратыаха – в северной части Приуральского района (рис. 1).

Полигон в нижнем течении р. Еркатыаха расположен на территории научно-исследовательского стационара “Еркута” ИЭРиЖ УрО РАН (68°13′38.30″ с.ш., 69°9′2.20″ в.д.). Рельеф – полого-наклонная заболоченная равнина. Водоразделы низкие (11–17 м над ур. м.). Почвообразующие породы песчаные и супесчаные [41]; почвы тундровые иллювиально-гумусовые, болотно-мерзлотные, болотные перегнойно-торфянисто-глеевые. Пастбища используются преимущественно в бесснежный период, во время перехода оленей к расположенным севернее зимним пастбищам.

Полигон в нижнем течении р. Байдаратыаха расположен на южном берегу Байдарацкой губы (68°05′41.75″ с.ш., 68°16′56.24″ в.д.). Рельеф равнинный, слабоволнистый [37]. Абсолютные высоты 4–10 м над ур. м. Увлажнение избыточное; почвы маршевые, болотные мерзлотные торфяные, остаточнo-торфяные. Пастбища летние, пойменные, по большей части разнотравно-злаково-осоковые [41]. По полигону также проходят пути перехода оленей к зимним пастбищам.

Метод оценки запасов кормов. Оценки оленьих кормов в 1930-х гг. приведены в работе [30] на основании личных исследований В.Н. Андреева 1932 г. и исследований других авторов. Происхождение и авторство конкретных оценок в [30] не указаны, поэтому в настоящей работе все характеристики запасов отнесены к 1932 г. Для определения запасов кормов В.Н. Андреев использовал укусы с площадок размером 1 м² в воздушно-сухом состоянии. Он отдельно привел данные для лишайниковых и зеленых кормов, в зеленых кормах анализировал листья кустарников, осоки, злаки, разнотравье и кустарнички. Однако не указано, в какие месяцы брали укусы, но есть уточнение, что “... дается продуктивность ... несколько ниже максимальной величины в конце лета” [30, с. 124]. Мы использовали сведения из этой работы следующим образом: брали оценки только для Южно-Ямального (Юребейского) и Приуральского районов; свели все фракции запасов кормов к двум – лишайниковые и зеленые; учитывали все сведения как независимые наблюдения. Всего было 25 оценок для полигона Еркатыаха и 20 – для полигона Байдаратыаха.

Запасы кормов северного оленя в 2017–2019 гг. исследовали в июле–августе. На пробных площадях 10 × 10 м выполняли геоботанические описания и определяли запасы надземной фитомассы методом укусов. На каждой площади брали по три укуса с площадок 25 × 25 см [45], данные по которым усредняли до одной оценки на площадь. Травянистые растения и кустарнички срезали на уровне границы зеленой и бурой частей мхов. Укусы в воздушно-сухом состоянии разбирали по фракциям: лишайники, разнотравье, осоки, злаки, поедаемые части кустарников и кустарничков

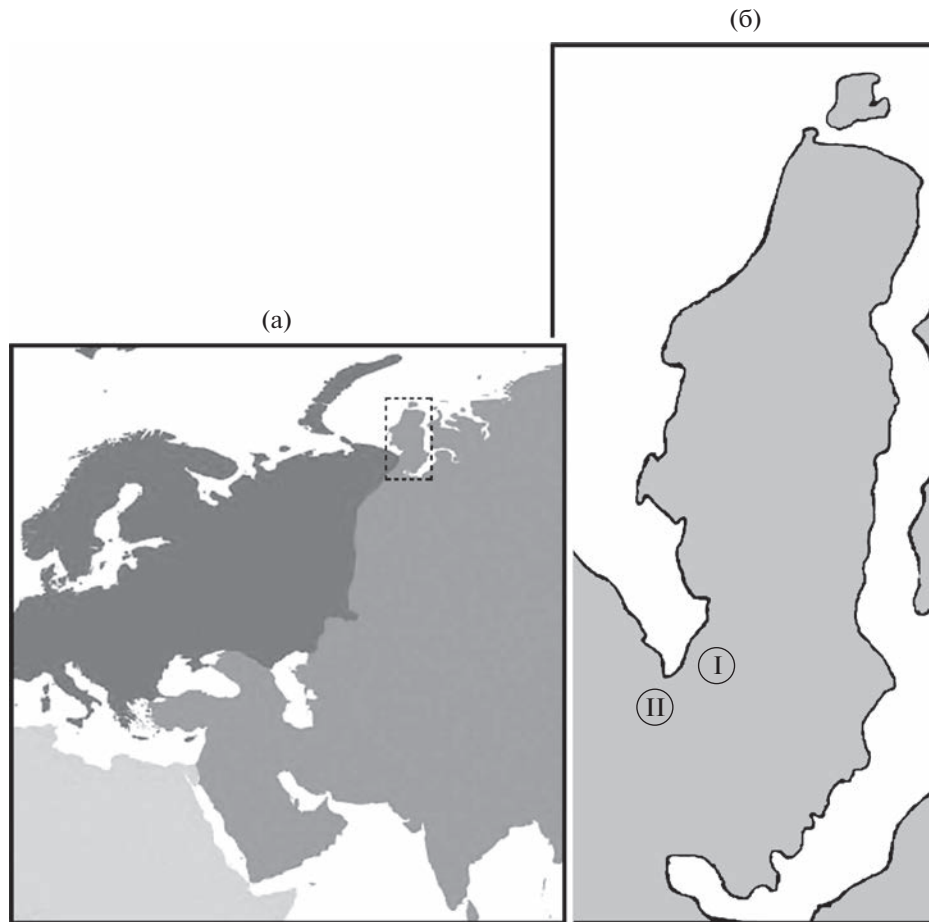


Рис. 1. Географическое положение полуострова Ямал (а; пунктирный прямоугольник) и положение полигонов на территории Ямала (б; I – Еркатаяха; II – Байдаратаяха).

(*Dryas octopetala* L., *Salix nummularia* Andersson, *Salix polaris* Wahlenb., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.). Отдельно учитывали массы зеленой части мхов, подстилку и ветошь, массу стволиков кустарников. Собирали кустистые лишайники; накипные и листоватые не учитывали. Всего использовали: 80 независимых оценок — для полигона Еркатаяха (2017 г. — 15 площадей; 2018 г. — 5 площадей; 2019 г. — 60 площадей) и 8 оценок — для полигона Байдаратаяха (2019 г. — 8 площадей).

Основные подразделения растительности. Запасы и соотношения фракций кормов сильно различаются в разных растительных сообществах. Для корректного учета этой изменчивости сопоставили между собой подразделения растительности, изученные В.Н. Андреевым [30] и нами (табл. 1). По эколого-фитоценотической (доминантной) классификации сообщества исследуемых территорий относятся к трем типам растительности: тундры, луга и болота. В тундровой растительности, которая является преобладающей на исследованной территории, выделяли

следующие формации: моховые тундры, травяные тундры, лишайниковые тундры, кустарничковые тундры, кустарниковые тундры. Внутри формаций тундровой растительности и типов луговой и болотной растительности выделяли группы ассоциаций. На этапе анализа из-за того, что данные по запасам для кустарничковых тундр в 1930-е гг. не приведены, а для травяных тундр немногочисленны [30], использовали пять подразделений растительности: 1) лишайниковые и кустарничковые тундры; 2) моховые и травяные тундры; 3) кустарниковые тундры; 4) луговые сообщества; 5) болота.

Для анализа данных использовали общие линейные модели (GLM) с дискретными предикторами и расчетом только двухфакторных взаимодействий между факторами. В GLM значения запасов всех фракций анализировали после логарифмирования, а значения признака “доля лишайниковых кормов” — после арксинус-преобразования. На рисунках и в тексте использованы нетрансформированные значения величин.

Таблица 1. Сопоставление и краткая характеристика подразделений растительности, изученных в 1930-е и 2017–2019 гг.

Основные подразделения растительности	
1930-е гг. [30]	2017–2019 гг.
Лишайниковые тундры: в основном на равнинах; почвы песчаные и супесчаные; доминанты — <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>Diapensia lapponica</i> L., <i>Carex bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i> (Jurtzev) Á. Löve & D. Löve; <i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb., <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt., <i>Aulacomnium</i> sp.; <i>Flavocetraria</i> sp., <i>Ochrolechia</i> sp., <i>Cladonia</i> sp. Покрытие: общее — 30–99%; мхов — 5–40%, лишайников — 10–98%	
Мохово-лишайниковая	Кустарничково-мохово-лишайниковая
Травяно-мохово-лишайниковая	Травяно-мохово-лишайниковая
Травяно-лишайниковая	Травяно-кустарничково-лишайниковая
Кустарничково-лишайниковая	Мохово-кустарничково-лишайниковая
	Мохово-кустарничково-лишайниковая
Кустарничковые тундры: в основном на верхних частях склонов; почвы песчаные; доминанты — <i>Empetrum nigrum</i> L., <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., <i>Rhododendron tomentosum</i> Harmaja, <i>Arctous alpina</i> (L.) Nied., <i>Equisetum arvense</i> L.; <i>Oncophorus</i> sp., <i>Aulacomnium</i> sp.; <i>Ochrolechia</i> sp., <i>Cladonia</i> sp., <i>Thamnolia vermicularis</i> var. <i>subuliformis</i> (Ehrh.) Schaer. Покрытие: общее — 30–100%; мхов — 1–50%; лишайников — 0–85%.	
Тип сообществ “кустарничковые тундры” в сводке [30] отсутствует	Мохово-кустарничковая
	Травяно-мохово-кустарничковая
	Травяно-кустарничковая
	Мохово-травяно-кустарничковая
	Лишайниково-травяно-кустарничковая
	Мохово-лишайниково-кустарничковая
	Кустарниково-лишайниково-кустарничковая
Моховые тундры: в основном на террасах; почвы глинистые и супесчаные; доминанты — <i>V. vitis-idaea</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> L.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Dicranum</i> sp., <i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.; <i>Peltigera</i> sp., <i>Thamnolia vermicularis</i> var. <i>subuliformis</i> (Ehrh.) Schaer., <i>Cladonia</i> sp. Покрытие: общее — 40–100%; мхов — 25–100%; лишайников — 1–50%.	
Лишайниково-моховая	Лишайниково-травяно-моховая
Кустарниково-травяно-моховая	Кустарничково-травяно-моховая
Кустарниково-моховая	Кустарниково-травяно-моховая
	Кустарничково-лишайниково-моховая
	Травяно-кустарничково-моховая
	Травяно-кустарниково-моховая
	Кустарничково-кустарниково-моховая
	Кустарниково-моховая
Травяные тундры: в основном в нижних частях пологих склонов; почвы глинистые и суглинистые; доминанты — <i>V. vitis-idaea</i> , <i>C. bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Aulacomnium</i> sp., <i>Sphagnum</i> sp.; <i>Cladonia</i> sp., <i>Thamnolia vermicularis</i> var. <i>subuliformis</i> (Ehrh.) Schaer. Покрытие: общее — 80–100%; мхов — 10–85%; лишайников — 1–20%.	
Мохово-травяная	Лишайниково-мохово-травяная
	Кустарничково-мохово-травяная
	Лишайниково-кустарниково-травяная
Кустарниковые тундры: в поймах рек; почвы песчаные и глинистые; доминанты — <i>Salix glauca</i> L., <i>Betula nana</i> L., <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>V. uliginosum</i> , <i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Dicranum</i> sp.; <i>Peltigera</i> sp. Покрытие: общее — 45–98%; мхов — 5–60%; лишайников — 0–2%.	
Ивняк моховый	Ивняк кустарничково-моховый
Ивняк разнотравный	Ивняк травяной
Ивняк травяной	Ерник кустарничково-моховый
Ивняк мохово-травяной	
Ерник мохово-лишайниковый	
Ерник травяно-моховый	

Таблица 1. Окончание

Основные подразделения растительности	
1930-е гг. [30]	2017–2019 гг.
Луговые сообщества: в основном в поймах рек; почвы песчаные, реже глинистые; доминанты — <i>E. arvense</i> , <i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin., <i>C. aquatilis</i> , <i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe, <i>Rubus arcticus</i> L.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Aulacomnium</i> sp.; <i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss. Покрытие: общее — 40–100%; мхов — 0–30%; лишайников — 0–1%.	
Травяная луговина	Мохово-травяный луг
Травяной пойменный луг	Травяной луг
	Мохово-травяная луговина
	Травяная луговина
Болота: в основном на равнинах; доминанты — <i>V. vitis-idaea</i> , <i>R. tomentosum</i> , <i>E. vaginatum</i> , <i>Carex rariflora</i> (Wahlenb.) Sm., <i>Comarum palustre</i> L.; <i>Sphagnum</i> sp., <i>Polytrichum</i> sp.; <i>Cladonia</i> sp., <i>Ochrolechia</i> sp. Покрытие: общее — 95–100%; мхов — 50–100%; лишайников — 0–90%.	
Травяно-моховое	Травяно-моховое
Лишайниково-травяно-моховое	Кустарничково-травяно-моховое
Кустарничково-лишайниково-травяно-моховое	Кустарничково-травяно-моховое
Травяное	Травяно-лишайниково-моховое
Лишайниково-травяное	Кустарничково-лишайниково-моховое
Травяно-лишайниковое	Травяно-кустарничково-моховое
	Кустарничково-мохово-травяное
	Кустарничково-мохово-лишайниковое
	Лишайниково-мохово-кустарничковое

Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Величины кормовых запасов в 1930-е и 2017–2019 гг. на разных полигонах. Запасы зеленых кормов, средние по подразделениям растительности, на полигоне Еркатаяха в 1930-е гг. варьировали в диапазоне 1.4–25.0 ц/га, в 2017–2019 гг. — 5.7–11.1 ц/га (рис. 2а, 2б); на полигоне Байдаратаяха в 1930-е гг. — 8.8–25.0 ц/га, в 2017–2019 гг. — 9.5–22.3 ц/га. В целом меньше всего зеленых кормов было в лишайниковых и кустарничковых тундрах, в моховых и травяных тундрах, больше всего — в кустарничковых тундрах и на болотах.

Средние запасы лишайниковых кормов (рис. 2в, 2г) на обоих полигонах сильно различались между подразделениями растительности в 1930-е гг. и меньше — в 2017–2019 гг. На полигоне Еркатаяха в 1930-е гг. средние запасы по подразделениям растительности варьировали в диапазоне 0–34.6 ц/га; в 2017–2019 гг. запасы лишайниковых кормов здесь были ниже и изменялись от 0 до 2.5 ц/га. На полигоне Байдаратаяха лишайников было меньше, чем на первом полигоне: в 1930-е гг. — 0–2.7 ц/га, в 2017–2019 гг. — 0–0.4 ц/га, причем лишайники не образовывали кормового запаса на лугах, а больше всего их было в лишайниковых и кустарничковых тундрах.

Общий запас кормов — это сумма зеленых и лишайниковых кормов (рис. 2д, 2е). В 1930-е гг. на полигоне Еркатаяха общий запас кормов изменялся в диапазоне 12.3–36.0 ц/га, в 2017–2019 гг. на этом же полигоне он был ниже — 7.0–12.1 ц/га. Наибольший запас кормов в 1930-е гг. на полигоне Еркатаяха был в кустарничковых лишайниковых и кустарничковых тундрах; в 2017–2019 гг. — в луговых сообществах, моховых и травяных тундрах. На полигоне Байдаратаяха изменчивость средних запасов во времени не выражена: в 1930-е гг. — 10.0–26.3 ц/га, в 2017–2019 гг. — 9.8–22.7 ц/га, причем наибольший запас был в кустарничковых тундрах или на болотах, а наименьший — в моховых и травяных тундрах.

Доля лишайниковых кормов сильно различалась между полигонами, во времени и между подразделениями растительности (рис. 3). На полигоне Еркатаяха в 1930-е гг. средние значения по подразделениям растительности варьировали в диапазоне 0–95%, в 2017–2019 гг. — 0–28%. На полигоне Байдаратаяха доля лишайников в общем кормовом запасе была примерно в 2–4 раза ниже: в 1930-е гг. — 0–22%, в 2017–2019 гг. — 0–6%. Сильнее всего в период с 1930-х гг. по 2017–2019 гг. участие лишайников снизилось в тех сообществах, где в 1930-е гг. их было больше всего.

Статистическая оценка изменчивости запасов кормов в разные годы исследований на разных полигонах. Для полигона Байдаратаяха отсутствуют оценки запасов кормов в лишайниковых и ку-

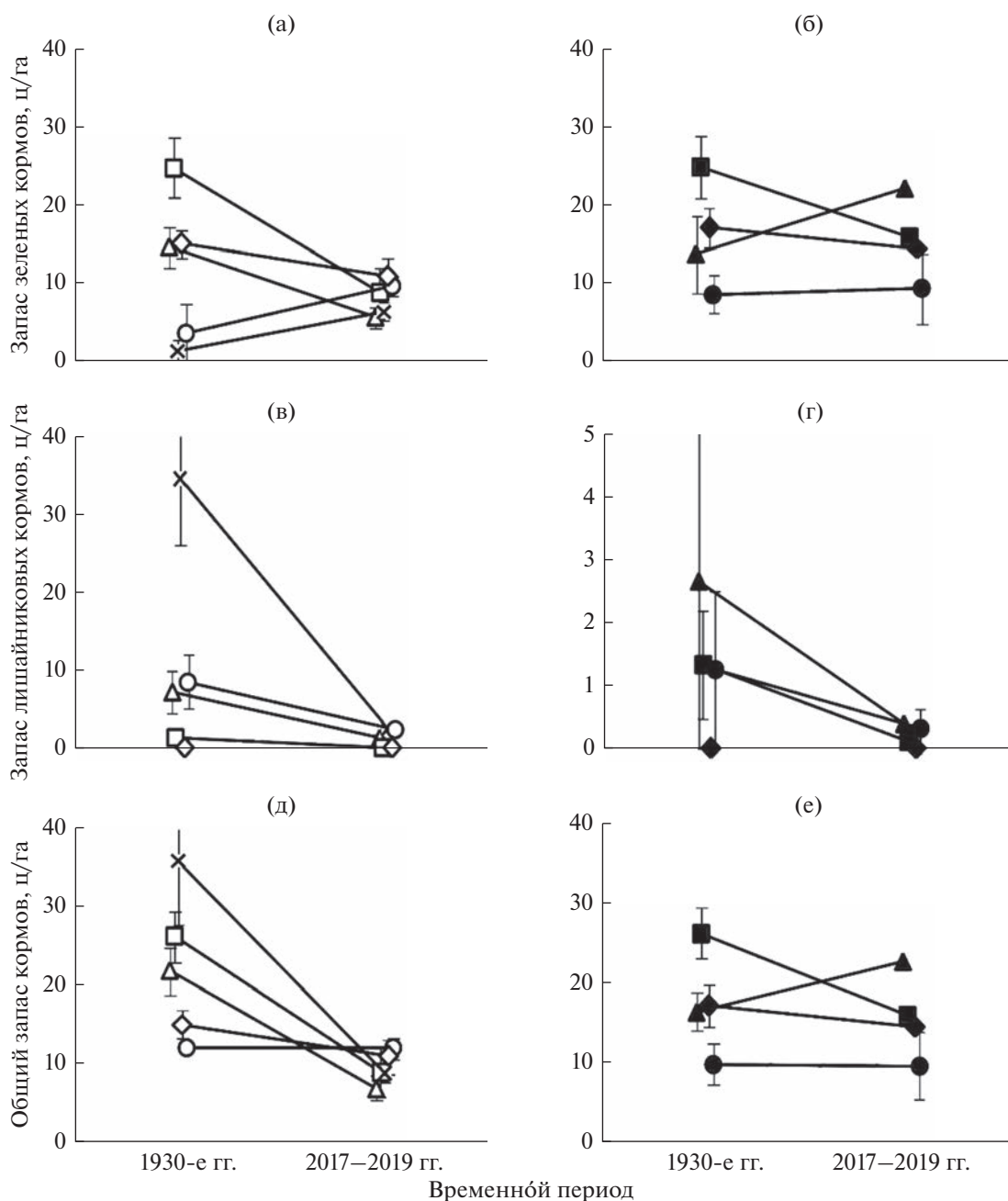


Рис. 2. Запасы кормов разных фракций в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах в бассейнах рек Еркатаяха (а, в, д) и Байдаратаяха (б, г, е): а, б – зеленые корма; в, г – лишайниковые корма; д, е – общий запас. Здесь и на рис. 3 разные символы обозначают разные подразделения растительности: крест – лишайниковые и кустарничковые тундры; квадрат – кустарничковые тундры; круг – моховые и травяные тундры; треугольник – болота; ромб – луга; вертикальные линии – стандартная ошибка.

старничковых тундрах за 1930-е гг. Поэтому при проведении статистического анализа использовали GLM с оценкой только главных эффектов – “годы исследований”, “полигон”, “подразделение растительности” и двухфакторных взаимодействий между ними (табл. 2). Запас зеленых кормов существенно варьировал только между разными подразделениями растительности. Глав-

ные эффекты, характеризующие различия между годами исследований и полигонами, были незначимыми. Запас лишайниковых кормов и их доля в общем запасе были более изменчивыми и на высоких уровнях значимости различались между годами исследований, полигонами и подразделениями. Общий запас кормов неожиданно оказался зависимым только от года исследований. Ни для

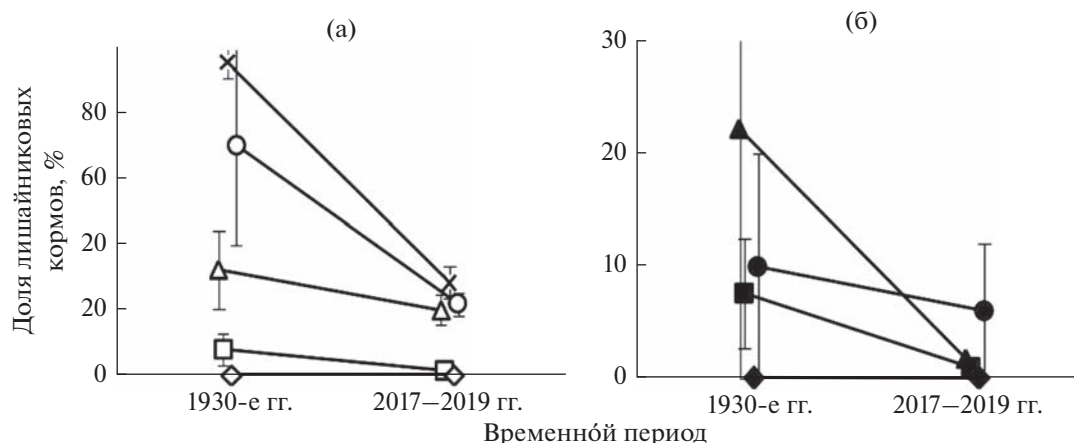


Рис. 3. Доля лишайниковых кормов в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах в бассейнах рек Еркятаяха (а) и Байдаратаяха (б).

одного показателя не установлено значимого взаимодействия между факторами “годы исследований” и “полигон”. Это означает, что изменения запасов от 1930-х гг. к 2017–2019 гг. на обоих полигонах происходили в одном и том же направлении.

Общие направления изменения запасов кормов.

Для обобщенного представления об изменениях запасов кормов их анализировали без учета подразделений растительности (рис. 4). Хотя на основе статистических оценок запас зеленых кормов за 85–87 лет не изменился, видна тенденция его снижения в сообществах обоих полигонов. Средний запас лишайниковых кормов с 1930-х по 2017–2019 гг. снизился в 5 раз на полигоне Еркятаяха и в 2 раза — на полигоне Байдаратаяха. Общий запас кормов за период 85–87 лет также значительно снизился: в 2.3 раза — на полигоне Еркятаяха и в 1.5 раза — на полигоне Байдаратаяха. Снижение на полигоне Еркятаяха преимущественно обусловлено уменьшением запасов лишайников, а на полигоне Байдаратаяха — примерно равным изменением запасов и зеленых, и лишайниковых

кормов. Об этом свидетельствует то, что на полигоне Еркятаяха доля лишайников в общем кормовом запасе со временем убывала опережающими темпами по сравнению с зелеными кормами, а на полигоне Байдаратаяха соотношение между запасами зеленых и лишайниковых кормов было стабильным.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На Южном Ямале за 85–87 лет, прошедших после 1932 г., запасы зеленых оленьих кормов не изменились, а запасы лишайниковых кормов уменьшились. Из-за снижения запасов лишайников уменьшились общие запасы кормов и изменилось соотношение между фракциями в сторону усиления преобладания зеленых кормов. Эти изменения наблюдаются на обоих исследованных полигонах. Таким образом, обе гипотезы подтвердились: общий запас кормов снизился вследствие уменьшения фракции лишайниковых кормов, т.е. по сути установлен один основной феномен, кото-

Таблица 2. Значимость разных факторов изменчивости фракций кормовых запасов и их соотношения (результаты GLM, включающие оценку двухфакторных взаимодействий между факторами; dF — число степеней свободы; F — критерий Фишера; P — уровень значимости)

Источники изменчивости	dF	Запасы кормов						Доля лишайниковых кормов	
		зеленых		лишайниковых		общий			
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Годы исследований [1]	1	0.37	0.5456	17.69	0.0001	12.2	0.0007	10.98	0.0012
Полигон [2]	1	2.70	0.1029	7.89	0.0058	0.34	0.5629	7.42	0.0074
Подразделение растительности [3]	4	8.10	<0.0001	9.64	<0.0001	1.10	0.3579	11.85	<0.0001
[1] × [2]	1	0.42	0.5162	1.02	0.3140	3.16	0.0783	1.19	0.2780
[1] × [3]	4	7.84	<0.0001	7.07	<0.0001	2.49	0.0468	7.05	<0.0001
[2] × [3]	4	0.22	0.9284	2.34	0.0594	0.85	0.4947	2.77	0.0303

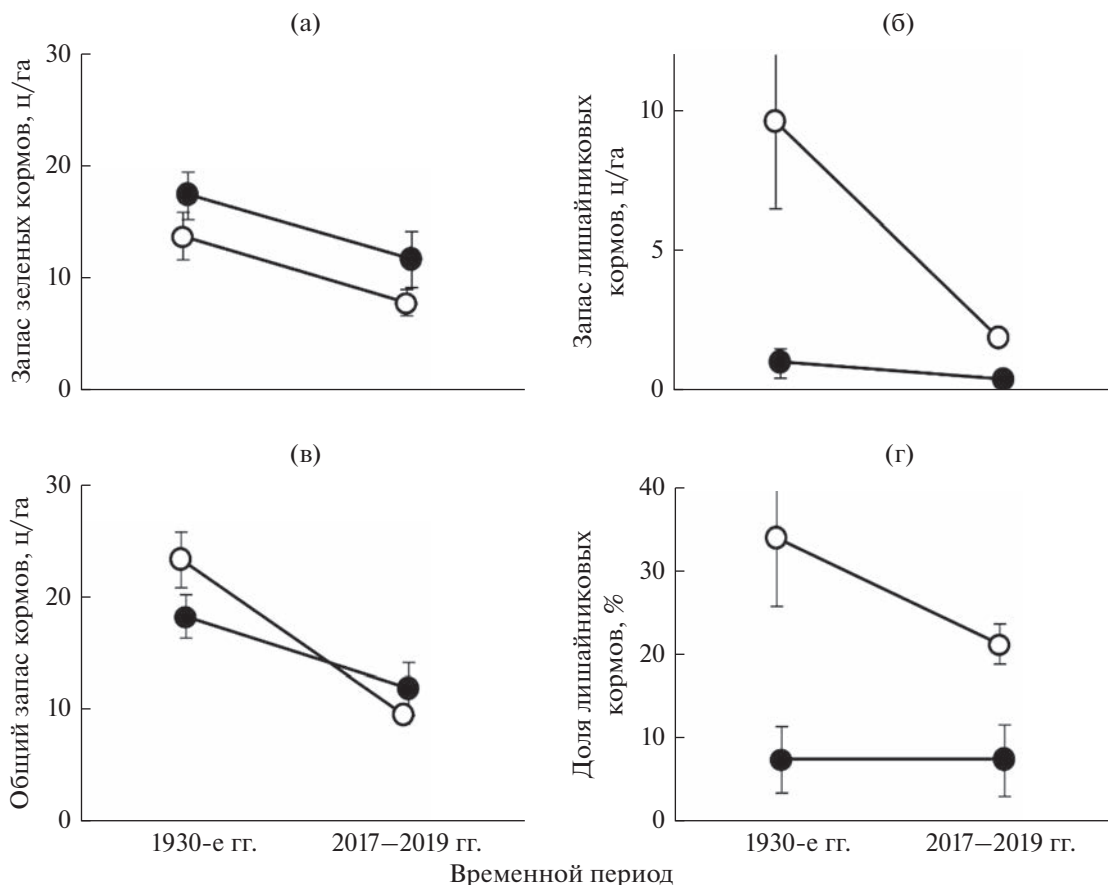


Рис. 4. Запасы и соотношение кормов разных фракций в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах в бассейнах рек Еркатаяха (○) и Байдаратаяха (●): а – зеленые корма; б – лишайниковые корма; в – общий запас; г – доля лишайниковых кормов. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

рый описывается термином делихенизация сообществ.

Надежность оценки изменения кормовых запасов. Наша работа – пример исследования, когда статистическая надежность сравнений не является достаточным и окончательным подтверждением объективности результата. Основные сомнения сводятся к вопросу, насколько обоснованно можно сравнивать кормовые запасы за 1930-е и 2017–2019 гг.

Мы полагаем, что сравнение современных оценок с опубликованными за 1930-е гг. обосновано. Такая уверенность обусловлена методической ясностью оценок, опубликованных В.Н. Андреевым [30]. Во-первых, в этой сводке приведены данные, полученные понятным и воспроизводимым способом, что позволило повторить измерения с использованием, хотя и не полностью идентичной, но близкой методики. Во-вторых, в работе [30] использована понятная классификация подразделений растительности, что позволило учесть изменчивость, обусловленную неоднородностью растительного покрова. В-третьих, В.Н. Андреев

[30] указал для своих данных географические привязки, и это позволило учесть географическую изменчивость. В-четвертых, В.Н. Андреев [30] привел исходные эмпирические измерения, что позволило использовать стандартные методы статистического анализа.

Часть существовавших в 1930-е гг. запасов в сводке [30], по-видимому, не учтены. Это связано с тем, что “для угодий летнего сезона ... дается продуктивность только зеленой массы ... В угодьях зимнего, весеннего и осеннего сезонов ... приводятся показатели продуктивности лишь для лишайников” [30, с. 124]. Лишайниковые корма – основная кормовая фракция в снежный период, зеленые корма – соответственно в бесснежный [40, 46]. Следовательно, оценки за 1930-е гг. в какой-то степени недоучитывают существовавшие в то время в тундрах Ямала запасы. Но мы в каждом сообществе с равной точностью учитывали запасы и зеленых кормов, и лишайников. Поэтому если мы и ошибаемся, сопоставляя запасы кормов в прошлом и настоящем, то только в сторону занижения вероятных временных различий.

Существует неопределенность оценок, связанная с включением или не включением в кормовые запасы ветоши, которая является кормом северного оленя [30], но ее обычно отделяют от зеленых кормов как отдельную фракцию [46]. В работе [30, с. 123] есть единственное упоминание, что ветошь может служить кормом для оленей, но нет явного указания, включалась ли ветошь в запас кормов или нет. Видимо, В.Н. Андреев не включал ветошь в зеленые корма. Мы массу ветоши регистрировали, но в составе зеленых кормов также не учитывали. По нашим данным, масса ветоши в среднем составляет около 60% запаса зеленых кормов. Если предположить, хотя это и маловероятно, что В.Н. Андреев указал запасы зеленых кормов, включив в них ветошь, получится, что оценки за 2017–2019 гг. недооценивают запас растительных кормов на массу ветоши, т.е. примерно на 30–40%, хотя это маловероятно. В любом случае неопределенность оценок, связанная с учетом или неучетом ветоши, могла повлиять на величину зеленых, но не лишайниковых кормов.

Запасы кормов, биомасса и продуктивность сообществ. Изменения величин запасов кормов могут быть интерпретированы экологически, но с важными ограничениями. Разные фракции кормов — это части биомассы растений, фитомассы и продукции сообществ, но они прямо не конвертируются в величины биомассы, фитомассы и продукции. Зеленые корма — характеристика, близкая к годовой надземной продукции растений. Чистая годовая продукция надземной части сообществ включает, кроме кормовых запасов, еще неучтенные части всех растений, расположенные близко к поверхности земли, и непоедаемые компоненты (мхи, плауны, *Veratrum lobelianum* Bernh., древесина кустарников, кустарнички *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Empetrum nigrum* L., *Arctous alpina* (L.) Nied., *Diapensia lapponica* L., *Andromeda polifolia* L.). Таким образом, запас зеленых кормов — это коррелятивная характеристика биомассы растений и фитомассы. В разных подразделениях растительности зеленые корма составляют, по нашим данным, 38–76%, по оценкам [47] — 18–88% надземной биомассы. Несмотря на столь существенный разброс, не будет ошибочным считать, что изменение величины запаса зеленых кормов можно интерпретировать как свидетельство такого же по направлению и близкого по масштабу изменения биомассы растений, их продукции и фитомассы сообществ. Лишайниковые корма — многолетнее образование; это характеристика общей массы, но не годовой продукции кустистых лишайников.

Возможные причины изменения кормовых запасов. Наши результаты указывают на деликенизацию как на ведущий процесс трансформации растительности южных субарктических тундр Ямала. За 85–87 лет фактически заметно только уменьшение массы лишайников и не заметно измене-

ние массы кормов, образованных сосудистыми растениями. Этот результат подтверждает ранее описанные для Ямала феномены, связанные с пастбищной трансформацией [1, 32, 36–40], но установленные на более коротких временных интервалах. Достаточное объяснение причин снижения запасов лишайников — сильное стравливание пастбищ вследствие перевыпаса оленей [9, 36, 40]. Уменьшение обилия лишайников в связи с антропогенными нарушениями, в частности в связи с перевыпасом, хорошо известно [30, 32]. Уже в 1930-х гг. поголовье оленей в районах нашего исследования считалось близким к максимально возможному [30]. Дальнейшее возрастание численности оленей на Ямале [3, 42] могло привести к прогрессивному уменьшению доли лишайников в общем кормовом запасе.

Изменения запасов зеленых кормов в растительных сообществах тундр за 85–87 лет не обнаружены. Данные, которыми мы располагаем, не позволяют подтвердить ни их увеличение (что можно было бы ожидать, если опираться на результаты работ о ведущих климатогенных трендах), ни снижение. В других районах Ямала описано снижение запасов трав и кустарников [1, 36, 38, 40], что авторы также объясняют последствиями перевыпаса. В районах нашей работы на уровне структуры биомассы в конкретных сообществах не подтверждены феномены, описываемые как “позеление”, “олугование” или “отравывание” [2, 32, 33], если под этими феноменами подразумевать увеличение абсолютных масс фракций, образуемых сосудистыми растениями. Наши оценки позволяют говорить о “позелении” только в том смысле, что повышается доля сосудистых растений в общей сумме кормов или биомассы. Однако такие изменения обусловлены деликенизацией сообществ.

При интерпретации изложенных результатов необходимо учитывать их строгую привязанность к исследованным подразделениям растительности. Мы не анализировали соотношение площадей, занятых разными подразделениями. Между тем климатогенные изменения арктической растительности могут в первую очередь отражаться в изменении соотношения площадей, занимаемых разными формациями. Именно этот аспект — изменение соотношения площадей ландшафтов и сообществ с разным состоянием — является центральным в программных обобщениях относительно климатогенной и антропогенной динамики арктической растительности [2, 32]. Наши результаты — более частные: они характеризуют изменения структуры растительных компонентов только в пределах отдельных подразделений растительности тундр.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление оценок кормовых запасов северного оленя, полученных на двух полигонах на Южном Ямале — в бассейнах рек Еркатаяха и Байдаратаыха — в 1930-е [30] и в 2017–2019 гг., показало, что закономерности изменчивости двух основных фракций кормовых запасов — зеленых и лишайниковых — имеют как общие для обоих полигонов моменты, так и выраженную специфику. Общее направление изменения структуры кормов за 85–87 лет — делихенизация, снижение абсолютной массы кустистых лишайников и доли лишайниковых кормов. Средний запас лишайниковых кормов с 1930-х по 2017–2019 гг. снизился в 5 раз на полигоне Еркатаяха и в 2 раза на полигоне Байдаратаыха. Масса зеленых кормов за 85–87 лет не уменьшилась, но и не увеличилась. В целом охарактеризовано изменение масс хозяйственно важных компонентов тундровой растительности на протяжении длинного — почти 90 лет — периода. По-видимому, состояние растительности на Южном Ямале сильнее определяется локальными эффектами, связанными с высокой плотностью копытных фитофагов, чем климатогенными причинами.

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

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bogdanov V.D., Golovatin M.G. Anthrax in Yamal: an ecological view on traditional reindeer husbandry // *Russ. J. Ecol.* 2017. V. 48. № 2. P. 95–100. <https://doi.org/10.1134/S1067413617020059>
2. Тишков А.А., Белоновская Е.А., Вайсфельд М.А. и др. Позеленение тундры как драйвер современной динамики арктической биоты // *Арктика: экология и экономика*. 2018. № 2(30). С. 31–44. <https://doi.org/10.25283/2223-4594-2018-2-31-44>
3. Verma M., Schulte to Bühne H., Lopes M. et al. Can reindeer husbandry management slow down the shrubification of the Arctic? // *J. Environ. Manage.* 2020. V. 267. 110636. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110636>
4. Myers-Smith I.H., Kerby J.T., Phoenix G.K. et al. Complexity revealed in the greening of the Arctic // *Nat. Clim. Change*. 2020. V. 10. № 2. P. 106–117. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1>
5. Бобков А.А., Паниди Е.А., Цепелев В.Ю. Влияние климатических изменений на состояние растительного покрова полярной области России // *Вестник СПбГУ*. 2014. Сер. 7. Вып. 3. С. 104–115.
6. Зуев В.В., Короткова Е.М., Павлинский А.В. Климатически обусловленные изменения растительного покрова тайги и тундры Западной Сибири в 1982–2015 гг. по данным спутниковых наблюдений // *Исследование Земли из космоса*. 2019. № 6. С. 66–76. <https://doi.org/10.31857/S0205961421060051>
7. Walsh J.E., Overland J.E., Groisman P.Y., Rudolf B. On-going climate change in the Arctic // *Ambio*. 2011. V. 40 (Suppl 1). P. 6–16. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0211-z>
8. Previdi M., Smith K.L., Polvani L.M. Arctic amplification of climate change: a review of underlying mechanisms // *Environ. Res. Lett.* 2021. V. 16. № 9. 093003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac1c29>
9. Normand S., Høye T.T., Forbes B.C. et al. Legacies of historical human activities in arctic woody plant dynamics // *Annu. Rev. Environ. Res.* 2017. V. 42. P. 541–567. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085-454>
10. Природа Ямала / Отв. ред. Добринский Л.Н. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1995. 435 с.
11. Chan K.-S., Mysterud A., Øritsland N.A. et al. Continuous and discrete extreme climatic events affecting the dynamics of a high-arctic reindeer population // *Oecologia*. 2005. V. 145. № 4. P. 556–563. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0157-6>
12. Treharne R., Bjerke J.W., Tømmervik H. et al. Arctic browning: Impacts of extreme climatic events on heathland ecosystem CO₂ fluxes // *Glob. Change Biol.* 2019. V. 25. № 2. P. 489–503. <https://doi.org/10.1111/gcb.14500>
13. Тишков А.А. “Арктический вектор” в сохранении наземных экосистем и биоразнообразия // *Арктика: экология и экономика*. 2012. № 2(6). С. 28–43.
14. Callaghan T.V., Björn L.O., Chernov Y. et al. Biodiversity, distributions and adaptations of Arctic species in the context of environmental change // *Ambio*. 2004. V. 33. № 7. P. 404–417. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.7.404>
15. Walker D.A., Epstein H.E., Jia G.J. et al. Phytomass, LAI, and NDVI in northern Alaska: Relationships to summer warmth, soil pH, plant functional types, and extrapolation to the circumpolar Arctic // *J. Geophys. Res.* 2003. V. 108. № D2. 8169. <https://doi.org/10.1029/2001JD000986>
16. Walker D.A., Leibman M.O., Epstein H.E. et al. Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index // *Environ. Res. Lett.* 2009. V. 4. № 4. 045004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045004>
17. Варламова Е.В., Соловьев В.С. Исследование вариаций вегетационного индекса NDVI арктической зоны Якутии // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2010. Т. 7. № 3. С. 226–230.
18. Epstein H.E., Raynolds M.K., Walker D.A. et al. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra during the past three decades // *Environ. Res. Lett.* 2012. V. 7. № 1. 015506. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/015506>
19. Лавриненко И.А., Лавриненко О.В. Влияние климатических изменений на растительный покров островов Баренцева моря // *Труды КарНЦ РАН. Экологические исследования*. 2013. № 6. С. 4–16.
20. Елсаков В.В. Пространственная и межгодовая неоднородность изменений растительного покрова тундровой зоны Евразии по материалам съемки MODIS 2000–2016 гг. // *Современные проблемы*

- дистанционного зондирования Земли из космоса. 2017. Т. 14. № 6. С. 56–72.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2017-14-6-56-72>
21. *Bhatt U.S., Walker D.A., Raynolds M.K.* et al. Changing seasonality of panarctic tundra vegetation in relationship to climatic variables // *Environ. Res. Lett.* 2017. V. 12. № 5. 055003.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6b0b>
22. *Елсаков В.В., Морозова Л.М.* Спутниковые технологии в исследованиях растительного покрова оленьих пастбищ п-ова Ямал // *Научный вестник ЯНАО.* 2018. № 4(101). С. 21–23.
23. *Елсаков В.В., Щанов В.М.* Современные изменения растительного покрова пастбищ северного оленя Тиманской тундры по результатам анализа данных спутниковой съемки // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2019. Т. 16. № 2. С. 128–142.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2019-16-2-128-142>
24. *Дегерменджи А.Г., Высоцкая Г.С., Сомова Л.А.* и др. Многолетняя динамика NDVI-растительности различных классов тундры в зависимости от температуры и осадков // *Доклады РАН. Науки о Земле.* 2020. Т. 493. № 2. С. 103–106.
<https://doi.org/10.31857/S2686739720080046>
25. *Им С.Т., Харук В.И., Ли В.Г.* Миграция северной границы вечнозеленых хвойных древостоев в Сибири в XXI столетии // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2020. Т. 17. № 1. С. 176–187.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2020-17-1-176-187>
26. *Тишков А.А., Белоновская Е.А., Кренке А.Н.* и др. Изменения биологической продуктивности наземных экосистем Российской Арктики в XXI в. // *Арктика: экология и экономика.* 2021. Т. 11. № 1. С. 30–41.
<https://doi.org/10.25283/2223-4594-2021-1-30-41>
27. *Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н.* и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс, 2006. 360 с.
28. *Головацкая А.Е.* Биологическая продуктивность олиготрофных и эвтрофных болот южно-таежной подзоны Западной Сибири // *Журнал Сибирского федерального ун-та. Биология.* 2009. Т. 2. № 1. С. 38–53.
29. *Forbes B.C., Macias-Fauria M., Zetterberg P.I.* Russian Arctic warming and ‘greening’ are closely tracked by tundra shrub willows // *Glob. Change Biol.* 2010. V. 16. № 5. P. 1542–1554.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02047.x>
30. *Андреев В.Н.* Кормовая база ямальского оленеводства // *Советское оленеводство.* Л.: “Советский печатник”, 1934. Т. 1. Вып. 1. С. 99–164.
31. *Морозова Л.М., Магомедова М.А.* Структура растительного покрова и растительные ресурсы полуострова Ямал. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 63 с.
32. *Белоновская Е.А., Тишков А.А., Вайсфельд М.А.* и др. Зеленование Российской Арктики и современные тренды изменения ее биоты // *Известия РАН. Сер. геогр.* 2016. № 3. С. 28–39.
<https://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-3-28-39>
33. *Olofsson J., Kitti H., Rautiainen P.* et al. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling // *Ecography.* 2001. V. 24. № 1. P. 13–24.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240103.x>
34. *Иванова К.В.* Динамика индекса NDVI для разных классов территориальных единиц растительности типичных тундр // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2019. Т. 16. № 5. С. 194–202.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2019-16-5-194-202>
35. *Bråthen K.A., Ravolainen V.T., Stien A.* et al. Rangifer management controls a climate-sensitive tundra state transition // *Ecol. Appl.* 2017. V. 27. № 8. P. 2416–2427.
<https://doi.org/10.1002/eap.1618>
36. *Головатин М.Г., Морозова Л.М., Пасхальный С.П., Эктова С.Н.* Изменения растительности и животного населения в тундрах Ямала под воздействием интенсивного выпаса домашних оленей // *Вестник Саратовского гос. агр. ун-та.* 2008. № 9. С. 13–18.
37. *Морозова Л.М., Эктова С.Н.* Растительный покров северной части Приуральяского района ЯНАО (от р. Кара до берега Байдарацкой губы) // *Научный вестник ЯНАО.* 2010. № 1(64). С. 3–25.
38. *Богданов В.Д., Головатин М.Г., Морозова Л.М., Эктова С.Н.* Социально-экологические условия промышленного освоения полуострова Ямал // *Экономика региона.* 2012. № 3(31). С. 141–150.
39. *Логинов В.Г., Игнатьева М.Н., Балашенко В.В.* Вред, причиненный ресурсам традиционного природопользования, и его экономическая оценка // *Экономика региона.* 2017. Т. 13. № 2. С. 396–409.
<https://doi.org/10.17059/2017-2-6>
40. *Кряжимский Ф.В., Маклаков К.В., Морозова Л.М., Эктова С.Н.* Системный анализ биогеоценозов полуострова Ямал: имитационное моделирование воздействия крупностадного оленеводства на растительный покров // *Экология.* 2011. № 5. С. 323–333.
41. Атлас Ямало-Ненецкого автономного округа. Омск: “Омская картографическая фабрика”, 2004. 303 с.
42. *Веселкин Д.В., Морозова Л.М., Горбунова А.М.* Снижение значений NDVI в южных тундрах Ямала в 2001–2018 гг. коррелирует с численностью домашних северных оленей // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2021. Т. 18. № 2. С. 143–155.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-2-143-155>
43. *Зуев С.М.* Проблемы устойчивого развития оленеводства в Ямало-Ненецком автономном округе // *Россия в глобальном мире.* 2016. № 9(32). С. 173–187.
44. *Деттер Г.Ф.* Экономика северного оленеводства Ямала: проблемы и возможности // *Научный вестник ЯНАО.* 2017. № 4(97). С. 4–16.
45. *Лавренко Е.М., Корчагин А.А.* Полевая геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. 444 с.
46. *Баскин Л.М.* Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2009. 284 с.
47. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.